Александр Марков
Елена Наймарк

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

КНИГА III

КОСТИ, ГЕНЫ И КУЛЬТУРА

Книжные проекты
Дмитрия Зимина

Annotation

В третьем томе знаменитой “Эволюции человека” рассказывается о новых открытиях, сделанных археологами, палеоантропологами, этологами и генетиками за последние десять лет, а также о новых теориях, благодаря которым наше понимание собственного происхождения становится полнее и глубже. В свете новых данных на некоторые прежние выводы можно взглянуть под другим углом, а порой и предложить новые интерпретации. Так, для объяснения удивительно быстрого увеличения объема мозга в эволюции рода Homo была предложена новая многообещающая идея – теория “культурного драйва”, или сопряженной эволюции мозга, социального обучения и культуры.

В формате PDF A4 сохранён издательский дизайн.

- Александр Марков, Елена Наймарк
  -
  - Предисловие к книге третьей
  - Глава 1
    -
    - Кто первым начал изготавливать каменные орудия?
    - Самые древние орудия
    - Впрочем, орудия ли это? (История о том, как южноамериканские обезьянки добавили ложку дегтя в бочку палеоантропологического меда)
    - Древнейший представитель человеческого рода?
    - Пятый череп из Дманиси показал огромный размах индивидуальной изменчивости ранних Homo
    - Переизучение типового экземпляра Homo habilis подтвердило вывод об огромной изменчивости ранних людей
    - Скорость распространения олдувайской культуры была выше, чем предполагалось
    - Вымирание африканских хищников последние два миллиона лет направлялось эволюцией гоминид, а не климатом
  - Глава 2
    -

    - Пищевая революция эректусов: прощание с лесами
    - Приручение огня: Южная Африка, миллион лет назад
    - Художественное творчество питекантропов
    - Новые данные о хоббитах с острова Флорес
    - Больше хоббитов, хороших и разных
    - Человек из Диналеди – еще один вид примитивных людей
  - Глава 3
    -
    - Пращуры неандертальцев из Ямы Костей
    - Люди из Ямы Костей в свете палеогенетики
    - Геном алтайского неандертальца
    - Денни, дочь неандерталки и денисовца
    - Предки неандертальцев и денисовцев скрещивались с потомками древних евразийских эректусов
    - Главной причиной поздне-четвертичного вымирания были люди, а не климат
  - Глава 4
    -
    - Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере
    - Геном денисовского человека: от “черновика” к “чистовику”
    - Денисовцы жили в Тибете 160 тысяч лет назад
    - Данные по метилированию ДНК позволили воссоздать облик денисовского человека
  - Глава 5
    -
    - Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии Homo sapiens
    - Важен не только размер мозга, но и его форма
    - Триста тысяч лет назад люди пользовались красками и переносили предметы на большие расстояния
    - Гейдельбергские люди жили в Африке одновременно с ранними сапиенсами
    - Древнейшая мастерская по производству красок
  - Глава 6
    -

    - Черепные травмы у неандертальцев и кроманьонцев встречаются с одинаковой частотой
    - Между сапиенсами и неандертальцами существовала частичная репродуктивная изоляция
    - Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами
    - Предки азиатов скрещивались с несколькими разными популяциями денисовцев
    - В геномах поздних европейских неандертальцев не нашли следов гибридизации с сапиенсами
    - Зачем нам гены вымерших видов?
    - Чужие гены и заселение Австралии
  - Глава 7
    -
    - Большая волна
    - Создателями протооринья́кской культуры были сапиенсы
    - Люди жили в Заполярье 44 тысячи лет назад
    - Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии
    - Геномы людей со стоянки Сунгирь рассказали о брачных обычаях верхнепалеолитических охотников
    - О трех волнах заселения северо-востока Евразии
    - Древнейшая наскальная живопись Индонезии
  - Глава 8
    -
    - Новые данные о заселении Америки
    - Что рассказала генетика о происхождении европейцев
    - Геномы египетских мумий
    - Палеогенетика котиков
  - Глава 9
    -
    - Небывалый рост
    - Быстрый рост мозга в детстве – отличительная черта рода Homo
    - Опережающее развитие ассоциативных сетей
    - Размер, пропорции частей… что-нибудь еще?
    - Нейрохимическая гипотеза происхождения человека
    - Эволюционные корни агрессии

- Глава 10
  -
  - “Социальный мозг” – древний комплекс нейронных сетей
  - Коррелирует ли размер мозга с социальным интеллектом?
  - Птицам нужен большой мозг, чтобы выживать в городе и общаться с многочисленными сородичами
  - А у ос – наоборот!
  - Связь размера мозга и социальности у обезьян
- Глава 11
  -
  - Оптимальный способ обучения
  - Социальное обучение черепах и культурные традиции синиц
  - Вездесущее социальное обучение: от шмелей до лосей
  - Роль учителя
  - Шимпанзе учатся друг у друга навыкам полезным и не очень
  - Есть ли у шимпанзе настоящее учительство?
  - Причуды местной культуры
- Глава 12
  -
  - Культура и мозг развивают друг друга
  - TribeSim: описание модели
  - Коэволюция мозга и макиавеллиевской культуры при отсутствии межгрупповой конкуренции
  - Коэволюция мозга и макиавеллиевской культуры в конкурирующих группах
  - Кооперативная культура
  - Комплексная культура
  - Эффективное и дорогое социальное обучение – мощный стимул эволюции мозга
  - Дополнительные факторы, влияющие на коэволюцию мозга и культуры
  - Подведем итоги
- Заключение и благодарности
- Список литературы
- Иллюстрации

- notes
  - 1

- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8
- 9
- 10
- 11
- 12
- 13
- 14
- 15
- 16
- 17
- 18
- 19
- 20
- 21
- 22
- 23
- 24
- 25
- 26
- 27
- 28
- 29
- 30
- 31
- 32
- 33
- 34
- 35
- 36
- 37
- 38
- 39
- 40
- 41
- 42
- 43
- 44

- 45
- 46
- 47
- 48
- 49
- 50
- 51
- 52
- 53
- 54
- 55
- 56
- 57
- 58
- 59
- 60
- 61
- 62
- 63
- 64
- 65
- 66
- 67
- 68
- 69
- 70
- 71
- 72
- 73

Александр Марков, Елена Наймарк
Эволюция человека. Книга III. Кости, гены и культура

Издание осуществлено при поддержке “Книжных проектов Дмитрия Зимина”

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова

Рецензенты: кандидат биологических наук, доктор исторических наук **Мария Медникова**, кандидат биологических наук **Елена Северцова**

© А. Марков, 2022

© Е. Наймарк, 2022

© Е. Мартыненко, иллюстрации, 2022

© Е. Серова, иллюстрации, 2022

© А. Бондаренко, художественное оформление, макет, 2022

© ООО “Издательство АСТ”, 2022

Издательство CORPUS ®

Книжные проекты
Дмитрия Зимина

Эта книга издана в рамках программы “Книжные проекты Дмитрия Зимина” и продолжает серию “Библиотека фонда «Династия»”. Дмитрий Борисович Зимин – основатель компании “Вымпелком” (*Beeline*), фонда некоммерческих программ “Династия” и фонда “Московское время”.

Программа “Книжные проекты Дмитрия Зимина” объединяет три проекта, хорошо знакомых читательской аудитории: издание научно-популярных книг “Библиотека фонда «Династия»”, издательское направление фонда “Московское время” и премию в области русскоязычной научно-популярной литературы “Просветитель”.

Подробную информацию о “Книжных проектах Дмитрия Зимина” вы найдете на сайте **ziminbookprojects.ru**

Предисловие к книге третьей

В 2011 году был опубликован наш двухтомник “Эволюция человека”. В нем мы попытались обобщить главное, что на тот момент могли сказать о происхождении и эволюции человека такие научные дисциплины, как палеоантропология, этология, эволюционная психология, нейробиология, психогенетика, сравнительная геномика и только-только начавшая всерьез развиваться палеогенетика. Данные всех этих наук мы старались осмыслить с позиций современных представлений о механизмах биологической эволюции, рассказывая попутно о важнейших идеях и моделях, разработанных эволюционистами-теоретиками и приложимых к тем или иным аспектам антропогенеза: от теорий полового и родственного отборов до эффекта Болдуина и гипотезы сопряженной эволюции парохиального альтруизма и войн.

С тех пор наука не стояла на месте. Открытия, прямо или косвенно связанные с происхождением и эволюцией человека, в последние 10 лет продолжали сыпаться как из рога изобилия. Вдруг обнаружились многие недостающие кусочки мозаики и встали на свои места. В результате некоторые важные вопросы, еще недавно казавшиеся очень далекими от разрешения (а то и вовсе неразрешимыми), начали проясняться.

Наконец настал момент, когда мы почувствовали, что к двум томам “Эволюции человека” пора дописывать третий. Правда, за это время появилось много новых книг по эволюции человека. Среди них есть очень достойные и важные (выделим особо книги “Неандерталец” Сванте Пэабо, “Кто мы и как сюда попали” Дэвида Райха и “Остались одни” Криса Стрингера). Однако интерес читателей к нашему двухтомнику сохраняется, о чем свидетельствуют периодические допечатки тиража. А раз так, имеет смысл обновить книгу в соответствии с новыми данными. Набралось же этих данных не на “издание второе, исправленное и дополненное”, а как раз на третью книгу. В ней мы расскажем и о новых открытиях археологов, палеоантропологов, этологов и генетиков, и о новых теориях, благодаря которым наше понимание собственного происхождения становится полнее и глубже. Второе, исправленное издание уместно, когда первое сильно устаревает, а его выводы нуждаются в пересмотре. Но у нас не тот случай: большинство фактов и идей, изложенных в первых двух книгах,

сохранили актуальность. Просто к ним добавилось много нового, и в свете этих добавлений на некоторые прежние выводы можно взглянуть под другим углом, а порой и предложить новые интерпретации.

Например, в первых двух книгах, пытаясь объяснить удивительно быстрое увеличение объема мозга в эволюции рода *Homo*, мы делали акцент в основном на теориях макиавеллиевского интеллекта и полового отбора. Это отличные теории, ничуть не потерявшие с тех пор своей привлекательности и работоспособности. В третьей книге мы представим на суд читателей еще одну идею, относительно новую и, на наш взгляд, даже более продуктивную, – теорию “культурного драйва”, или сопряженной эволюции мозга, социального обучения и культуры. При этом мы постараемся показать, что культурный драйв не только не противоречит первым двум теориям, но в определенном смысле объединяет и их, и еще несколько плодотворных идей – он фактически “стоит на их плечах”. Поэтому для читателя, желающего разобраться в причинах увеличения мозга у наших предков, знакомство с теорией культурного драйва, описанной в третьей книге, не отменяет необходимости познакомиться также с теориями полового отбора, о котором рассказано в первой книге, и макиавеллиевского интеллекта, которому посвящен ряд разделов второй книги.

Третья книга, как нам представляется, – не замена первым двум, а дополнение или, точнее, надстройка: она опирается на них и рассчитана (в идеале) на читателя, знакомого с их содержанием. Впрочем, читать третью книгу, не прочтя две первые, тоже можно: мы старались везде, где это необходимо, вкратце напоминать о “пройденном материале”, не ограничиваясь одними лишь отсылками к первым двум томам. Но есть риск, что в этом случае некоторые наши интерпретации и выводы покажутся скептически настроенному читателю недостаточно обоснованными или даже надуманными.

Эта книга, как и предыдущие, во многом основана на рассказах о новых научных открытиях, которые мы уже более 15 лет пишем для сайта “Элементы” (*elementy.ru*). Эти рассказы изначально пишутся нами (и будут в дальнейшем писаться) с расчетом на то, что в будущем они, возможно, станут частями книги. Кроме того, мы использовали материалы курса лекций по эволюции человека, которые один из авторов периодически

читает на разных площадках, включая МГУ имени М. В. Ломоносова.

Некоторым темам, затронутым в первых двух книгах, в третьей уделено заметно меньше внимания (ну и наоборот). Например, в третьей книге читатель найдет мало рассуждений о классической эволюционной психологии – науке, которая ищет в человеческой психике врожденные, генетически обусловленные задатки и склонности и пытается их интерпретировать как эволюционные (то есть развившиеся под действием естественного отбора) адаптации к тем условиям среды, в которых издавна существовали наши предки, палеолитические охотники-собиратели. Некоторые разделы эволюционной психологии сейчас переживают непростые времена, что отчасти связано с так называемым кризисом невоспроизводимости. Яркие результаты, полученные ранее в психологических экспериментах, порой не воспроизводятся (или воспроизводятся лишь частично) в последующих исследованиях. Возможно, в ряде случаев психологи действительно погорячились и опубликовали недостаточно проверенные результаты. В других случаях хорошие, достоверные исследования могли пасть жертвой излишнего энтузиазма опровергателей. Это ведь сейчас модно – опровергать громкие, запоминающиеся научные результаты, объявляя их “мифами”, и глубокомысленно рассуждать о том, что “все не так просто”. Тем более что эта область науки затрагивает болезненные морально-этические и идеологические вопросы, то и дело оскорбляя чьи-то чувства. Чтобы разобраться в подобных спорных ситуациях, требуются многократные перепроверки и метаанализы, так что дело может затянуться.

Например, во второй книге (глава 5, раздел “Вопросы репутации”) разбирались исследования, показавшие, что если перед испытуемым на экране компьютера или где-нибудь в интерьере комнаты нарисованы глаза, то это повышает вероятность его просоциального (то есть альтруистичного или общественно полезного) поведения. Впоследствии эти результаты были поставлены под сомнение. Не все попытки их воспроизвести оказались удачными, и в какой-то момент начало казаться, что все это, возможно, ерунда и нарисованные глаза на самом деле не влияют на просоциальность поведения. Но исследований становилось все больше, и многие из них давали-таки положительные результаты. Закономерно настал черед

метаанализов, то есть совокупного статистического изучения результатов многих отдельных экспериментальных исследований. Получилось, что исходный эффект все же реален: изображения смотрящих на человека глаз действительно, как правило, делают поведение менее асоциальным (*Dear et al.,* 2019). Но общая ситуация с проверкой результатов психологических экспериментов заставляет относиться к ним с осторожностью и по возможности пока воздерживаться от окончательных выводов.

Существуют в эволюционной психологии и методологические проблемы более общего плана. Например, изначальная установка на поиск *экологических* факторов отбора, обусловивших развитие тех или иных психологических черт, страдала от недостаточного осознания того факта, что наши предки адаптировались не только к африканской саванне как таковой, но и к той культурной среде, которую они сами себе создали и которая с давних пор была необходимым условием их выживания в этой самой саванне. Адаптация шла не только к экологической нише, но и к нише культурной, причем эти два процесса и два явления издавна были сплетены в неделимое целое. Развивающаяся культура сама была, с одной стороны, набором адаптаций, передающихся негенетическим путем, с другой – важнейшим фактором отбора и ключевым компонентом “окружающей среды”, к которому гоминиды должны были адаптироваться в ходе своей биологической эволюции (*Henrich,* 2015; *Laland,* 2017). Не то чтобы эволюционные психологи вовсе игнорировали это обстоятельство, которое все сильно усложняет (и делает более интересным), но они его порой явно недооценивали[1].

Поэтому мы решили дать психологам-экспериментаторам побольше времени, чтобы привести свои дела в порядок и как следует разобраться, где там у них надежные выводы, а где не очень, а заодно, может быть, слегка обновить теоретический базис планируемых экспериментов. Кроме того, сейчас начинает развиваться новое направление – эволюционная психиатрия. Она рассматривает обычные, распространенные душевные недуги с позиций адаптации человека к своей общественной и материальной среде обитания. Возможно, глубокий врачебный опыт в спайке с эволюционным мышлением поможет прояснить некоторые запутанные вопросы эволюционной психологии.

Не исключено, что в дальнейшем мы вернемся к этим темам, но пока лучше поговорить о чем-нибудь другом, благо в

науке об эволюции человека хватает новых открытий, не вызывающих столь бурных споров.

* * *

Сейчас принято в предисловиях к научно-популярным книгам давать краткий обзор содержания по главам. Мы решили последовать этой традиции.

Итак, третья книга трехтомника “Эволюция человека” состоит из 12 глав. В первой главе (“Начало человечества”) мы расскажем о новых находках, проливающих свет на самые ранние этапы эволюции человеческого рода, в том числе на истоки столь характерной для *Homo* сложной орудийной деятельности, на судьбу первых человеческих культур и на возможные экологические последствия экспансии умных двуногих обезьян, научившихся изготавливать каменные орудия.

Во второй главе (“От хабилисов к эректусам, хоббитам и прочим”) речь пойдет о питекантропах, их непростой судьбе и странных маленьких потомках, о новооткрытых видах древних людей, о “пищевой революции”, освоении огня и первых проблесках художественного творчества.

Третья глава (“Наследники питекантропов в Европе и Азии”) посвящена в основном неандертальцам – их происхождению, расселению, гибридизации с другими древними людьми.

Четвертая глава (“Эти загадочные денисовцы”) посвящена таинственным денисовцам. Из нее мы, в частности, узнаем, как палеогенетические данные позволили воссоздать внешний облик этого исчезнувшего вида, от которого осталось лишь несколько небольших, морфологически неинформативных косточек.

В пятой главе (“Тем временем в Африке”) мы познакомимся с новыми данными о ранних сапиенсах – древнейших представителях той эволюционной линии, которая оставалась у себя на родине в Африке, пока неандертальцы с денисовцами осваивали Евразию. За 10 лет ученые выяснили кое-что важное об их культурных достижениях и странных соседях.

Шестая глава (“Три вида, не забывшие родства”) посвящена в основном тому, с кем и когда скрещивались наши предки-сапиенсы (как вышедшие из Африки, так и оставшиеся на родном континенте) и к каким последствиям это привело.

В седьмой главе (“Сапиенсы в Евразии: история древних миграций”) мы обсудим великое расселение сапиенсов по Азии и Европе, начавшееся 60–50 тыс. лет назад, и новые данные, проливающие свет на верхнепалеолитическую культурную революцию (когда внезапно широко распространились настоящая живопись, скульптура, музыкальные инструменты, орудия из кости и рога, швейные иглы и множество других новшеств).

В восьмой главе (“Когда растаяли ледники”) пойдет речь о том, как палеогенетика пролила новый свет на заселение Америки, происхождение древних египтян, современных европейцев и домашних кошек.

Таким образом, первые восемь глав дополняют первую книгу трехтомника (“Обезьяны, кости и гены”). Каждая из них начинается с рисунка, где показана хронология рассматриваемых этапов антропогенеза и указаны новые методы, находки, данные, благодаря которым стали возможны новые открытия.

Дополнения ко второй книге (“Обезьяны, нейроны и душа”) содержатся в четырех заключительных главах.

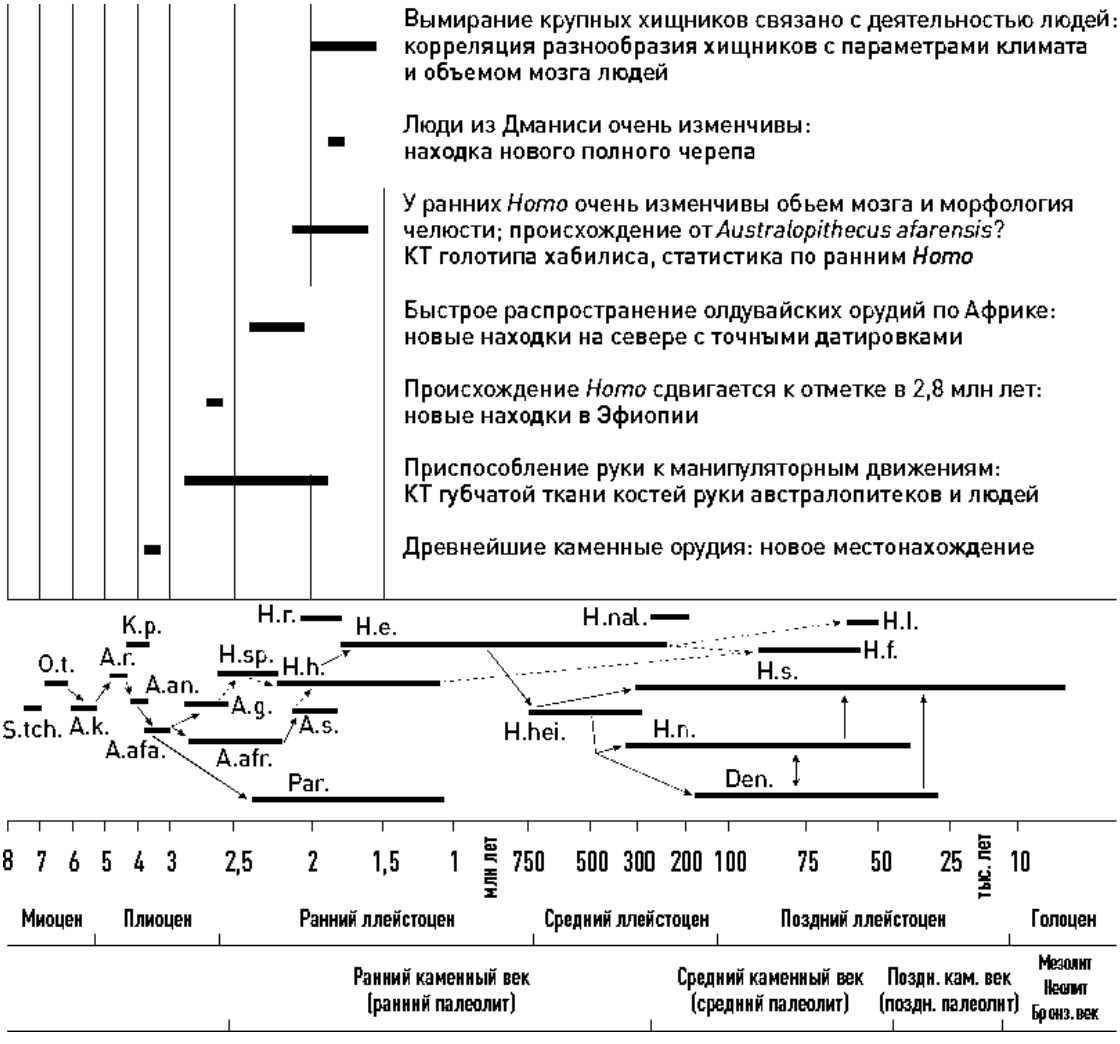
В девятой главе (“Что не так с нашим мозгом?”) формулируется главный вопрос всех наук об эволюции человека: почему и зачем у представителей рода *Homo,* и только у них, всего за каких-то два миллиона лет втрое увеличился объем мозга? Как нам удалось стать наконец настолько разумными, чтобы изобрести электронные часы и построить Нью-Йорк[2]? Мы попробуем нащупать подходы к разрешению этой загадки, опираясь на новые нейробиологические данные, и заодно поговорим об эволюционных корнях агрессии.

Десятая глава (“Социальность и интеллект”) рассказывает о новых открытиях, подкрепляющих идею о том, что общественный образ жизни наших предков, возможно, является главным ключом к пониманию природы и происхождения человеческого разума. Судя по всему, наш разум развивался в первую очередь для решения каких-то социально ориентированных задач. Но вот каких именно?

Одиннадцатая глава (“Социальное обучение и культурные традиции”) посвящена темам, которые, как мы теперь понимаем, были незаслуженно обойдены вниманием в первых двух книгах. Мы попробуем показать, что способность перенимать навыки и знания у сородичей (это и называют “социальным обучением”), во-первых, широко распространена в животном мире, во-вторых, является эффективнейшим средством оптимизации поведения и выработки адаптаций, передающихся негенетическим путем (полезных культурных традиций), а в-третьих, создает предпосылки для принципиально нового способа эволюционного развития – культурной эволюции.

Наконец, в двенадцатой главе (“Сопряженная эволюция мозга, социального обучения и культуры”) мы познакомим читателя с тем подходом к объяснению эволюции человеческого мозга и разума, который представляется нам сейчас – по прошествии всех этих лет и на основе всех этих фактов – наиболее правдоподобным и перспективным.

Глава 1
Начало человечества



* В начале этой и семи следующих глав приведены схемы, помогающие сориентироваться в изложенных фактах и вписать их в общий контекст. Показанные на схемах интервалы существования видов, так же как и связывающие их стрелки (“кто от кого произошел”), не являются истиной в последней инстанции. Многие из них указаны очень приблизительно и предположительно. Как датировки, так и родственные связи продолжают пересматриваться и уточняться. Условные обозначения: S.tch. – *Sahelanthropus tchadensis*, O.t. – *Orrorin tugenensis*, A.k. – *Ardipithecus kadabba*, A.r. – *Ardipithecus ramidus*, K.p. – *Kenyanthropus platyops*, A.an. – *Australopithecus anamensis*, A.afa. – *Australopithecus afarensis*, A.g. – *Australopithecus garhi*, A.afr. – *Australopithecus africanus*, H.sp. –

древнейшие представители рода *Homo*, Par. – парантропы (они же массивные австралопитеки), H.h. – *Homo habilis*, A.s. – *Australopithecus sediba*, H.r. – *Homo rudolfensis*, H.e. – *Homo erectus*, H.hei. – *Homo heidelbergensis* (в самом широком смысле), H.n. – *Homo neanderthalensis*, H.s. – *Homo sapiens*, Den. – денисовский человек, H.nal. – *Homo naledi*, H.f. – *Homo floresiensis* (“хоббиты” с острова Флорес), H.l. – *Homo luzonensis* (карликовые люди с острова Лусон).

Эта глава посвящена новым открытиям, проливающим свет на самые ранние этапы эволюции человеческого рода. Род *Homo* выделился из разнообразной и процветающей группы африканских двуногих обезьян – австралопитеков – в какой-то момент между 3 и 2 млн лет назад. Климат в Африке в то время становился более засушливым, саванны расширялись, а леса сокращались. Расширение саванн вело к росту разнообразия и биомассы травоядных. Это, в свою очередь, открыло новые эволюционные горизонты перед всевозможными хищниками и падальщиками. И вдруг, к большому удивлению саблезубых кошек, гигантских гиен, грифов и прочих мясоедов с миллионолетним стажем, с ними начали всерьез конкурировать за мясные ресурсы саванны какие-то странные двуногие обезьяны. У них не было подходящих для такой жизни зубов и когтей, но они придумали, как заменить естественные инструменты искусственными. Новые открытия палеонтологов и палеоантропологов сдвигают появление первых *Homo* глубже в прошлое и проясняют истоки орудийного поведения гоминид. Они показывают, что жесткая конкуренция наших предков с хищными млекопитающими началась уже очень давно, и помогают понять, как и почему умелые руки и сообразительные мозги сумели бросить вызов острым клыкам, когтям и клювам – и одержать победу.

Кто первым начал изготавливать каменные орудия?

Умение изготавливать каменные орудия – уникальная особенность гоминид, которая, скорее всего, сыграла не последнюю роль в эволюции человеческого разума (книга 1, глава 2, раздел “Обезьяна берет каменный нож”).

“Труд сделал из обезьяны человека” – эта фраза из статьи Энгельса знакома каждому со школьной скамьи. “Они [наши предки] были сплошь покрыты волосами, имели бороды и остроконечные уши и жили стадами на деревьях. Под влиянием в первую очередь, надо думать, своего образа жизни, требующего, чтобы при лазании руки выполняли иные функции, чем ноги, эти обезьяны начали отвыкать от помощи рук при ходьбе по земле и стали усваивать все более и более прямую походку. Этим был сделан *решающий шаг для перехода от обезьяны к человеку*”, – рассуждал Энгельс в своей работе “Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека”.

Разумеется, сегодня нам уже недостаточно общих рассуждений, чтобы принять идею о решающей роли “труда” в происхождении человека. Антропологи, изучающие первые шаги человечества, обязаны задать много вопросов. Какой именно труд? Как именно он сделал из обезьяны человека? Действительно ли сначала возникло прямохождение, а потом труд, или эти процессы шли параллельно? А как мы можем все это доказать?

Данные антропологии показывают существенный разрыв между возникновением первых признаков прямохождения, появлением ранних орудий труда и формированием руки, способной эти орудия сделать. Сначала, от 7–6 до 3–2 млн лет назад, появляются и постепенно развиваются признаки прямохождения у сахелянтропов, орроринов, ардипитеков, австралопитеков (книга 1, глава 1). Руки у этих гоминид сочетают анатомические признаки более ранних обезьян и современного человека. У неандертальцев и, возможно, *Homo erectus* руки были уже практически такие же, как у нас. А каменные орудия человеческого производства появляются, как считалось до недавних пор, лишь вместе с человеком умелым (*Homo habilis*), который жил раньше неандертальцев и эректусов.

Означает ли это, что для производства орудий и их использования не обязательно иметь руку, подобную руке современного человека? Можно ли изготавливать и применять каменный инструмент с помощью обезьяньей руки? Или, если задаться более точным вопросом, какие движения руки и пальцев позволили людям стать умелыми мастерами?

Хитрые вопросы, ведь все, что у нас, теперешних, есть, – это немногочисленные сохранившиеся фрагменты косточек рук и кое-какие каменные орудия. Как от этой скудной информации перейти к живым талантам и способностям древних предков?

Оказывается, это возможно, как показывает статья большого международного коллектива антропологов, опубликованная в 2015 году в журнале *Science* (*Skinner et al.,* 2015). Ученые ориентировались на такой морфологический признак, как объем и распределение губчатой костной ткани внутри пястных косточек. Известно, что губчатая ткань нарастает там, где повышаются нагрузки и требуется укрепить кость. Это называют “законом Вольфа”. Если изменяются направление и уровень нагрузок на косточки ладоней и пальцев, то в соответствующих местах костей должна измениться и конфигурация губчатой ткани. Предположим, что какие-то гоминиды от лазанья по деревьям и хватания за ветки перешли к прямохождению, а руками стали совершать сложные манипуляции с предметами. Нагрузки на кости при этом обязательно изменятся, а значит, по-другому будет распределяться губчатая ткань. Эта гипотеза хороша тем, что ее сравнительно легко проверить: нужно лишь взять кости рук обезьян, современных и древних людей – да и измерить параметры губчатой ткани. Именно это антропологи и проделали, воспользовавшись высокоточным томографом *SkyScan* и изучив с его помощью пястные кости больших и средних пальцев шимпанзе, австралопитеков, ранних *Homo*, неандертальцев и сапиенсов – древних и современных.

Выяснилось, что уже у австралопитеков в пястных косточках меньше губчатой ткани, чем у шимпанзе (которые, как известно, много времени проводят на деревьях, а по земле передвигаются на всех четырех). По сравнению с шимпанзе у австралопитеков была снижена общая нагрузка на руку вообще и на большие пальцы в частности. У ранних *Homo* эта тенденция стала еще заметнее.

Менялся не только объем губчатой ткани, но и ее распределение в пределах пястных костей. Судя по этому признаку, у австралопитеков и распределение нагрузок, и набор характерных движений кисти и пальцев были иными, чем у обезьян-древолазов. По всей видимости, австралопитеки уже могли с силой хватать, щипать и удерживать небольшие предметы между большим и четырьмя другими пальцами. Такой *точечный захват* не характерен для шимпанзе (которым удобнее “сгребать” предметы всей ладонью), зато он вполне подходит, чтобы пользоваться каменными отщепами – скажем, для соскребания мяса с костей. Напомним, что у археологов уже есть свидетельства использования орудий австралопитеками. Например, кости травоядных возрастом около 3,4 млн лет с царапинами от каменных орудий, найденные в 2009 году в районе Дикика в Эфиопии (рис. 1.1). Правда, самих орудий поблизости не нашли (книга 1, глава 2, раздел “Обезьяна берет каменный нож”).

Получается, австралопитеки – это не просто спустившиеся с дерева полысевшие обезьяны, которые с трудом, на полусогнутых ногах перемещались от разоренного термитника к обглоданному остову антилопы. Это, можно сказать, уже почти люди, которые умели пользоваться острыми камнями – то ли найденными подходящими обломками, то ли самостоятельно изготовленными отщепами. Возможно, они носили их с собой, ведь удобные каменные “ножи” не всегда валяются под ногами. И они манипулировали этими предметами, беря их пальцами, а не всей ладонью, как обычно поступают шимпанзе. Эта способность постепенно совершенствовалась – и вот уже в руках современной швеи иголка с ниткой, а часовщик точно прилаживает друг к другу крошечные колесики…

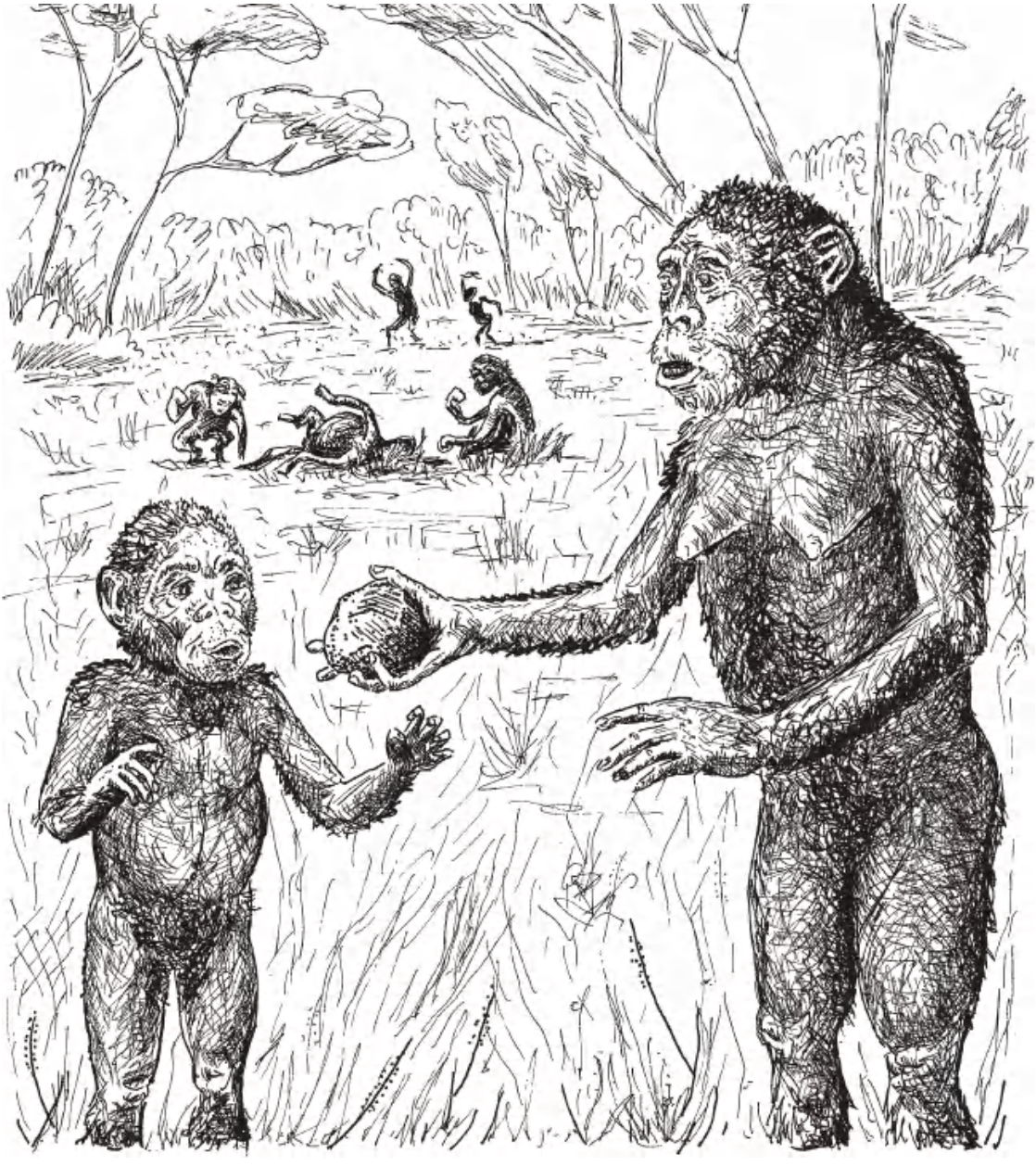


Рис. 1.1. В 2009 году в Эфиопии в слоях возрастом 3,4 млн лет вместе с костями австралопитеков были найдены кости животных со следами каменных скребков. После этого австралопитеков стали изображать с каменными орудиями.

Самые древние орудия

Еще недавно на роль первого изготовителя каменных отщепов, использовавшихся для разделки туш и соскребания мяса с костей, уверенно претендовал *Homo habilis*. Собственно, именно поэтому его и назвали “человеком умелым”. Человек умелый появился, согласно сегодняшним представлениям, 2,33 млн лет назад. Но в нескольких точках Восточной Африки (например, в районе Гона в нескольких километрах к западу от упомянутой выше Дикики) были найдены орудия возрастом 2,5–2,6 млн лет – более древние, чем известные на тот момент костные остатки *H. habilis* и других ранних *Homo*. Иногда в тех же слоях обнаруживались кости животных с царапинами от орудий, так что эти изделия явно использовались по назначению. Добавим к этому исцарапанные кости из Дикики возрастом 3,4 млн лет – хотя орудий рядом с ними не нашли, а некоторые антропологи вообще предположили, что царапины оставлены не каменными инструментами, а крокодильими зубами. Так или иначе, указания на возможное использование каменных орудий еще на “дочеловеческом” этапе эволюции гоминид постепенно накапливались.

В 2015 году в Кении, в районе озера Туркана, была сделана сенсационная находка. Каменные орудия, намного более примитивные, чем олдувайские, обнаружились в слое возрастом 3,3 млн лет (*Harmand et al.,* 2015)! Орудия нашли на западном берегу озера в местонахождении Ломекви-3. Так как в оценке возраста слоя с артефактами никто не сомневается (слой надежно датирован радиометрическими методами по прослоям вулканических туфов), главный вопрос состоит в том, действительно ли найденные камни – это орудия, сделанные человеческой (ну или австралопитечьей) рукой?

Среди каменного материала нашлись отщепы, нуклеусы (ядрища, от которых откалывались отщепы), каменные гальки с двусторонней оббивкой и наковальни. Всего около 149 каменных артефактов. Большая часть из них (120) собраны на поверхности, поэтому их датировки не так надежны, но 29 извлечены из самого слоя – и сомневаться в их датировке нет оснований. Два образца из этих 29 представляют собой нуклеус и скол, подходящие друг к другу совершенно точно, как кусочки пазла.

Судя по форме сколов и присутствию ударных бугорков на поверхностях и специфических выщербин, появляющихся на камнях при направленном ударе, собранные каменные фрагменты наверняка оформлены руками гоминид. Все орудия и по весу, и по размеру значительно крупнее, чем аналогичные орудия олдувайской культуры, сделанные человеком умелым. Также они заметно крупнее тех, что в ходу у шимпанзе, когда нужно расколоть орехи. Наковальни, которыми пользовались древнейшие каменотесы, вообще огромны: масса одной из них – 15 килограмм.

Орудия из Ломекви-3 условно разделили на три группы по способу изготовления: полученные с помощью ударов камней друг о друга (камни находятся в руках), с помощью удара заготовкой по неподвижной твердой поверхности и с помощью каменного отбойника (“молотка”), которым ударяют по заготовке на неподвижной наковальне. Чтобы разобраться с этими технологиями, мало было тщательно изучить характер выщербин и направление ударов. Ученые вдобавок имитировали изготовление подобных орудий из местного каменного материала. Таким способом они продемонстрировали сходство получившихся выбоин и микроповерхностей с теми, что обнаружены на орудиях из Ломекви-3 (илл. I на цветной вклейке). Дело это, конечно, кропотливое, но важное, поскольку прибавляет достоверности интерпретациям древних находок.

В итоге стало понятно, чем отличаются орудия из Ломекви-3 от типичных олдувайских. На камнях много отметин и царапин, которые группируются вокруг ударных бугорков. Это говорит о том, что точность удара была не слишком высока: древние каменотесы хотя и понимали свойства камня и представляли конечный образ орудия, но добиться требуемого результата сразу не могли. В основном для обработки заготовок они пользовались техникой удара заготовкой о камни или же использовали отбойники с наковальнями. Можно рассматривать эту технологию как нечто промежуточное между простым битьем камнем о камень и направленным скалыванием, характерным для олдувайских орудий. Ученые считают, что не следует объединять орудия из Ломекви с олдувайскими, так как это разные этапы развития каменных технологий.

Новые находки заставляют по-новому взглянуть на становление орудийной деятельности гоминид. Представлялось, что орудия человека умелого крайне примитивны и являются

исходной, базовой каменной технологией. Но теперь ясно, что до человека умелого были другие технологии, еще более примитивные. В районе Дикика, где найдены кости травоядных с царапинами, имеются относящиеся к тому же времени остатки австралопитеков. Возможно, именно они и пользовались теми орудиями. Тем более что руки австралопитеков, как мы увидели выше (см. раздел “Кто первым начал изготавливать каменные орудия?”), уже были приспособлены к тонким и точным движениям. Что же касается версии о крокодилах, оставивших царапины на тех костях, то благодаря орудиям из Ломекви она теряет изрядную долю своего обаяния. И хотя она не исключается полностью (в Дикике есть кости с царапинами, но не орудия, а в Ломекви есть орудия, но нет костей с царапинами), однако идея об орудийном происхождении царапин на костях из Дикики все же выходит на первый план.

Неизвестно, какие именно гоминиды – австралопитеки? кениантропы? – неумелой рукой изготавливали эти орудия. Пока что о них, кроме их интереса к обработке камня и немалой физической силы, известно мало. Ученые неплохо представляют себе разве что ландшафт, окружавший этих гоминид: заросшие деревьями и кустарниками берега рек и озер, населенных гиппопотамами и крокодилами. Подальше от берегов начинались кустарниковые саванны, где паслись крупные антилопы (*Parmularius, Megalotragus*), родичи импалы (*Aepyceros shungurensis*) и трехпалые лошадки *Eurygnathohippus.* Там бродили слоны, бегали между кустарниками наземные обезьяны теропитеки и охотились крупные кошки. Вся эта информация получена благодаря анализу изотопного состава ископаемых почв, а также определению костных остатков животных, извлеченных во время раскопок из слоя с орудиями. Будем надеяться, что археологам повезет найти в отложениях Ломекви остатки гоминид или кости от их мясных пиршеств, тогда начнет проступать из темноты прошлого портрет древнейших каменотесов. Так что пожелаем археологам удачи!

Впрочем, орудия ли это? (История о том, как южноамериканские обезьянки добавили ложку дегтя в бочку палеоантропологического меда)

Современные обезьяны до недавних пор не оказывались замечены за целенаправленным раскалыванием камней. Это позволяло антропологам считать древние орудия, даже самые примитивные, надежным свидетельством интеллектуального прогресса гоминид. Правда, в некоторых сообществах шимпанзе, а также чернополосых капуцинов и макак-крабоедов существует традиция колоть орехи камнями. Причем иногда раскалываются не только орехи, но и камни, а поскольку шимпанзе зачастую колют орехи на одних и тех же местах тысячелетиями, то в таких местах образуются настоящие археологические слои с ореховой скорлупой, перемешанной с каменными обломками. Впрочем, археологи умеют отличать случайно расколовшиеся камни от результатов целенаправленного битья камнем о камень.

Британские и бразильские приматологи в 2016 году опубликовали сообщение о том, что систематические удары одним камнем о другой, приводящие к откалыванию острых обломков, все-таки не являются уникальной особенностью человеческой эволюционной линии (*Proffitt et al.,* 2016).

Ученые наблюдали за дикой популяцией чернополосых капуцинов (*Sapajus libidinosus*) в национальном парке Серра-да-Капивара на востоке Бразилии. Этот вид обезьян славится своей сообразительностью. В естественных условиях они часто используют деревянные и каменные орудия (*Moura, Lee,* 2004). Камнями они не только колют орехи и разбивают другие съедобные предметы с жесткой или колючей оболочкой вроде кореньев или кактусов, но и стучат по деревьям (возможно, чтобы отпугивать хищников) и выкапывают корешки, что не свойственно другим обезьянам, за исключением отдельных особо одаренных человекообразных, выросших в обществе людей[3]. Еще один очень трогательный способ использования камней в повседневной жизни капуцинов состоит в том, что самки этих обезьян, готовые к спариванию, швыряют камешки в

самцов, чтобы обратить на себя внимание (*Falótico, Ottoni,* 2013).

Но это, как выяснилось, еще не все, на что способны дикие капуцины. Ученые пронаблюдали, как обезьяны приходят к скале из галечного конгломерата, берут камень и начинают с силой долбить по другому камню, вмурованному в конгломерат (илл. II на цветной вклейке). Вмурованный камень порой выбивается из конгломерата, после чего капуцины могут использовать его уже в качестве молотка. Сам молоток нередко раскалывается, от него отлетают обломки разной формы, в том числе плоские отщепы с острыми краями, которыми вполне можно пользоваться как каменными ножами. Впрочем, капуцины никогда этого не делают. Они вообще не проявляют интереса к обломкам – продуктам своей “каменной индустрии”.

В чем смысл этого занятия, пока неясно. Обезьяны постоянно нюхают и облизывают то место наковальни, по которому бьют молотком. Исследователи предположили, что капуцины таким способом удовлетворяют свою потребность в кремнии. Ничего более питательного в изученных камнях не обнаружено, это обычный кварцит. Можно, конечно, придумать и другие интерпретации. Быть может, обезьяны оттачивают навыки колки орехов или просто играют. Возможно, им нравится ощущение мелкой каменной крошки на языке или как язык прилипает к свежесколотому камню. Или же это “ритуализованное” поведение – бессмысленная, но и безвредная культурная традиция вроде обычая швырять камнями в деревья, обнаруженного недавно в некоторых сообществах шимпанзе (см. раздел “Причуды местной культуры” в главе 11).

Ученые собрали в местах “работы” капуцинов большую коллекцию каменных обломков и детально их исследовали. Оказалось, что по всем признакам эти обломки практически неотличимы от наиболее примитивных каменных орудий, обнаруженных в Африке в районах проживания древних гоминид. В частности, присутствуют ядрища (нуклеусы), от которых однонаправленными ударами последовательно, раз за разом откалывались многочисленные отщепы с острыми краями – ничем не хуже тех, что использовались ранними *Homo*. Исследователи не сомневаются, что, если бы эти артефакты были найдены в соответствующем археологическом контексте – например, в Африке в одном слое с костями австралопитеков, – их без малейших колебаний интерпретировали бы как каменные

орудия, сознательно изготовленные для тех или иных практических целей.

Нетрудно заметить, что обсуждаемая статья является (буквально!) камешком в огород Сони Харманд и ее коллег, описавших примитивные каменные орудия из Ломекви возрастом 3,3 млн лет (*Harmand et al.,* 2015; раздел “Самые древние орудия” выше). На орудиях из Ломекви есть следы ударов, которые не привели к той цели, которую, предположительно, преследовали древние каменотесы, – к отделению отщепа. Харманд и ее соавторы трактуют это как свидетельство неловкости первобытных мастеров. Им трудно было наносить точные удары, может быть, по причине слабого развития премоторных и моторных отделов коры мозга. На “изделиях” капуцинов из Серра-да-Капивара присутствуют точно такие же отметины. Но только в случае капуцинов дело не в неловкости мастера, а в том, что он вовсе и не хотел изготавливать никаких отщепов. Он просто знай себе долбил камнем о камень, а отщепы получались как побочный и бесполезный продукт этого увлекательного занятия.

На орудиях из Ломекви нет следов использования; также поблизости не обнаружено костей животных с царапинами от каменных орудий. Возможно, новые находки подтвердят, что эти орудия для чего-то использовались. Но теперь мы знаем, что не исключен и альтернативный вариант. Может быть, у ископаемых африканских гоминид раскалывание камней поначалу было такой же странной культурной традицией, забавой, ритуалом или прихотью, как у шимпанзе, швыряющих камни в деревья, или у капуцинов, которым нравится колотить камнем о камень непонятно зачем. Лишь много позже какой-то догадливый австралопитек или его преобразившийся потомок (ранний *Homo*) сообразил, что острые обломки можно употребить для дела, а другие стали ему подражать. Напомним, что бесспорные свидетельства производства каменных орудий *в сочетании* со следами их использования для соскребания мяса с костей в археологической летописи гоминид появляются лишь 2,6 млн лет назад – на 0,7 млн лет позже времени изготовления орудий из Ломекви.

Ну и раз уж мы заговорили о капуцинах, нельзя не упомянуть еще об одной статье той же группы исследователей, что изучали их псевдоорудия (*Falótico et al.,* 2019). На этот раз ученые сообщили о результатах настоящих археологических раскопок, проведенных ими на участке, где в наши дни

капуцины разбивают орехи кешью специально принесенными для этого камнями (рис. 1.2). Эта деятельность оставляет множество понятных археологу следов: камни-молотки со следами от ударов, наковальни, случайно отколовшиеся каменные обломки.

Раскопки проводились на площади 67 м^2 до максимальной глубины 77 сантиметров. Радиоуглеродное датирование вскрытых слоев показало, что капуцины работали здесь в течение четырех периодов – “хронологических фаз”. Фаза I, самая недавняя, соответствует современному этапу: радиоуглеродный возраст относящихся к ней проб – от 0 до 60 лет. Возраст датированных проб из нижележащего слоя фазы II составил от 0 до 330 лет, из слоя фазы III – от 525 до 685 лет. У проб из слоя самой давней фазы IV возраст оказался довольно внушительным – от 2400 до 3000 лет. Кроме людей, столь древними каменными орудиями до сих пор могли похвастаться только шимпанзе: в местах, где шимпанзе колют орехи, тоже проводились археологические раскопки, в ходе которых были найдены обезьяньи орудия возрастом до 4300 лет.

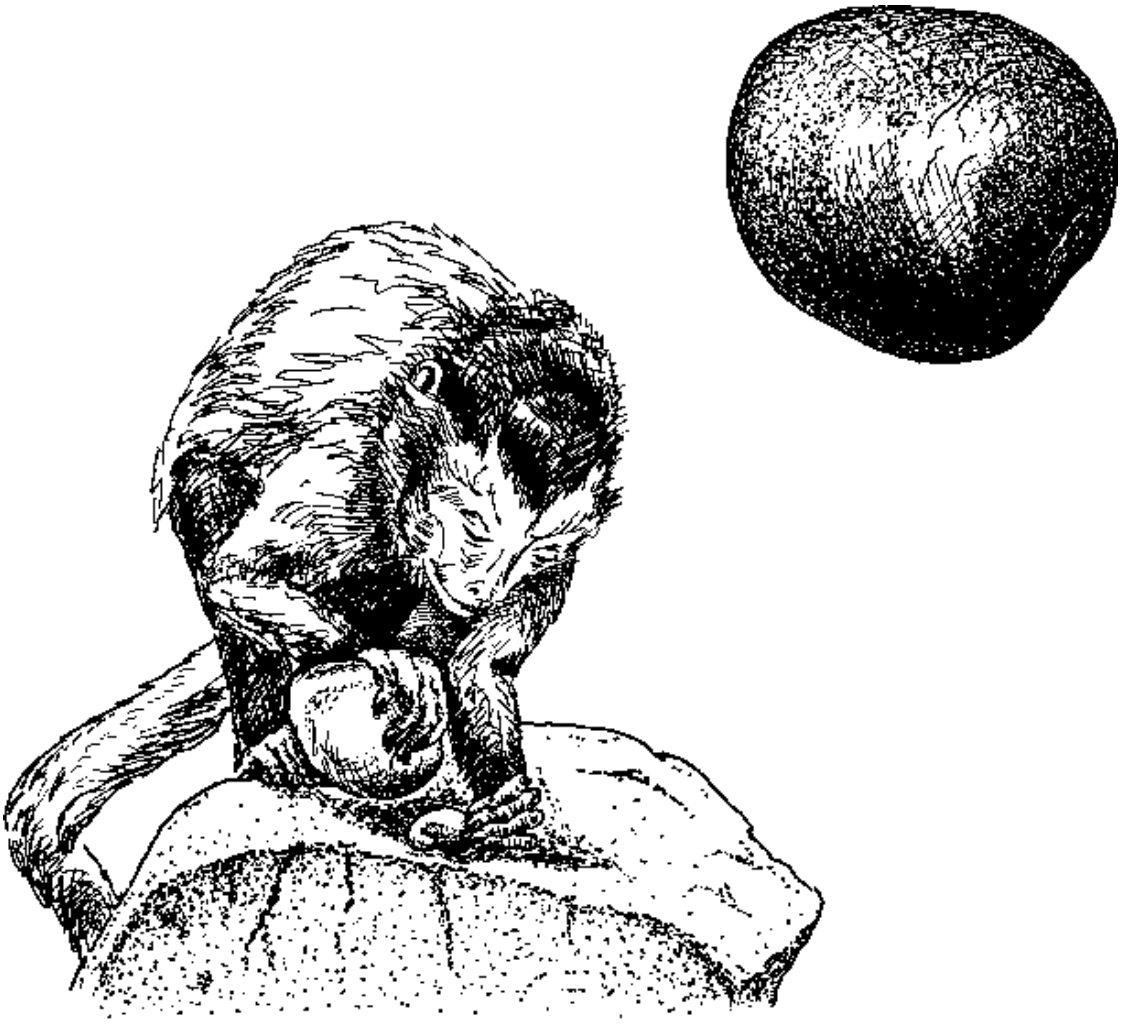


Рис. 1.2. *Молодой чернополосый капуцин (*Sapajus libidinosus*) в национальном парке Серра-да-Капивара в Бразилии разбивает орех кешью кварцитовым молотком на наковальне из песчаника.* Справа вверху – *один из молотков со следами многократного использования. Естественный цвет камня – белый, а потемнел он от прилипшего к нему материала ореховых оболочек.*

В общей сложности в четырех слоях найдено 1699 камней размером более двух сантиметров, из которых на 123 (7,2 %) имеются следы ударов. Ближайшая точка, откуда капуцины могли приносить эти камни, находится в 25 метрах от места раскопок и представляет собой русло иногда пересыхающего ручья.

Самое интересное и неожиданное открытие состоит в том, что наборы каменных артефактов в четырех слоях заметно отличаются друг от друга.

В самом молодом слое (фаза I) преобладают довольно крупные молотки с немногочисленными следами от ударов или вообще без таких следов. Понять, что это молотки и для чего они использовались, можно по прилипшим к ним остаткам оболочки орехов кешью. В наши дни капуцины на этом участке обычно используют в качестве наковален не камни, а корни и толстые ветки деревьев кешью, что хорошо видно по остающимся на коре следам. С этим согласуется тот факт, что среди каменных артефактов фазы I мало наковален (две целых и два обломка). Отсутствие следов от ударов на молотках объясняется тем, что подобные отметины остаются, когда обезьяна попадает камнем по камню. При современном способе работы с орехами такое происходит редко. Таким образом, набор артефактов из слоя I соответствует орудийному поведению местных капуцинов, наблюдаемому в наши дни.

В чуть более старом слое II больше каменных наковален (восемь целых и шесть обломков), а молотки в среднем увесистее. Возможно, это говорит о том, что не так давно капуцины на этом участке работали не только с кешью, но и с более крупными и прочными объектами. Известно, что размер используемых капуцинами молотков положительно коррелирует с размером и прочностью разбиваемых предметов. Следы от оболочек кешью на старых камнях, по-видимому, просто не сохраняются, они есть только на молотках фазы I.

Комплекс артефактов из слоя III – промежуточный по своим характеристикам между комплексами слоев II и IV. Здесь тоже есть наковальни (три штуки), но молотки небольшие, с многочисленными следами от ударов. В самом древнем слое IV наковален нет, а молотки совсем маленькие и сильно побитые. Исходя из того, что известно об орудийном поведении современных капуцинов, исследователи заключили, что в древности обезьяны кололи здесь не орехи кешью, а какие-то более мелкие плоды или семена. При этом одни и те же некрупные кварцитовые гальки могли использоваться попеременно то как молотки, то как наковальни. Многочисленные следы от ударов объясняются тем, что при разбивании мелких объектов капуцины часто ударяют молотком не только по объекту, но и по наковальне.

Ученые подчеркивают, что им впервые удалось археологическими методами показать меняющееся со временем орудийное поведение обезьян. Для человеческой археологии это

обыденность, но “археология обезьян” – наука молодая, и ей до сих пор не удавалось получить подобных данных.

Что касается причин выявленных изменений, то о них пока можно лишь гадать. Они могут быть связаны с доступностью разных ресурсов. Сейчас вокруг изученного участка в изобилии растут деревья кешью, но что тут росло 300 или 3000 лет назад, толком неизвестно, хотя серьезных изменений климата и растительности в регионе в тот период не было. С другой стороны, в разных популяциях капуцинов существуют разные культурные традиции, в том числе связанные с использованием каменных орудий. Может быть, 3 тыс. лет назад здесь жило другое обезьянье племя, не умевшее разбивать орехи кешью, но умевшее что-то другое. Или, допустим, племя было то же самое, но обычаи в нем постепенно менялись. Остается только надеяться, что со временем археологи научатся отвечать и на такие вопросы.

Древнейший представитель человеческого рода?

По мнению некоторых антропологов, первые люди (представители рода *Homo*) могли появиться значительно раньше, чем принято считать. С этой идеей хорошо согласуется находка, сделанная в Эфиопии в месте под названием Леди-Герару, район Афар (*Villmoare et al.,* 2015; *DiMaggio et al.,* 2015). В том же районе, в 30–40 километрах от Леди-Герару, находятся знаменитые местонахождения Хадар, Дикика и Гона, где обнаружены многочисленные костные остатки австралопитеков и ранних *Homo*, а также древнейшие орудия олдувайского типа возрастом 2,6 млн лет. Однако в Леди-Герару вплоть до 2015 года ископаемых гоминид не находили, несмотря на усердные поиски.

Находка представляет собой фрагмент нижней челюсти с шестью зубами (клык, два премоляра и три моляра), принадлежавший, по мнению исследователей, древнейшему представителю рода *Homo*. Отложения, где нашли фрагмент челюсти, заключены между двумя слоями вулканических туфов, которые удалось датировать радиометрическими методами. Эти датировки, наряду с биостратиграфическими и палеомагнитными данными, позволили надежно установить возраст челюсти: 2,75–2,80 млн лет. Получается, что обладатель челюсти жил позже последних афарских австралопитеков (самые молодые находки *Australopithecus afarensis* имеют возраст около 3 млн лет), но раньше людей из Хадара (2,33 млн лет), которые до этого считались древнейшими бесспорными *Homo*. Таким образом, если человек из Леди-Герару действительно человек, то он – древнейший из известных нам людей.

Но можно ли по таким скудным остаткам – по обломку челюсти – уверенно судить о принадлежности образца именно к *Homo*, а не к австралопитекам? Кость и зубы хорошо сохранились, что позволило исследователям довольно убедительно обосновать свое смелое утверждение. По некоторым признакам индивид из Леди-Герару похож на *A. afarensis* и парантропов, но и отличий немало. Большинство признаков, отличающих LD 350-1 от австралопитеков, сближает его с людьми.

Например, у *A. afarensis* так называемое подбородочное отверстие, служащее для прохождения нервов и кровеносных сосудов, открывается вперед и вверх и находится в нижней части углубления на боковой поверхности челюсти. У LD 350-1 углубление отсутствует, соответствующий участок поверхности выпуклый, а подбородочное отверстие, как и у многих *Homo,* открывается назад. Высота челюсти у LD 350-1 примерно одинакова на всем своем протяжении, как и у большинства *Homo*, тогда как у австралопитеков кость наиболее массивна спереди (имеет наибольшую высоту под премолярами) и постепенно сужается сзади (под молярами ее высота меньше). Есть и другие признаки, указывающие на близость LD 350-1 к *Homo*. К их числу относится характер истертости зубной эмали и наклон наружных (щечных) краев моляров: у *Homo* эти края почти вертикальны, у австралопитеков, как правило, скошены.

Форма зубной дуги у LD 350-1, насколько можно судить по обломку, была примитивной, примерно как у типового экземпляра, относящегося к *Homo habilis* (OH7, см. раздел “Переизучение типового экземпляра *Homo habilis* подтвердило вывод об огромной изменчивости ранних людей” ниже), но не как у более продвинутого, хотя и более древнего экземпляра AL 666-1, который относят к тому же виду.

Несмотря на отличия LD 350-1 от австралопитеков и некоторое сходство с *Homo*, его челюсть трудно назвать “типичной человеческой челюстью”. Она имеет архаичные черты и отличается от челюстей бесспорных ранних *Homo* – хабилисов и рудольфензисов, живших позднее. По мнению исследователей, челюсть LD 350-1 выглядит в точности так, как должна выглядеть челюсть переходной формы между афарскими австралопитеками и более поздними людьми, такими как хабилисы и рудольфензисы. Так что LD 350-1 можно было при желании отнести и к роду австралопитеков. И уж точно нет никакой гарантии, что другие, ненайденные части скелета данной особи были такими же “человеческими”, как нижняя челюсть. С аналогичной дилеммой палеоантропологи сталкиваются всякий раз, когда находят формы, переходные между выделенными ранее родами и видами. Делать выбор порой приходится, чуть ли не бросая монетку, хотя в научных статьях и не принято об этом писать. Аналогичная история была, например, с *Australopithecus sediba*, о котором мы рассказали в первой книге (глава 2). Заметим, что решающим

аргументом в пользу отнесения *A. sediba* к австралопитекам стал небольшой объем черепной коробки. Какого размера был мозг у обладателя челюсти LD 350-1, разумеется, никто не знает.

Ничто так живо и наглядно не демонстрирует верность дарвиновской идеи о постепенной эволюции, как эти мучения палеоантропологов, пытающихся провести четкие границы между плавно переходящими друг в друга видами.

Итак, по-видимому, уже 2,8 млн лет назад некоторые австралопитеки, близкие к *A. afarensis*, начали эволюционировать в “человеческую” сторону – по крайней мере в том, что касается формы челюстей и зубов (какие у них были руки, ноги, мозги и поведение, мы пока не знаем). Кстати, ранее уже были найдены разрозненные зубы близкого возраста, в том числе восемь зубов KNM-ER 5431 из Кооби-Фора в Кении (2,7 млн лет), которые по форме являются промежуточными между зубами типичных австралопитеков и ранних *Homo*.

Если эта гипотеза подтвердится новыми находками и действительно окажется, что первые *Homo* произошли от *A. afarensis*, то придется признать, что некоторое сходство с людьми, отмеченное у более поздних представителей грацильных австралопитеков, таких как *A. garhi* и особенно *A. sediba*, является результатом параллельной эволюции.

Судя по сопутствующей ископаемой фауне, предполагаемый древнейший человек LD 350-1 жил в открытой и довольно сухой местности, похожей на современные африканские саванны, возможно, с узкими полосами лесов (так называемыми галерейными лесами) вдоль берегов водоемов. Это следует из обилия травоядных и отсутствия древесных млекопитающих. На вероятное присутствие галерейных лесов указывают кости дейнотериев, а ископаемые рыбы, крокодилы и гиппопотамы жили, очевидно, в местных водоемах. Эти данные согласуются с идеей о том, что ранние этапы эволюции людей были связаны с адаптацией к открытым саваннам и, возможно, с общей тенденцией к аридизации (усилению засушливости) климата и расширению саванн (книга 1, глава 2, раздел “Пара слов о влиянии климата”).

Пятый череп из Дманиси показал огромный размах индивидуальной изменчивости ранних Homo

О людях из Дманиси мы рассказали в первой книге (глава 2, раздел “Покорение Евразии”). Эти люди – представители древнейшей волны мигрантов с африканской прародины. Примерно 1,8 млн лет назад они добрались до территории современной Грузии и обосновались там. По своей анатомии люди из Дманиси занимают промежуточное положение между хабилисами и типичными эректусами. Они пользовались каменными орудиями олдувайского типа. Более продвинутая ашельская культура в то время только начинала зарождаться в Африке, а предки людей из Дманиси, очевидно, покинули свою прародину задолго до ее изобретения.

Наши знания об этих первых выходцах из Африки существенно расширились, когда в 2013 году грузинские палеоантропологи Давид Лордкипанидзе и Абесалом Векуа и их коллеги из Швейцарии, Израиля и США опубликовали в журнале *Science* описание еще одного – пятого по счету – черепа из Дманиси (*Lordkipanidze et al.,* 2013).

Находка отличается исключительной сохранностью и отсутствием посмертных деформаций. На сегодняшний день это древнейший из *полностью* сохранившихся черепов гоминид. Возраст находки такой же, как и у других черепов из Дманиси, – от 1,77 до 1,85 млн лет.

Нижнюю челюсть данного индивида (взрослого мужчины) нашли еще в 2000 году, а череп, получивший инвентарный номер D4500, обнаружился пять лет спустя в двух метрах от челюсти. На его изучение ушло восемь лет. Поблизости найдены и другие части скелета, которые, скорее всего, принадлежали тому же индивиду. По своим пропорциям скелет близок к современным. Это был человек невысокого роста (146–166 сантиметров), весивший 47–50 килограмм. Более поздние представители *Homo erectus* были в среднем выше и крупнее.

Череп D4500 отличается от других черепов ранних *Homo* сочетанием двух примитивных черт: малым объемом мозговой коробки и очень крупным лицом с сильно выступающими вперед челюстями. По объему мозга D4500 заметно уступает

четырем своим сородичам из Дманиси (546 ± 5 см^3 против 600, 640, 650 и 730 см^3) и сопоставим с крупноголовыми представителями австралопитеков и парантропов. Впрочем, среди одновозрастных африканских ранних *Homo* (*H. habilis*) есть особи с примерно таким же крохотным мозгом, как у D4500 (например, экземпляры из Олдувая).

Небольшой размер мозга у D4500 сочетался с массивной жевательной мускулатурой. Правая скуловая дуга сохранила следы множественного перелома, впоследствии зажившего (левая скула – целая). Подрался с другим дманисцем? Зато левый челюстной сустав поврежден артритом, а правый, напротив, в порядке. Мощные надглазничные валики и ряд других особенностей лицевого скелета сближают D4500 с более поздними представителями азиатских *H. erectus*, в особенности с яванскими питекантропами из Триниля и Сангирана. Кстати, согласно уточненным датировкам 2019 года, древнейшие находки яванских питекантропов имеют возраст около 1,3 млн лет, а самые молодые – 108–117 тыс. лет.

Зубы D4500 сильно стерты, причем характер износа резцов свидетельствует о том, что зубы использовались не только для жевания, но и для хватания и удерживания предметов.

Несмотря на примитивные черты, череп D4500 все же явно ближе к восточноафриканским ранним *Homo* (включая *H. habilis*), чем к южноафриканскому *Australopithecus sediba* (книга 1, глава 2, раздел “*Australopithecus sediba* – австралопитек, похожий на человека”). Так что эта дманисская линия, ведущая, возможно, к более поздним азиатским эректусам, имеет, скорее всего, восточноафриканское происхождение и тянется от форм, близких к *H. habilis*, а не от южноафриканских *A. sediba,* как предположил антрополог Ли Бергер.

Едва ли можно сомневаться в том, что все пять черепов из Дманиси относятся к одному виду (и даже к одной популяции). Сравнение морфологии этих черепов показало огромный размах индивидуальной изменчивости, сопоставимый с тем, что наблюдается в современных человеческих популяциях. Изменчивость хорошо видна на иллюстрации III на цветной вклейке. Особенно бросается в глаза контраст между примитивными, обезьяньими чертами D4500 (второй череп снизу) и гораздо более человеческим обликом старика D3444 (нижний). Кстати, именно этого беззубого старика (или, возможно, старушку) принято считать

древнейшим бесспорным свидетельством альтруистической заботы о сородичах у гоминид. Особь D3444 прожила немало лет после утраты всех зубов, что было бы невозможно при отсутствии заботы о стариках. Случайно ли, что именно у этой особи мозг самый крупный из пяти? Может быть, уже в те времена люди ценили пожилых, умудренных сородичей – хранителей культурного наследия?

Если ранние *Homo* из Дманиси обладали такой изменчивостью, то встает вопрос, правомерно ли традиционное разделение восточноафриканских находок древнейших *Homo* на несколько отдельных видов (*H. habilis, H. rudolfensis,* ранние *H. ergaster*). Что, если все эти люди на самом деле были представителями единого, быстро эволюционировавшего, полиморфного вида со сложной и переменчивой популяционной структурой? Такие догадки высказывались и ранее, но изучение черепа D4500, резко расширившее представления о размахе внутрипопуляционной изменчивости древних людей, прибавило им весомости. По словам одного из авторов статьи, Марсии Понсе де Леон из Антропологического института Цюрихского университета, если бы пять дманисских черепов были найдены в разных районах Восточной Африки, их с большой вероятностью отнесли бы к нескольким разным видам (*Gibbons,* 2013). Новая находка показала, что многие морфологические различия, традиционно трактовавшиеся как межвидовые, в действительности находятся в пределах нормальной внутрипопуляционной изменчивости ранних *Homo*.

На основании новых данных исследователи предложили относить всех представителей человеческого рода, живших около 1,8 млн лет назад, к одному виду – *H. erectus*, ранние представители которого выделяются в “хроноподвид” *H. erectus ergaster*. Для популяции, проживавшей на территории Грузии, они предложили название *H. erectus ergaster georgicus*. От своего прежнего мнения о том, что целесообразно выделить людей из Дманиси в отдельный вид *Homo georgicus*, ученые официально отказались.

Все эти номенклатурные дискуссии лишний раз показывают, что попытки впихнуть морфологическое разнообразие представителей быстро эволюционирующих линий в прокрустово ложе традиционной линнеевской систематики – занятие если не совсем бессмысленное, то уж точно неблагодарное.

Исследователи также отметили, что люди из Дманиси как по морфологии, так и по характеру внутрипопуляционной изменчивости значительно больше похожи на своих африканских сородичей-современников, чем другие крупные млекопитающие, кости которых обнаружены в Дманиси в отложениях того же возраста, – на своих африканских кузенов. Иначе говоря, другие африканские животные не могли просто так взять да и выйти из Африки, поселившись где-нибудь в Евразии, и почти не измениться при этом. А люди – могли. Это указывает на более высокий потенциал расселения и лучшую приспособляемость ранних *Homo* по сравнению с другими африканскими животными.

Логично предположить, что возросшая способность к освоению новых местообитаний была связана с появлением каменных орудий олдувайского типа. А еще, возможно, с развитием внутригрупповой кооперации, о чем свидетельствует упомянутый выше череп беззубого старика D3444. И то и другое, скорее всего, обеспечивалось в большей мере культурными традициями, нежели чем генетически детерминированными инстинктами. И то и другое открывало доступ к ценным пищевым ресурсам, почти недоступным для других обезьян, – прежде всего к мясу крупных травоядных.

Большой размах изменчивости по объему мозга в дманисской популяции наводит еще на одну мысль. Не исключено, что для успеха в конкурентной борьбе с крупными хищниками, падальщиками и другими гоминидами (книга 1, глава 2, раздел “Мозг начинает расти. Зачем?”) маленьким сплоченным группам наших предков достаточно было иметь в своем составе лишь несколько особей с увеличенным мозгом. Все остальные могли “экономить на мозгах”. При определенных условиях отбор мог бы поддержать аллели (генетические варианты), способствующие усиленному росту мозга не в обязательном порядке, а лишь с какой-то вероятностью – у небольшого процента носителей этих аллелей. Впрочем, о росте мозга и его причинах речь у нас впереди.

Переизучение типового экземпляра Homo habilis подтвердило вывод об огромной изменчивости ранних людей

Не только черепа из Дманиси указывают на исключительно высокую изменчивость ранних *Homo*. Вот еще один пример. В 2015 году британские, германские и танзанийские антропологи разработали новые, более точные реконструкции типового экземпляра *Homo habilis* OH7 (возраст 1,8 млн лет), найденного в 1960 году в Олдувайском ущелье в Танзании (*Spoor et al.,* 2015). Изученный материал включает слегка деформированную нижнюю челюсть с зубами и два обломка теменных костей. Бесценные находки были переизучены при помощи рентгеновской компьютерной томографии. Разобравшись в структуре всех посмертных трещинок и деформаций, ученые реконструировали форму челюсти и теменной части черепной коробки с максимально возможной точностью.

Сравнение реконструированной челюсти с другими известными челюстями ранних *Homo* и австралопитеков, а также современных людей, шимпанзе и горилл показало, что челюсть OH7 “примитивна”, то есть имеет ряд архаичных признаков, сближающих ее с предками – австралопитеками[4].

Примитивной является, прежде всего, форма зубной дуги. Для челюсти OH7 характерны длинные, почти параллельные ряды премоляров и моляров. Это говорит о сильном прогнатизме. Попросту говоря, челюсти у этого человека по-обезьяньи выступали вперед. Между тем известны находки ранних *Homo*, в том числе и более древние, чем OH7, у которых челюсти имели более “человеческие” очертания. Например, у верхней челюсти AL 666-1 возрастом 2,33 млн лет, которая до недавних пор считалась древнейшей находкой *Homo*, зубная дуга короче и шире, а зубные ряды идут не параллельно, а расходятся, как у более продвинутых представителей человеческого рода.

Статистический анализ показал, что у ранних *Homo* размах изменчивости по форме зубной дуги существенно превышает все то, что можно наблюдать в пределах одного вида у современных человекообразных, включая людей. Например,

челюсть KNM-ER 1482, традиционно относимая к виду *Homo rudolfensis*, отличается от OH7 почти так же сильно, как челюсть современного человека от челюсти шимпанзе.

Проанализировав попарные внутри– и межвидовые различия формы зубной дуги у разных гоминид, исследователи пришли к выводу, что по данному признаку ранние *Homo* довольно четко разделяются на три кластера, которые предположительно соответствуют трем разным видам: *H. habilis, H. rudolfensis* и ранним *H. erectus*. При этом у хабилисов форма зубной дуги скорее “обезьянья” (чуть ли не в большей степени, чем у афарских австралопитеков), а у рудольфензисов и эректусов – более “человеческая”. Таким образом, авторы обсуждаемой статьи не согласны с Давидом Лордкипанидзе и его коллегами, которые на основании данных по черепам из Дманиси предложили считать всех ранних *Homo* единым изменчивым видом.

Разумеется, этот вывод не является окончательным. Он основан на небольшом числе находок и морфологических признаков. К тому же не все находки ранних *Homo* хорошо ложатся в предложенную схему. Например, ученые отметили, что экземпляры OH65 (1,6–1,8 млн лет) и упомянутый выше AL 666-1 (2,33 млн лет), обычно относимые к *H. habilis*, слишком сильно отличаются от типового экземпляра OH7 и не укладываются в их концепцию хабилисов. Эти экземпляры также лишены специфических особенностей лицевой части черепа, характерных для *H. rudolfensis*. Может быть, их следует сблизить с ранними эректусами, но вопрос пока открыт.

Исследователи также рассчитали объем эндокрана (внутренней полости черепа) OH7 по сохранившимся фрагментам теменных костей. Расчеты основаны на двух альтернативных способах реконструкции теменного отдела черепа и на двух способах вычисления объема мозга по форме этого отдела, так что в итоге получилось четыре числа. Они находятся в интервале от 729 до 824 см^3, что существенно превышает прежние оценки (647–687 см^3). Таким образом, OH7 имел весьма объемистый (по тем временам) мозг, который, как ни странно, сочетался с мощными, сильно выступающими “обезьяньими” челюстями. Такая комбинация признаков не очень-то согласуется с известной гипотезой о том, что ослабление челюстей и жевательной мускулатуры у ранних *Homo* было важной предпосылкой роста мозга.

Новые данные подтверждают, что для ранних *Homo* был характерен колоссальный размах изменчивости по объему мозга. Предполагаемые три “зубных” кластера ранних *Homo* по этому признаку неразличимы: диапазоны их изменчивости по размеру мозга почти полностью перекрываются (рис. 1.3).

Эти результаты несколько меняют представления о ранней эволюции человеческого рода. Антропологи еще долго будут спорить о классификации этих форм и о том, объединять ли их в один вид или делить на несколько. С эволюционной точки зрения это вопрос не принципиальный. В любом случае едва ли можно предположить, что ранние люди, обитавшие одновременно на одной территории в Восточной Африке, подразделялись на четкие группировки, которые в течение длительного времени были репродуктивно изолированы друг от друга. По-видимому, перед нами типичная картина начальных этапов быстрой морфологической дивергенции, как у барбусов (усачей) озера Тана (14 форм, образовавшихся там менее чем за 30 тыс. лет, одни ихтиологи считают разными видами, другие – разновидностями) или цихлид больших африканских озер. Причем эта дивергенция должна была начаться задолго до той эпохи, когда жил OH7. Это следует, например, из того, что челюсть OH7 примитивнее более древней челюсти AL 666-1. Значит, уже 2,33 млн лет назад одновременно существовали представители человеческого рода, сильно различавшиеся по форме зубной дуги: были люди и с более “человеческими”, и с более “обезьяньими” челюстями. То же и с размером мозга: его изменчивость у всех популяций (или видов) ранних *Homo* была исключительно высока. Одни особи почти не отличались по этому признаку от предков-австралопитеков, тогда как другие были намного мозговитее.

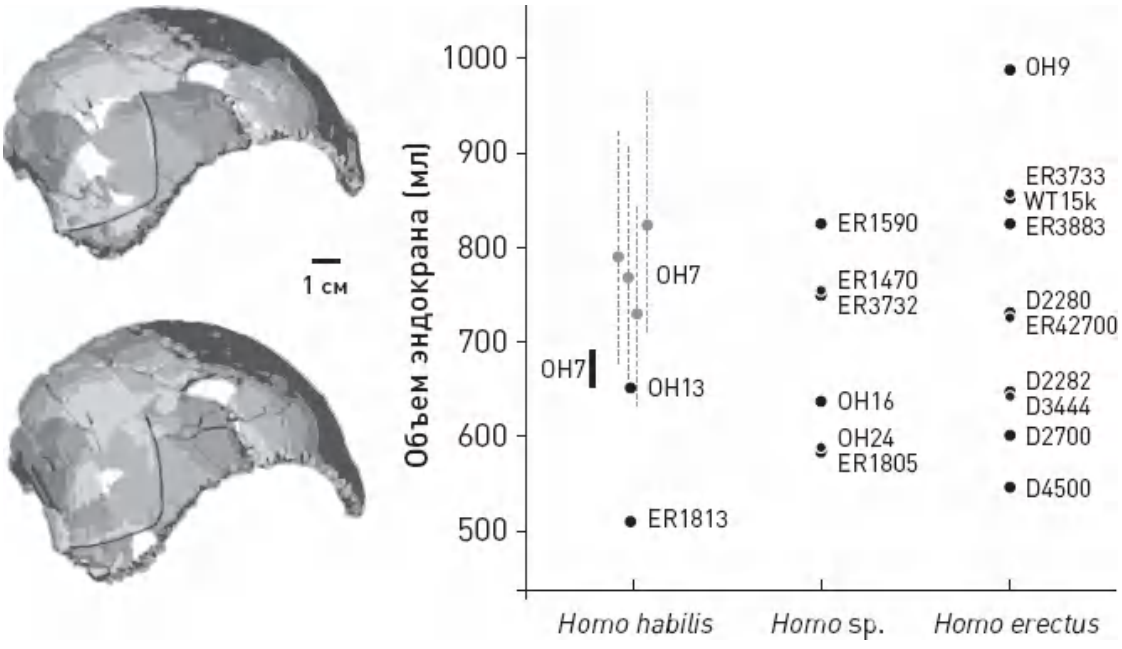


Рис. 1.3. *Две альтернативные реконструкции теменной части черепа OH7 и оценки объема эндокрана у разных представителей ранних* Homo. *На графике серым цветом показаны оценки, основанные на новых реконструкциях черепа OH7 (черным цветом – на старой реконструкции). По рисунку из* Spoor et al., 2015.

О чем может говорить столь высокая изменчивость с эволюционной точки зрения? Она может говорить о каком-то крупном эволюционном прорыве, о выходе в некие новые, малонаселенные области адаптивного пространства, где перед нашими предками открылось много невиданных возможностей. Это могло привести к ослаблению ограничений, обычно удерживающих внутривидовую изменчивость в относительно узких рамках. Некоторые предположения о природе этого прорыва напрашиваются сами собой: начало освоения мясных ресурсов саванны, олдувайская каменная индустрия, первые шаги *культурной эволюции* – накопления полезных навыков в череде поколений. Подробнее мы поговорим обо всем этом в заключительных главах книги.

Скорость распространения олдувайской культуры была выше, чем предполагалось

Итак, появление олдувайской культуры и начало систематического использования каменных орудий для разделки туш, несмотря на все оговорки и новые открытия, все же приблизительно совпадают во времени с появлением рода *Homo*. Хотя некоторые австралопитеки, скорее всего, и раньше пробовали заниматься чем-то подобным.

Имеющиеся находки до недавнего времени указывали на то, что олдувайская культура зародилась в Восточной Африке около 2,6 млн лет назад, а в другие районы Африки проникла намного позже. Впрочем, ученые понимали, что такая картина могла быть следствием лучшей изученности восточноафриканских местонахождений. По мере накопления данных из других частей Африки упомянутый разрыв начал понемногу сокращаться. Так, раскопки, проводимые на северо-востоке Алжира в течение последних двух десятилетий, показали, что североафриканские гоминиды уже 1,8 млн лет назад разделывали туши животных при помощи каменных орудий (*Parés et al.,* 2014).

Очень важные результаты дали раскопки в восточной части Атласских гор на севере Африки в местонахождении Айн-Бушери (*Sahnouni et al.,* 2018). Находки из Айн-Бушери не только расширили географию олдувайской культуры, но и поставили вопрос о месте и времени ее появления. А главное, они показали, что уже самые первые культурные достижения человечества обладали способностью к быстрому распространению.

Айн-Бушери – это местонахождение, сформированное речными осадками в межгорной впадине. В двух пластах речных наносов найдены орудия и кости животных. Один из них, более древний, авторы обозначили как AB-Lw (от слов *artifact bearing* – “содержащий артефакты” и *lower* – “нижний”), другой, более молодой, – как AB-Up (*upper* – “верхний”). Выше и ниже этих слоев, а также между ними залегают другие слои, в которых не найдено следов деятельности гоминид. Еще выше по разрезу (“выше по разрезу” означает, что в последовательной

стопке осадочных слоев исследователь продвинулся ближе к современности), в слоях возрастом 1,8 млн лет, ранее уже были найдены настоящие олдувайские орудия, а если смотреть еще выше, то там есть слой с орудиями, представляющими следующий, ашельский этап развития каменных технологий.

Артефакты из слоев AB-Lw и AB-Up – это типичные орудия олдувайской культуры. Среди них есть ядрища из известняка и кремня, от которых без предварительной подготовки откалывали отщепы случайной формы, а также сами отщепы, лишь немногие из которых слегка дорабатывались (подвергались ретушированию). На большинстве артефактов сохранились участки исходной выветрелой поверхности камня (корки), что говорит о примитивности технологии их изготовления. Весь каменный материал – местного происхождения, издалека ничего не носили.

В древнем слое AB-Lw найдено 7 ядрищ, 9 отщепов и 1 ретушированный обломок кремня. В более молодом слое AB-Up улов оказался побольше: 121 ядрище, 65 целых отщепов, 47 фрагментов и 3 ретушированных отщепа. В целом набор артефактов из Айн-Бушери практически не отличается от типичных олдувайских комплексов Восточной Африки (если не считать нескольких ядрищ редкой субсферической формы, что может быть связано с особенностями местного каменного материала или с небольшими различиями в культурных традициях).

В слое AB-Lw найдено 296 костей млекопитающих разных размеров, в основном представителей семейств лошадиных и полорогих. На 17 из них (5,7 %) сохранились царапины, оставленные каменными орудиями. Царапины встречаются на ребрах, черепах и костях ног (в основном бедренных и плечевых). Судя по распределению царапин, местные гоминиды имели дело не с жалкими объедками, оставшимися после пиршества более сильных хищников или падальщиков, а с крупными частями или даже целыми тушами. В их рацион входили как мелкие, так и крупные животные. С помощью каменных орудий добычу свежевали, потрошили, отрезали головы, отделяли мясо от костей, а также дробили кости, чтобы добраться до мозга (найдено четыре таких расколотых кости).

В слое AB-Up картина примерно такая же. Здесь найдено 277 костей, тоже принадлежащих в основном лошадиным и

полорогим. Две из них имеют царапины, семь – расколоты ударами камней.

Итак, в Айн-Бушери когда-то жили гоминиды, обладавшие типичной олдувайской индустрией. Но это, конечно, мало о чем говорит, пока находки не датированы. Главное достижение исследователей состоит как раз в получении датировок для слоев AB-Lw и AB-Up. Для этого пришлось использовать целый комплекс взаимодополняющих методов.

Самые надежные результаты дал магнитостратиграфический анализ. Осадочные породы в Айн-Бушери сохранили остаточную намагниченность, показывающую направленность магнитного поля Земли в тот момент, когда эти породы формировались. Это позволило идентифицировать слои, соответствующие периодам прямой и обратной геомагнитной полярности (северный и южный магнитные полюса Земли, как известно, периодически меняются местами – это называют инверсиями магнитного поля).

Чтобы понять, каким интервалам глобальной магнитной шкалы (а она надежно датирована) соответствуют выявленные в Айн-Бушери периоды прямой и обратной полярности, нужно было хотя бы приблизительно оценить возраст слоев каким-то другим методом. Ученые воспользовались для этого данными биостратиграфии (в отложениях есть кости вымерших видов лошадей и хоботных – ананкусов, – время вымирания которых известно) и некоторыми другими, более замысловатыми методами, которые дали не очень точные результаты, но в совокупности все же позволили привязать палеомагнитные данные к общей шкале. В итоге удалось определить, между какими магнитными эпохами заключены слои AB-Lw и AB-Up, установив таким образом верхнюю и нижнюю границы их возможного возраста. Оказалось, что слой AB-Lw не старше 2,58 и не моложе 1,94 млн лет, а возраст слоя AB-Up находится в интервале от 1,78 до 1,94 млн лет.

Эти выводы вполне надежны. Однако исследователи не остановились на достигнутом и попытались сузить границы неопределенности. Для этого они сделали смелое допущение о постоянстве скорости осадконакопления в пределах каждого магнитостратиграфического интервала. Смелость допущения отчасти оправдывается его удобством, ведь оно позволяет напрямую переводить сантиметры осадочной толщи в годы.

Исходя из положения слоев AB-Up и AB-Lw относительно верхней и нижней границ соответствующих магнитостратиграфических интервалов, принимая скорость осадконакопления в каждом интервале постоянной, а также игнорируя возможные различия в степени последующего уплотнения породы, исследователи высчитали, что возраст слоя AB-Up равен 1,92 ± 0,05 млн лет, а слоя AB-Lw – 2,44 ± 0,14 млн лет. Они считают такую оценку возраста “наиболее разумной”, хотя и признают, что она может оказаться неточной.

Так или иначе, исследование показало, что гоминиды, владеющие олдувайскими технологиями и способные добывать целые или почти целые туши крупных (размером с лошадь) животных, появились на севере Африки значительно раньше, чем считалось: задолго до рубежа 1,94 млн лет, а возможно, и все 2,44 млн лет назад.

Это открытие, наряду с другими находками последних десятилетий (такими, например, как находка сахелянтропа на северо-западе Чада), заставляет осторожнее относиться к устоявшейся теории о том, что главным плацдармом антропогенеза была Восточно-Африканская рифтовая долина. Может быть, эволюционные процессы, которые в итоге привели к появлению *Homo sapiens*, на самом деле разворачивались на более обширных пространствах Африканского континента.

Это открытие также хорошо согласуется с идеей о том, что олдувайская технология давала большое преимущество тем группам, которые ей владели. Такие группы быстро наращивали свою численность, делились на дочерние группы и постепенно расселялись по обширным территориям, вытесняя менее продвинутых в культурном отношении гоминид.

О том, в чем именно могло состоять это преимущество, говорилось в первой книге (глава 2). Вкратце напомним: в плейстоценовой африканской саванне наверняка существовала острая конкуренция за туши крупных животных. Группам гоминид приходилось конкурировать за этот исключительно ценный ресурс не только со специализированными крупными хищниками и падальщиками, но и с другими гоминидами. В такой ситуации способность оперативно расчленить тушу острыми камнями и побыстрее убежать с отрезанными кусками мяса в укрытие могла быть решающей для выживания группы и успешного размножения ее членов.

Еще одна важная идея, косвенно подкрепляемая этими данными, состоит в том, что у самых ранних представителей рода *Homo*, возможно, уже имелись (или, по крайней мере, начинали развиваться) некие весьма эффективные способы социального обучения, благодаря которым такая сложная культурная традиция, как изготовление и использование олдувайских орудий, не только устойчиво сохранялась в течение сотен тысячелетий, но и быстро распространялась на новые территории. Но здесь мы немного забегаем вперед – подробнее о социальном обучении, культурных традициях и их возможной роли в становлении человеческого разума мы поговорим позже, в заключительных главах.

Вымирание африканских хищников последние два миллиона лет направлялось эволюцией гоминид, а не климатом

Уже давно идет дискуссия о вымирании крупных животных в позднечетвертичное время, то есть в последние 120–130 тыс. лет, и о том, какую роль сыграли в этом поздние представители рода *Homo,* и в первую очередь, конечно, *Homo sapiens.* Палеонтологи накопили немало данных, указывающих на то, что именно сапиенсы оказались главным “агентом уничтожения” позднечетвертичной фауны (ниже мы еще вернемся к этой теме).

Однако что касается более древних времен, то тут ситуация менее ясная. С одной стороны, древнейшие гоминиды не умели охотиться на крупную дичь, да и мясо не было основой их рациона. Поэтому они вряд ли могли серьезно подорвать численность популяций крупных животных, как травоядных, так и хищников.

С другой стороны, неоднократно высказывалась гипотеза, согласно которой еще до изобретения эффективных способов охоты на крупную дичь гоминиды (эректусы, хабилисы и, вероятно, даже австралопитеки) могли заниматься *агрессивным клептопаразитизмом*, то есть отгонять хищников от их добычи. Некоторые антропологи предполагают, что для этого могли использоваться колючие ветки. И, конечно, необходимы были слаженные коллективные действия, отвага и готовность идти на риск ради коллектива.

Более того, даже если ранние гоминиды не охотились на крупную дичь и не вступали в открытую конфронтацию с хищниками, они могли потихоньку воровать добычу у каких-нибудь зазевавшихся саблезубых кошек. Это тоже могло негативно сказаться на долгосрочных перспективах выживания хищников.

Понемногу накапливаются факты, согласующиеся с гипотезой о влиянии древних гоминид на вымирание африканских хищников (*Werdelin, Lewis,* 2013). В 2020 году шведские палеонтологи получили новые аргументы в ее пользу (*Faurby et al.,* 2020). Работа шведских ученых основана на

анализе данных по относительно небольшому, но исключительно хорошо изученному в палеонтологическом отношении району Восточной Африки. Этот район, охватывающий часть территорий Эфиопии, Кении и Танзании, на протяжении последних 4 млн лет был действующей ареной эволюции гоминид (если и не единственным или главным центром). Ископаемая летопись гоминид здесь весьма богата и прослеживается от ардипитеков, живших около 4 млн лет назад, до поздних сапиенсов включительно.

Местная плиоценовая (5,33–2,58 млн лет назад) и плейстоценовая (2,58–0,0117 млн лет назад) фауна хищных млекопитающих изучена очень подробно, причем один из авторов исследования, Ларс Верделин, внес важный вклад в ее изучение. Именно он собрал и выверил массив данных по восточноафриканским ископаемым хищникам, на котором основана работа. То, что все находки проверялись и интерпретировались одним и тем же специалистом, в данном случае хорошо. Это позволило минимизировать неопределенность, часто возникающую в подобных исследованиях из-за того, что у разных палеонтологов могут быть разные взгляды на систематику изучаемых групп и таксономическую принадлежность находок.

Массив включает 88 видов хищных млекопитающих, живших на изучаемой территории в течение последних 4 млн лет, и 279 “нахождений”, то есть комбинаций “место / время / вид животного”. Лишь девять из 88 видов существуют и поныне, все остальные вымерли. Среди вымерших крупных хищников – гигантские гиены, выдры, куницы и циветты, саблезубые кошки и медведи *Agriotherium* sp. (рис. 1.4).

Всех хищников подразделили на две группы: крупные с массой тела более 21 килограмма и мелкие. Такое разделение является более или менее общепринятым среди специалистов по экологии хищных зверей, поскольку отражает существенные различия в способах добычи пропитания и спектре доступных жертв. Мелкие хищники, как правило, охотятся на тех, кто помельче, затрачивая на каждую охоту не слишком много времени и сил. Крупные хищники полагаются в основном на крупную добычу, поэтому охотятся реже, но с гораздо большими затратами. Эти различия важны в контексте предполагаемого влияния гоминид – например, клептопаразитизм вряд ли способен сильно навредить мелким

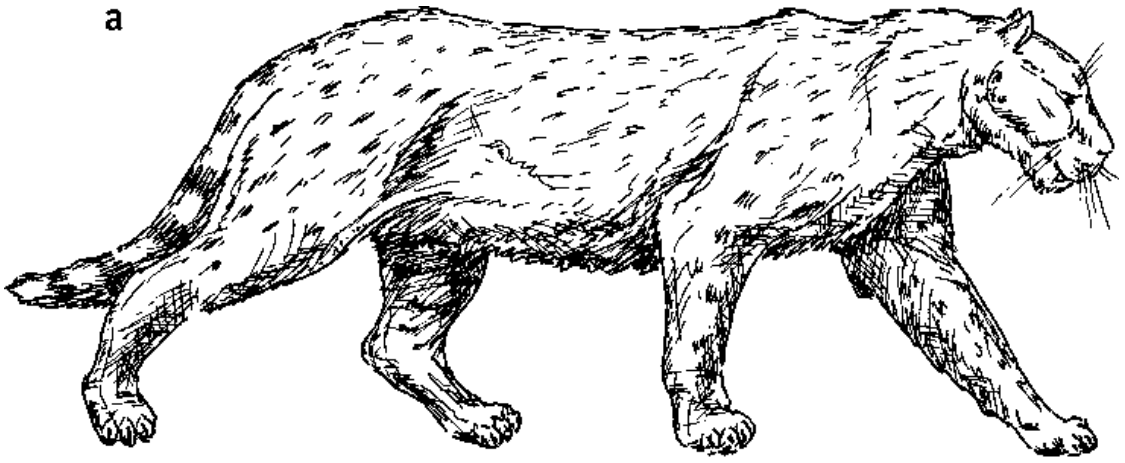
хищникам, но может представлять серьезную проблему для крупных.

Реконструированная динамика видового разнообразия крупных хищников в рассматриваемом районе показана на рисунке 1.5.

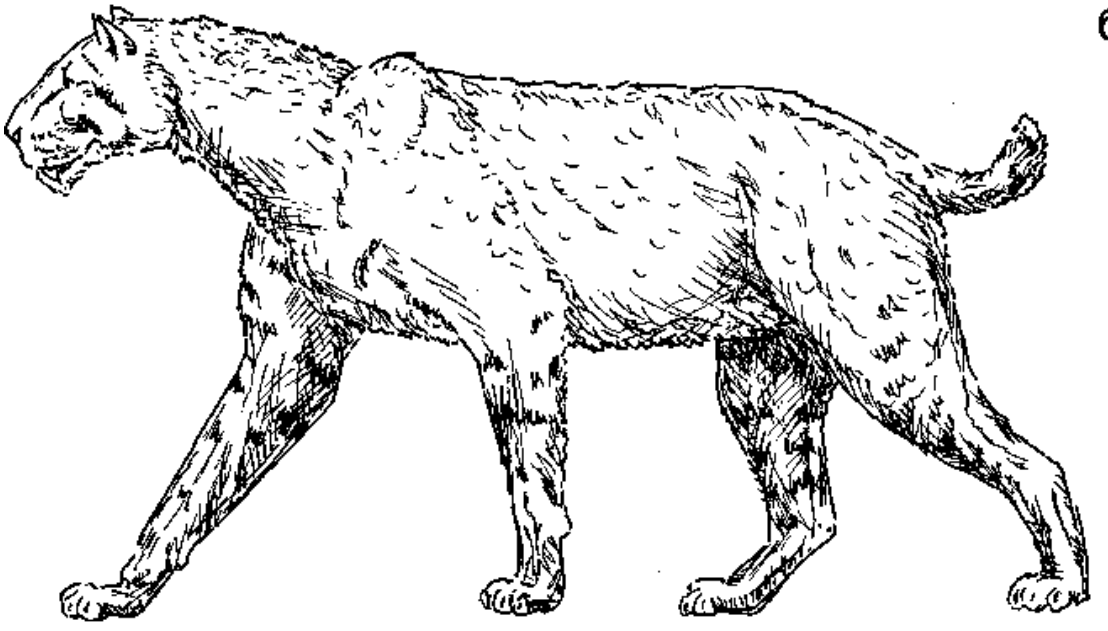
Данные указывают на стабильно высокое разнообразие крупных хищников от 4 до 2 млн лет назад и на последующий быстрый упадок. Примечательно, что упадок происходил почти синхронно во всех группах, за исключением разве что псовых (которые, впрочем, никогда не играли большой роли в местных экосистемах). Это трудно объяснить какими бы то ни было внутренними закономерностями эволюции крупных хищников, не привлекая внешних факторов, таких как климатические изменения или, например, эволюция гоминид.

Ученые сопоставили данные по хищникам с оценками температуры, количества осадков, площади лесов и дефицита влаги в изучаемом районе, а также с данными по объему мозга местных гоминид (рис. 1.6).

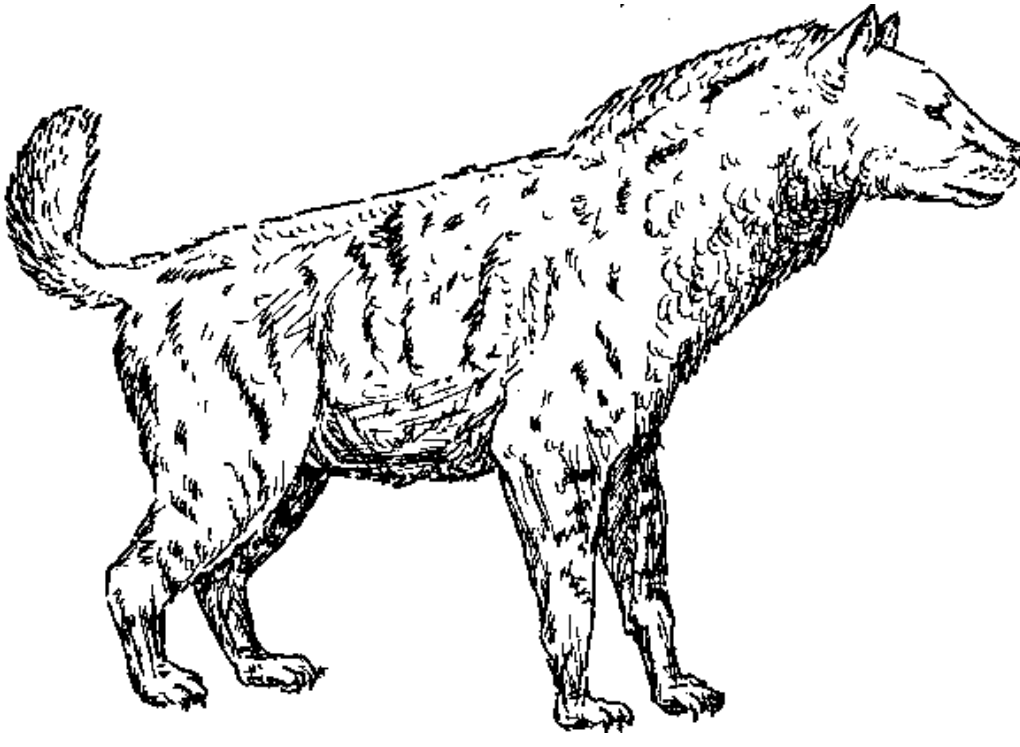
Статистический анализ не выявил никакой связи между вымиранием крупных хищников и колебаниями климата (температуры, количества осадков). Из рассмотренных переменных только две могут претендовать на роль факторов, способствовавших упадку крупных хищников, – прогрессивная эволюция гоминид, отразившаяся в увеличении объема мозга, и сокращение площади лесов. Причем первый фактор, по-видимому, влияет сильнее, чем второй (точнее говоря, его связь с вымиранием хищников имеет более высокий уровень статистической значимости).



б



в



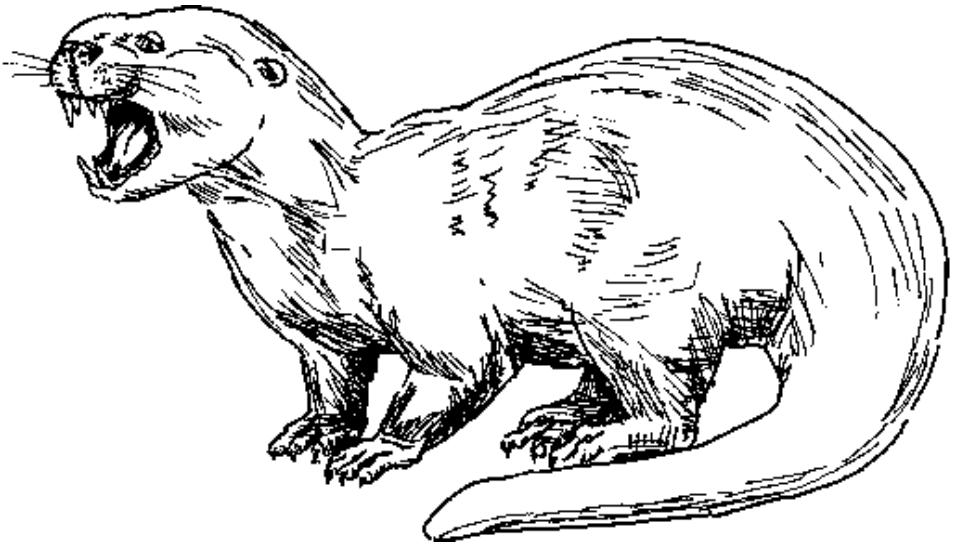


Рис. 1.4. *Некоторые крупные хищники, когда-то обитавшие в Восточной Африке вместе с гоминидами.* а – *саблезубая кошка* Dinofelis *sp. В изученном районе в период от* 4,23 *до* 4,09 *млн лет назад встречалось как минимум три вида этого рода.* б – *саблезубая кошка* Homotherium *sp. (обитала от* 4,1–4,35 *до* 1,39–1,64 *млн лет назад).* в – *гигантская гиена* Pachycrocuta *sp. (от* 3,63–3,85 *до* 3,0–3,2 *млн лет назад).* г – *гигантская выдра* Enhydriodon dikikae. *В изученном районе водилось четыре вида этого рода, и все были крупные. Возраст самых древних находок гигантских выдр на этой территории –* 4,07–4,23 *млн лет, самых молодых –* 1,88–2 *млн лет.*

Что касается мелких хищников, то скорость их вымирания в течение последних 4 млн лет оставалась практически постоянной. По-видимому, на их вымирание не оказывали существенного влияния ни климатические изменения, ни прогрессивное развитие гоминид.

Таким образом, результаты показывают, что упадок крупных хищников в Восточной Африке мог быть связан либо с эволюцией гоминид, либо с сокращением лесов. Выделить одну из этих гипотез на основании данных по единственному району не удается, потому что между ростом мозга гоминид и сокращением лесов в Восточной Африке прослеживается сильная корреляция (оба процесса шли параллельно: мозг рос, а леса сокращались).

Чтобы разрешить эту дилемму, ученые использовали данные по соотношению крупных и мелких хищников в разных районах современной Африки. Идея была в том, что те факторы,

которые вызвали упадок крупных (но не мелких) хищников в Восточной Африке в плейстоцене, наверное, должны срабатывать и сегодня, снижая долю крупных видов в общем разнообразии хищных млекопитающих.

Выяснилось, что в наши дни доля крупных хищников в разных районах Африки связана обратной зависимостью со степенью антропогенного воздействия и количеством осадков, но практически не зависит от температуры. Влияние площади лесов тоже прослеживается, хотя и слабое. Опираясь на эти *современные* корреляции между долей крупных хищников и количеством осадков или площадью лесов, исследователи попытались ретроспективно рассчитать динамику доли крупных хищников за последние 4 млн лет (без учета антропогенного фактора). Получилось, что если бы соотношение крупных и мелких хищников контролировалось количеством осадков и площадью лесов так же, как в наши дни, то оно должно было бы оставаться примерно постоянным в плиоцене и плейстоцене. Что явно противоречит наблюдаемому упадку крупных хищников (на фоне сохранения разнообразия мелких) в последние 2 млн лет. Это можно рассматривать как косвенный аргумент в пользу того, что главной причиной упадка крупных хищников были все-таки люди.

Еще один аргумент удалось получить, сравнив африканские данные с аналогичной, хотя и менее детальной и выверенной информацией по плиоцену и плейстоцену Северной Америки. Дело в том, что в течение нескольких последних миллионов лет сокращение лесов происходило не только в Африке. Это был глобальный процесс, захвативший в том числе и Северную Америку. Однако там вплоть до самого конца плейстоцена не было гоминид.

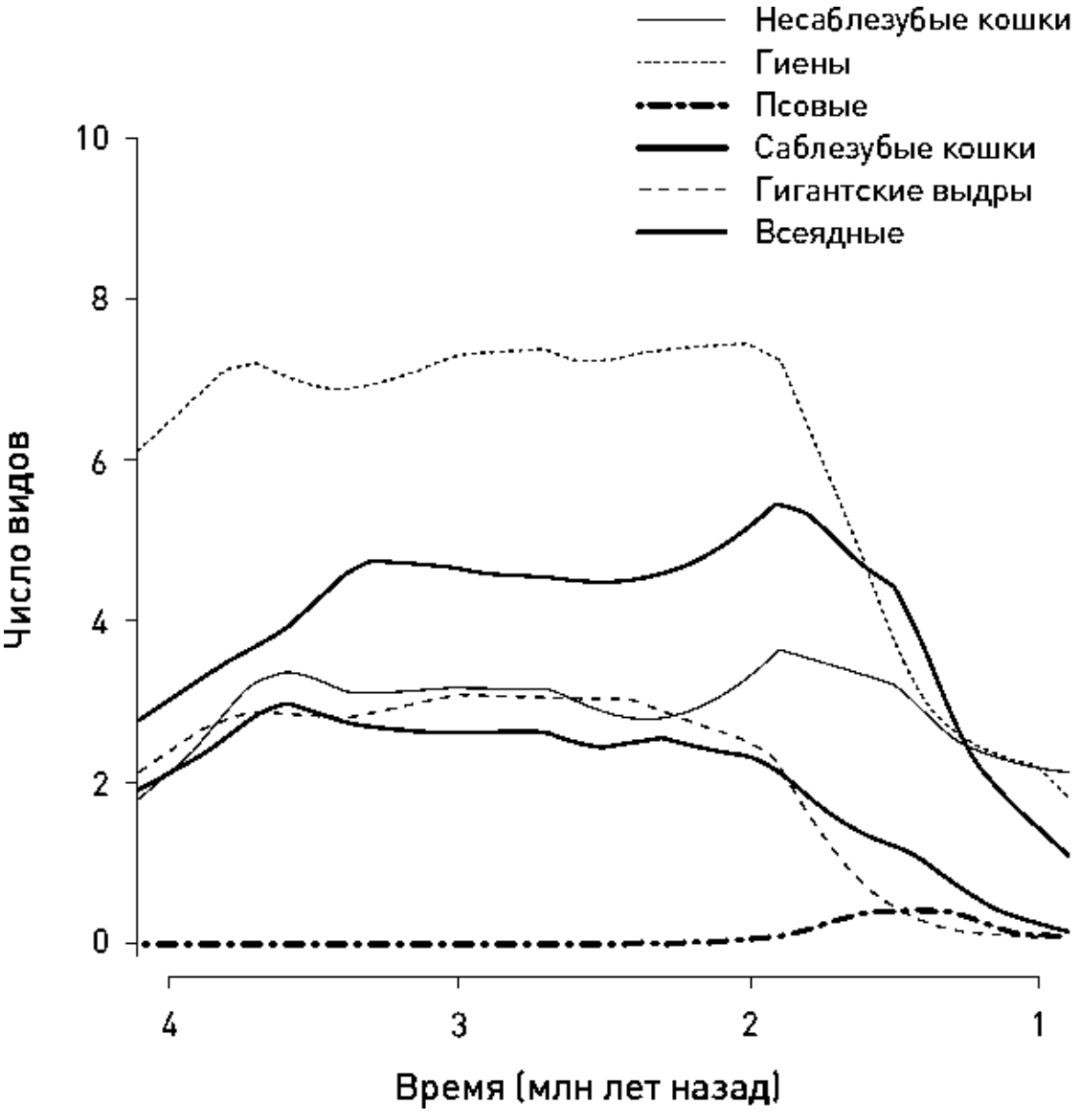
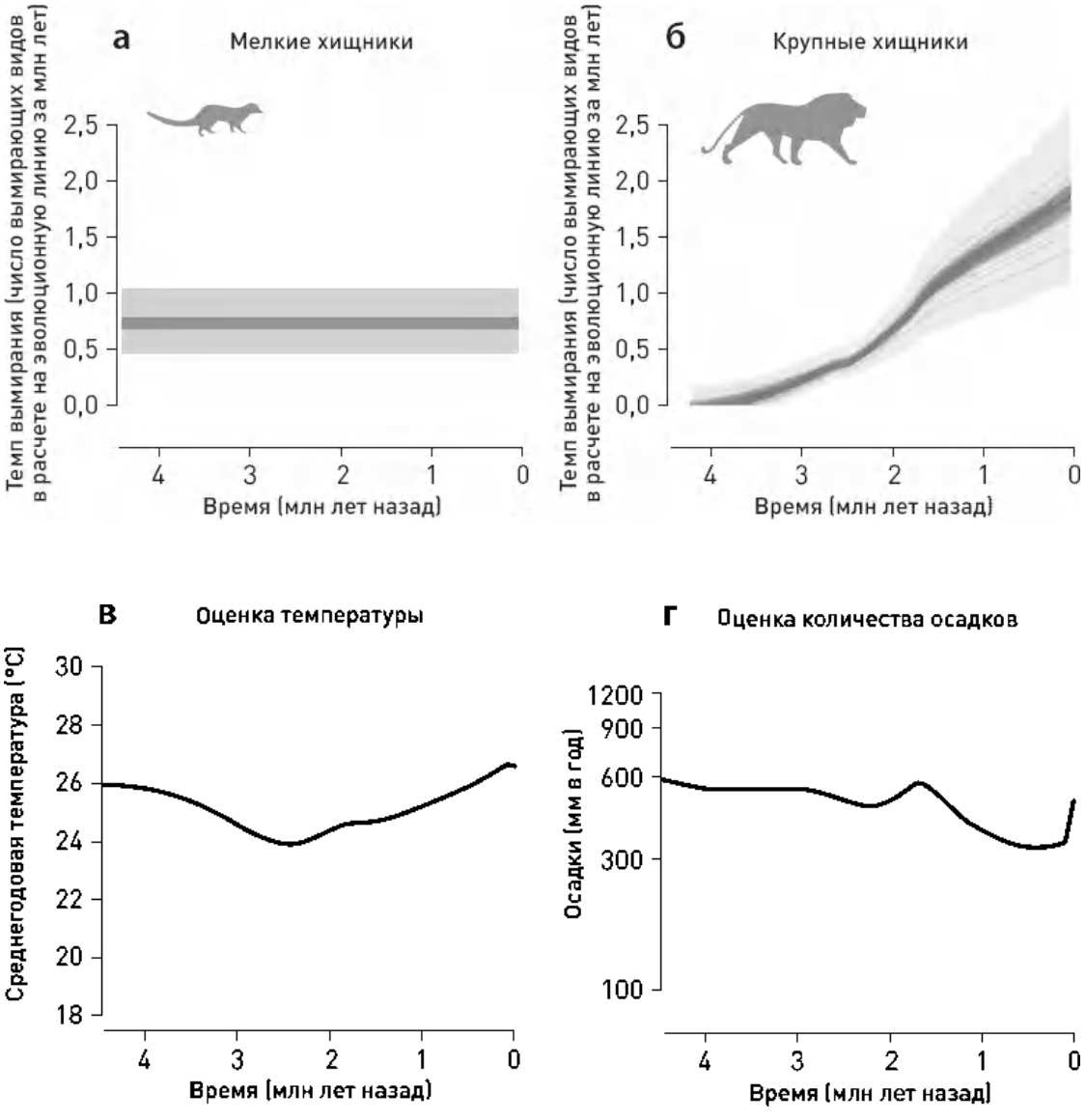


Рис. 1.5. *Реконструкция динамики видового разнообразия крупных хищников в рассматриваемом районе. Показаны данные по шести важнейшим группам: кошачьи с коническими зубами, то есть несаблезубые, гиены, псовые (все три группы существуют по сей день), саблезубые кошки, гигантские выдры и "всеядные" (все три исчезли). В последнюю группу входят вымерший медведь* Agriotherium*, гигантская куница и три вида гигантских циветт. То, что число видов (по вертикальной оси) обычно нецелое, связано с тем, что разнообразие реконструировалось сложными статистическими методами на основе заведомо неполной выборки и неточных датировок. По рисунку из* Faurby et al., 2020.

Палеонтологические данные показывают, что сокращение лесов в Северной Америке не сопровождалось упадком

крупных хищников. Даже наоборот: доля крупных хищников в общем разнообразии североамериканских хищных млекопитающих увеличилась в плейстоцене по сравнению с плиоценом (с 34–37 до 42–43 %). Это делает еще менее правдоподобной гипотезу, согласно которой упадок восточноафриканских крупных хищников был вызван сокращением лесов.



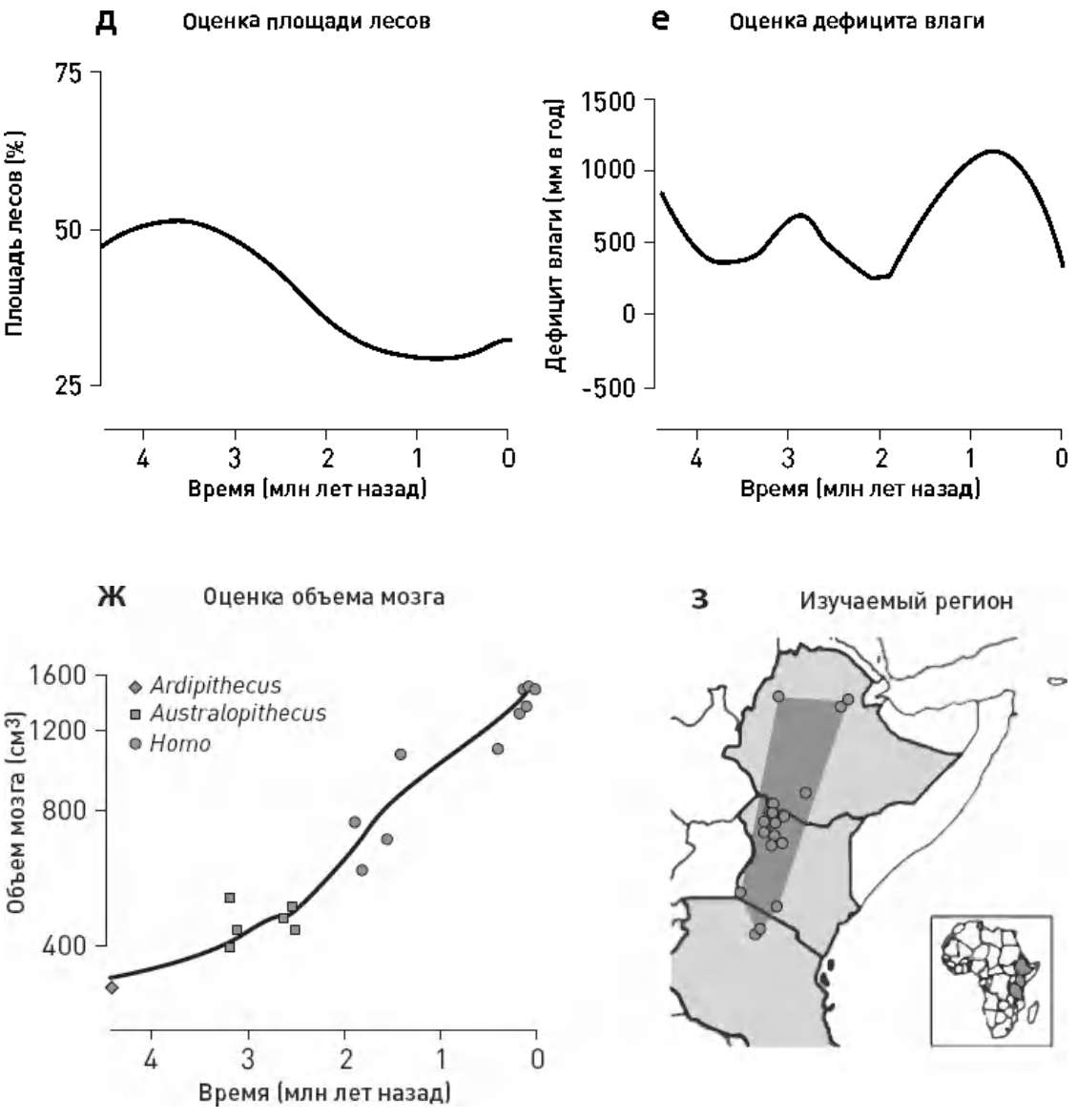
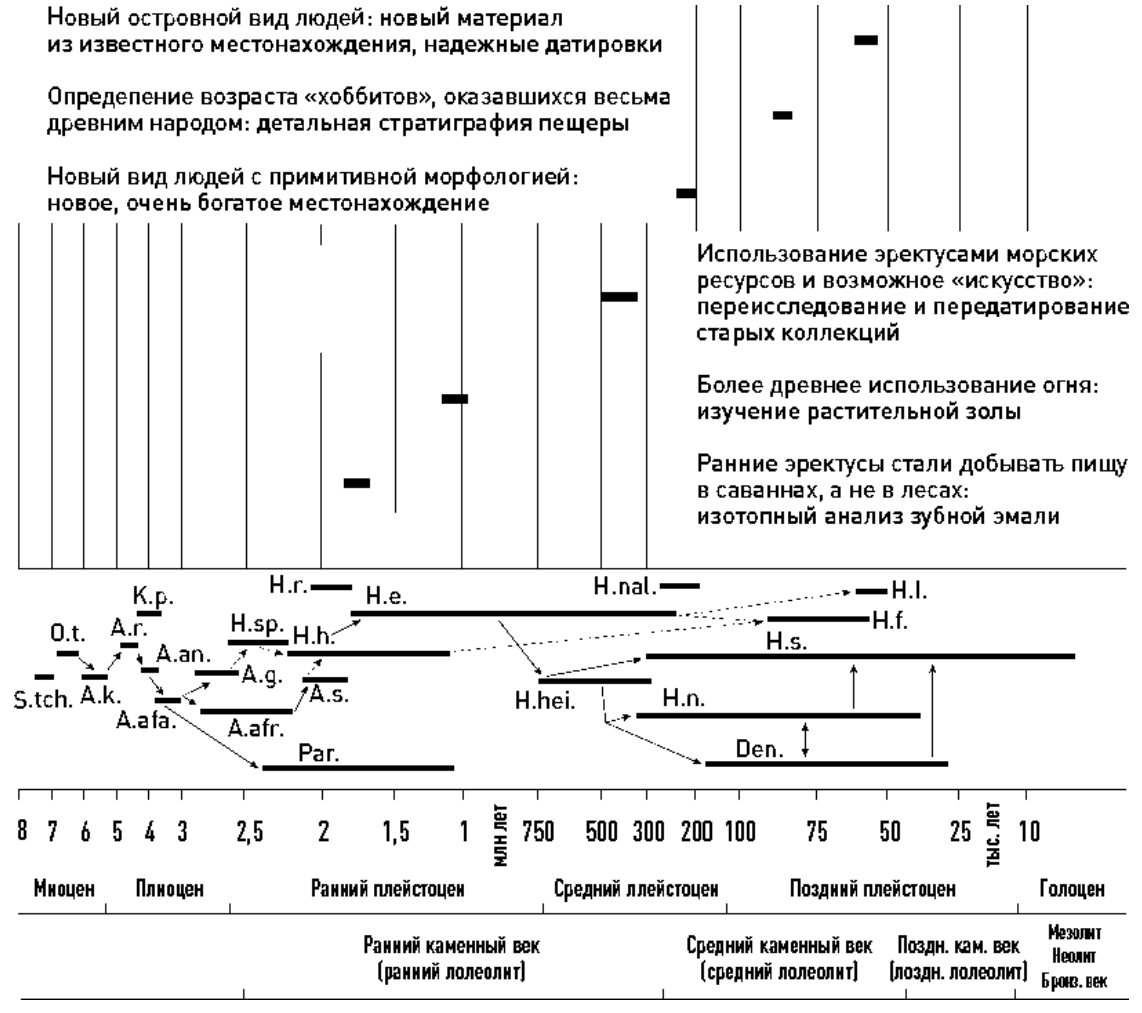


Рис. 1.6. *Вымирание восточноафриканских хищников и его возможные причины.* а, б – *модели, лучше всего описывающие динамику вымирания мелких и крупных хищников. Для мелких хищников (*а*) оптимальной оказалась модель с постоянной скоростью вымирания видов, для крупных (*б*) – модель, предполагающая линейную зависимость скорости вымирания хищников от объема мозга местных гоминид.* в—е – *оценки температуры, количества осадков, площади лесов и дефицита влаги в изучаемом районе (дефицит воды оценивался по соотношению изотопов кислорода в зубной эмали травоядных).* ж – *оценка объема мозга местных гоминид.* з – *карта изученного района, кружочками показаны местонахождения ископаемой фауны (палеоклиматические реконструкции основаны на данных из тех же местонахождений). По рисунку из* Faurby et al., 2020.

Таким образом, результаты свидетельствуют в пользу важной роли древних гоминид в вымирании крупных хищников в Восточной Африке. Пока трудно сказать, каким был основной механизм влияния гоминид на хищников (охота, клептопаразитизм или что-то еще) и когда это влияние стало набирать силу. Ученые попробовали разобраться в этом, сравнивая модели двух типов: первые предполагали, что скорость вымирания крупных хищников всегда была прямо пропорциональна объему мозга гоминид, а вторые – что гоминиды начали влиять на вымирание хищников не сразу, а лишь начиная с какого-то момента (например, это мог быть момент изобретения охоты на крупных животных, приручение огня или что-то еще). В итоге модели второго типа проиграли в статистическом состязании моделям первого типа. Таким образом, нет оснований считать, что некие примитивные варианты поведения гоминид еще не влияли на вымирание хищников, а более продвинутые стали влиять. Похоже, это влияние началось еще в очень давние времена, когда ни о какой охоте на крупную дичь не могло быть и речи.

Может показаться, что слишком смелые выводы были сделаны на основе пусть и тщательно собранного и детально изученного, но все-таки скудного материала. Напомним, что речь в конечном счете идет всего лишь о 279 палеонтологических находках с надежными привязками к месту и времени. Однако такая ситуация как для палеонтологии, так и для археологии палеолита не только типична, но и неизбежна: материал всегда катастрофически неполон, датировки приблизительны, видовые определения часто спорны. В данном случае исследователи сделали все возможное, чтобы извлечь из имеющегося материала максимум полезной информации.

Глава 2
От хабилисов к эректусам, хоббитам и прочим



Человеческий род, едва утвердившись в Африке, начал расширять свои владения. Люди расселялись по разным регионам, осваивали новые ресурсы, приручали огонь, начинали проявлять первые признаки символического мышления. Разнообразили свою морфологию и культуру, пересекали морские проливы, добирались до уединенных уголков, где порой превращались в обособленные виды. В разных популяциях эволюция шла разными путями, меняя то одни черты, то другие. У кого-то мозг при этом рос (как у наших прямых предков), у кого-то нет, а у кого-то и вовсе уменьшался. Биологическая и культурная эволюция ранне– и среднеплейстоценовых *Homo* не была похожа на дружное,

всеобщее движение к сияющим вершинам разума и цивилизации. Однако постепенное совершенствование орудийной деятельности и мозга в отдельных популяциях позволяло им побеждать в конкуренции с другими животными и друг с другом, понемногу вытеснять группы с менее эффективной культурой, осваивать новые территории и адаптироваться к неблагоприятному климату.

Пищевая революция эректусов: прощание с лесами

Одним из самых информативных источников сведений о диете ископаемых гоминид является изотопный состав углерода в зубной эмали. У углерода два стабильных изотопа: легкий ^{12}C и тяжелый ^{13}C. В природе они встречаются в соотношении, близком к 93:1. Если в зубной эмали у животного повышена доля тяжелого изотопа ^{13}C (ее обозначают $\delta^{13}C_{ena}$, где *ena* – сокращение от слова *enamel*, “эмаль”), то это, скорее всего, значит, что животное питалось в основном дарами открытых пространств, поросших травами, – саванн или степей (их еще называют травяными биомами). То есть либо травой, либо травоядными животными. Низкие же значения $\delta^{13}C_{ena}$ указывают на питание дарами леса.

Дело в том, что большинство лесных растений использует обычный, “классический” вариант фотосинтеза (так называемый C_3-фотосинтез), в ходе которого в качестве сырья для синтеза органики используются преимущественно молекулы CO_2 с легким изотопом углерода ^{12}C. Название “C_3-фотосинтез” связано с тем, что углерод из углекислого газа включается в состав трехуглеродных органических молекул (а не четырехуглеродных, как при C_4-фотосинтезе), хотя для дальнейшего нашего обсуждения это неважно.

Во второй половине кайнозойской эры, начиная примерно с 30 млн лет назад, уровень CO_2 в атмосфере стал снижаться, а климат на планете – портиться. В высоких широтах похолодало: сначала покрылась льдом Антарктида, а позже, в плейстоцене, начались периодические оледенения в Северном полушарии. При этом в низких широтах во многих районах климат постепенно становился более засушливым. Это вело к сокращению площади лесов и расширению травяных биомов, в том числе африканских саванн. В новых условиях получили преимущество травы, практикующие другой вариант фотосинтеза – так называемый C_4-фотосинтез, при котором в состав органических веществ включается больше тяжелого изотопа ^{13}C. Растения с C_4-фотосинтезом лучше приспособлены к сухому жаркому климату в сочетании с нехваткой CO_2. Вот

поэтому мы и можем определить, чем питалось то или иное африканское животное: если в эмали его зубов много ^{13}C, то дарами саванны, если мало – дарами леса.

Но вернемся к гоминидам. Изучение изотопного состава углерода в зубной эмали ископаемых гоминид показало, что 4 млн лет назад ранние австралопитеки, такие как анамский австралопитек (*Australopithecus anamensis*), получали углерод в основном из лесных (C_3) растений. У жившего 3,3 млн лет назад кениантропа *Kenyanthropus platyops* диета была более разнообразной, судя по разбросу значений $\delta^{13}C_{ena}$ у разных индивидов.

Около 2 млн лет назад восточноафриканские гоминиды подразделились на две ветви. Одна из них (ранние *Homo*) поначалу питалась C_3– и C_4-ресурсами с некоторым предпочтением (65 %) лесной продукции, а другая (парантропы) отдавала должное продукции саванн (75 %).

Позднее, около 1,7–1,5 млн лет назад, у людей, которые к тому моменту уже были представлены более продвинутым видом – человеком прямоходящим (*Homo erectus*), произошел сдвиг в сторону потребления ресурсов саванн (C_4). В итоге люди сравнялись в этом отношении с парантропами, у которых все осталось по-прежнему (*Cerling et al.,* 2013).

Антропологи давно склоняются к мысли, что лейтмотивом ранней эволюции рода *Homo* было освоение саванны и новых способов добычи пропитания – вплоть до полноценной охоты на крупных травоядных. Но датировки остаются спорными. Некоторые специалисты считают, что самые радикальные перемены должны были произойти не 1,7–1,5 млн лет назад, а свыше 2 млн лет назад, при переходе от поздних австралопитеков к первым *Homo*. Ведь в это время начинается увеличение мозга и систематическое использование каменных орудий для разделки туш.

Впрочем, идея о радикальном переломе 1,7–1,5 млн лет назад тоже выглядит логичной, потому что примерно в это время ранних *Homo* – человека умелого (*H. habilis*) и человека рудольфского (*H. rudolfensis*) – с их олдувайской культурой, крупными челюстями и увеличенными молярами сменяют рослые *H. erectus* с более совершенной ашельской культурой и менее мощным жевательным аппаратом.

Так почему же изменился рацион ранних гоминид? Нужно ли усматривать в этом признаки активно идущей биологической и культурной эволюции, затрагивающей пищевое поведение, или же это просто пассивный ответ на изменения условий среды? В первом случае рацион должен был измениться без всяких климатических причин, в силу развития мозга и культурного прогресса, позволившего расширить спектр доступных ресурсов. А во втором ведущей силой должна была стать смена окружающей обстановки: саванны расширялись, леса сокращались, а люди, как могли, подстраивались под новые условия. Может быть, люди и не меняли принципиально своего пищевого поведения, а продолжали использовать те же C_3– и C_4-ресурсы, что и раньше, просто вокруг стало больше вторых.

Чтобы разобраться в этом, нужно понять палеоэкологический контекст. Прежде всего выяснить, как менялись растительность и диета млекопитающих в тех местах, где обитали гоминиды. Если у других животных все происходило так же, как у гоминид, то, по-видимому, следует принять версию о пассивном ответе гоминид на смену ландшафтов. Если иначе, то правдоподобнее будет выглядеть гипотеза об активном освоении гоминидами новых ресурсов.

В 2019 году большой коллектив американских палеоантропологов и геологов опубликовал результаты масштабного исследования, посвященного выяснению причин увеличения $\delta^{13}C_{ena}$ у людей, живших в период от 2 до 1,4 млн лет назад (*Patterson et al.,* 2019). Работа базировалась на хорошем ископаемом материале из Кении, из восточных окрестностей озера Туркана. В материале были представлены и растительный, и животный комплекс, и, конечно, гоминиды. Чтобы получить общее представление о смене рациона у млекопитающих, ученые проанализировали соотношение изотопов углерода в 999 образцах зубной эмали. Кроме того, был измерен изотопный состав углерода палеопочв из тех же мест и слоев.

Помимо углерода оценивалось также соотношение изотопов кислорода ($\delta^{18}O$), по которому можно судить о круговороте воды (известно, что вода с тяжелым изотопом ^{18}O испаряется медленнее). У животных с невысоким уровнем испарения с поверхности тела, например у гиппопотамов, носорогов и слонов, значения $\delta^{18}O$ мало связаны с

засушливостью или влажностью климата и примерно соответствуют содержанию ^{18}O в дождевой воде. И напротив, у животных с высоким уровнем испарения – жирафов и буйволов – $\delta^{18}O$ повышается при аридизации климата.

Что же выяснилось? Ни у каких групп млекопитающих, кроме гоминид, не было тенденции к смене рациона с лесного на степной, то есть не было сдвига в сторону C_4. Даже у животных со смешанным питанием, которые одинаково охотно употребляют C_3– и C_4-растения (таковы некоторые полорогие), никакого существенного сдвига в сторону C_4 не произошло. А ведь эта группа, по идее, должна была бы в первую очередь изменить спектр питания, если бы экологическая обстановка того требовала. Зато у представителей *Homo* переход с лесных ресурсов на саванные прекрасно заметен (рис. 2.1). Если сначала (2,0–1,7 млн лет назад) они потребляли больше C_3-ресурсов, то затем переориентировались на C_4-ресурсы, став в этом плане ближе к парантропам (см. рис. 2.1, *б*).

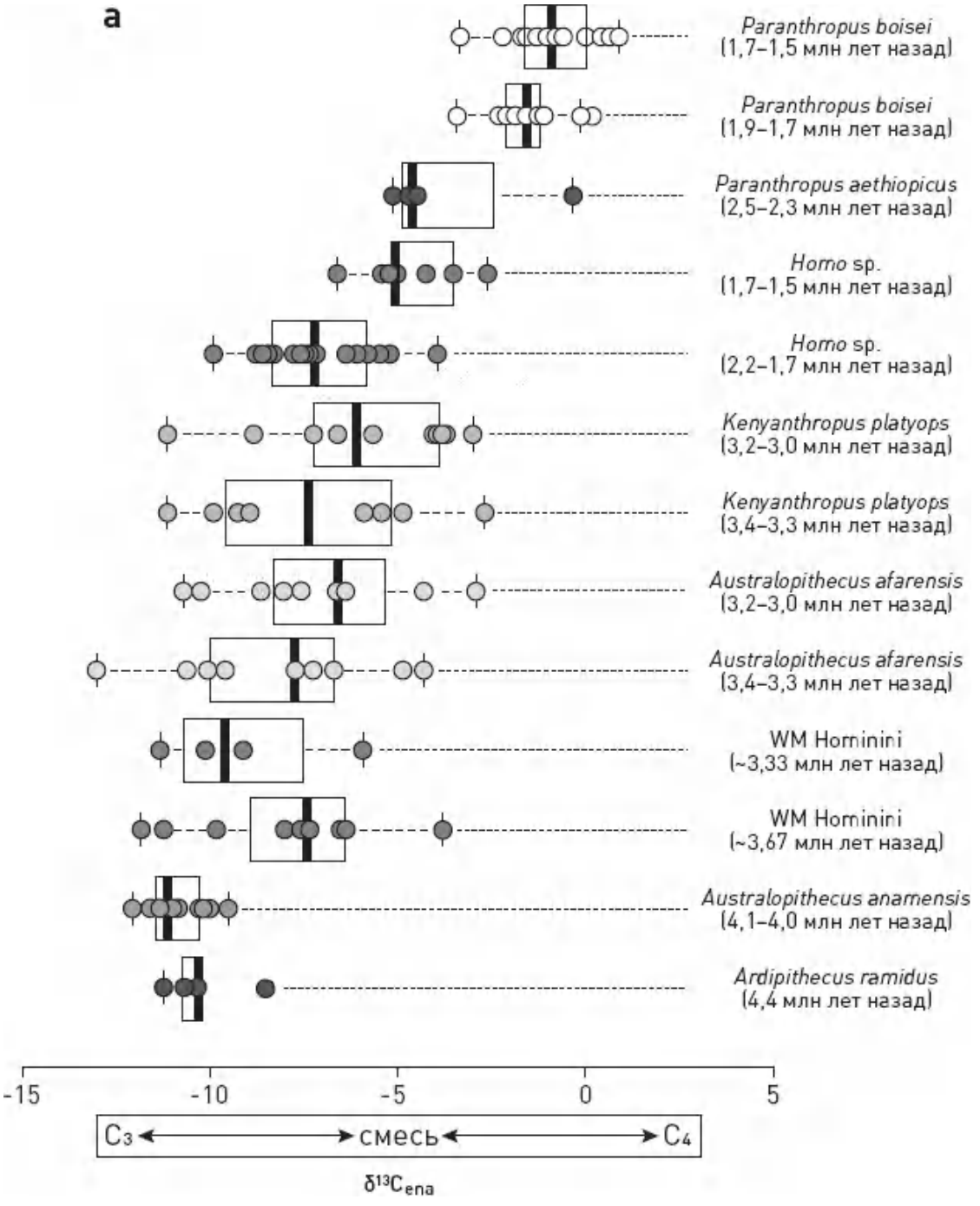
Что касается показателя $\delta^{18}O$, то у *Homo* регистрируется достоверное его снижение, тогда как у парантропов он практически не менялся. Скорее всего, это говорит об изменениях экологии и пищевого поведения людей. Тем более что доля ^{18}O в дождевой воде, по-видимому, не снижалась, а росла. Об этом можно судить по увеличению $\delta^{18}O$ в зубной эмали гиппопотамов. Еще нужно учитывать, что низкие значения $\delta^{18}O$ в целом более характерны для хищников, чем для растительноядных. Поэтому снижение $\delta^{18}O$ у эректусов по сравнению с хабилисами согласуется с идеей о том, что эректусы стали есть больше мяса.

По имеющимся данным можно понять, когда в окрестностях озера Туркана начала меняться растительность. В этом помог анализ изотопов углерода в палеопочвах. По-видимому, саванны с преобладанием C_4-растительности распространились в этом районе гораздо раньше 2 млн лет назад. А между 2 и 1,4 млн лет назад если и происходило какое-то дополнительное расширение саванн, то очень незначительное. Вспомним данные о снижении площади лесов в Африке, приведенные выше (см. рис. 1.6): леса начали заметно сокращаться около 3 млн лет назад. Это согласуется с тем, что численность травоядных, потребителей C_4-растений, по сравнению с другими группами 2,0–1,4 млн лет назад не

увеличивалась. Из этого опять-таки следует, что рост доли C_4-ресурсов в диете эректусов по сравнению с хабилисами не может быть пассивным следствием изменения доступной им растительности (и животных, которые ей питались). Ведь растительность почти не менялась. Менялся образ жизни людей и стратегии добычи пропитания.

Все это вместе – серьезный аргумент в пользу того, что изменения, происходившие у *Homo*, не были пассивным ответом на изменения среды. По-видимому, они были связаны именно с эволюцией людей – биологической или культурной (хотя противопоставлять эти два процесса у *Homo* вряд ли правильно: скорее всего, они были с самого начала сплетены в неразрывное целое).

Таким образом, получается, что 1,7–1,5 млн лет назад в диете представителей рода *Homo* – а это уже первые эректусы – произошли серьезные изменения, не связанные с изменениями окружающей растительности и ландшафтов и не наблюдавшиеся у других млекопитающих, включая приматов (парантропов и ископаемых павианов). Эректусы стали потреблять больше ресурсов саванны (C_4) по сравнению с ранними *Homo*.


a
Paranthropus boisei
(1,7–1,5 млн лет назад)
Paranthropus boisei
(1,9–1,7 млн лет назад)
Paranthropus aethiopicus
(2,5–2,3 млн лет назад)
Homo sp.
(1,7–1,5 млн лет назад)
Homo sp.
(2,2–1,7 млн лет назад)
Kenyanthropus platyops
(3,2–3,0 млн лет назад)
Kenyanthropus platyops
(3,4–3,3 млн лет назад)
Australopithecus afarensis
(3,2–3,0 млн лет назад)
Australopithecus afarensis
(3,4–3,3 млн лет назад)
WM Hominini
(~3,33 млн лет назад)
WM Hominini
(~3,67 млн лет назад)
Australopithecus anamensis
(4,1–4,0 млн лет назад)
Ardipithecus ramidus
(4,4 млн лет назад)
-15
-10
-5
0
5
C3
смесь
C4
δ13Cena

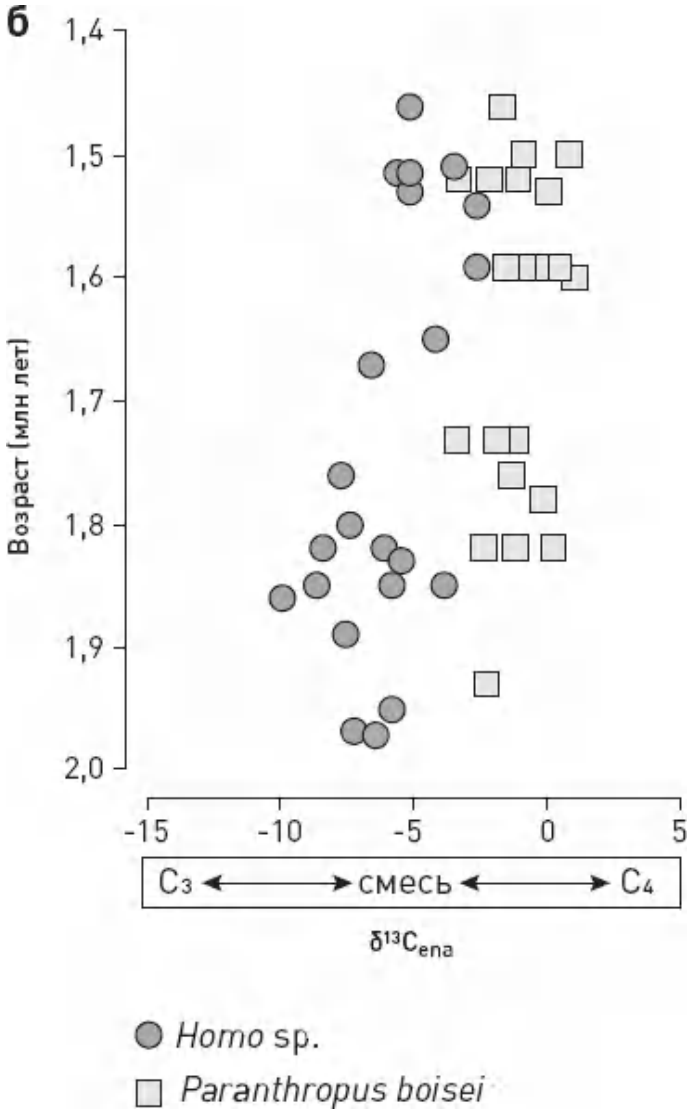


Рис. 2.1. *Уточненные данные по изотопному составу углерода в зубной эмали (*$\delta^{13}C_{ena}$*) у восточноафриканских гоминид. Чем правее расположена точка, тем выше в диете доля ресурсов саванны (*C_4*). WM Hominini – австралопитеки из Ворансо-Милле. Отдельно (б) показаны подробные данные по людям и парантропам с указанием возраста каждого образца (по вертикальной оси). Видно, что парантропы были и оставались специализированными потребителями ресурсов саванны, а вот люди постепенно меняли свои предпочтения, приблизившись к парантропам после отметки в* 1,7 *млн лет назад. По рисунку из* Patterson et al., 2019.

Что подразумевает рост показателя $\delta^{13}C_{ena}$, или переход на ресурсы саванны? Во-первых, рост доли самих саванных растений в рационе, во-вторых, рост потребления мяса

травоядных животных, питавшихся этими растениями. Первый вариант, вероятнее всего, справедлив для парантропов с их огромными челюстями и зубами, явно приспособленными для перетирания жестких стеблей, корней и клубней (хотя реальность всегда сложнее упрощенных схем; книга 1, глава 1, раздел “Парантропы”).

Что касается рода *Homo*, то к нему подходит скорее второй вариант. В течение рассматриваемого промежутка времени, то есть от 2 до 1,4 млн лет назад, в палеонтологической летописи восточных окрестностей озера Туркана значительно возрастает частота встречаемости костей травоядных, чьи туши разделывались гоминидами при помощи каменных орудий. Преобладают кости антилоп подсемейства бубалов (Alcelaphinae) – специализированных потребителей C_4-растительности. Для этих антилоп характерны очень высокие показатели $\delta^{13}C_{ena}$. Употребление в пищу большого количества их мяса могло внести вклад в наблюдаемый рост $\delta^{13}C_{ena}$ у людей.

Можно добавить, что к периоду 1,7–1,5 млн лет назад относятся и первые (хоть и не абсолютно надежные) свидетельства использования эректусами огня, да и мозг у них в то время рос как на дрожжах (книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”). Челюсти и зубы при этом уменьшались, что плохо согласуется с идеей о питании саванной растительностью, но хорошо – с мясоедением.

Таким образом, мы видим, что рацион эректусов изменился, сместившись от даров леса в сторону добычи мяса саванных травоядных. Это старая идея, но теперь она получила хорошую поддержку на основе новых, независимых данных. По-видимому, настоящая пищевая революция произошла не два с лишним миллиона лет назад, когда саванны расширились, а первые *Homo* начали разделывать туши крупных животных олдувайскими орудиями, а позже, когда *Homo erectus*, вооруженные куда более эффективными ашельскими рубилами, поставили это занятие на поток.

Приручение огня: Южная Африка, миллион лет назад

Овладение огнем послужило важной вехой в культурной эволюции человека, и оно должно было сильно повлиять на дальнейшую биологическую эволюцию рода *Homo* (книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”, подраздел “Мозг, мясо и огонь”), однако точная датировка этого события остается предметом споров. Нет никаких сомнений, что люди (в том числе неандертальцы и сапиенсы) систематически пользовались огнем в течение последних 400 тыс. лет. Практически бесспорны свидетельства использования огня обитателями ашельской стоянки Гешер-Бенот-Яаков в Израиле 790–750 тыс. лет назад (книга 1, глава 3, раздел “Жизнь вокруг очага”). Кости самих людей там не найдены, поэтому неизвестно, кто это были: эректусы или ранние “гейдельбергские люди в широком смысле”, возможно, близкие к общим предкам сапиенсов, неандертальцев и денисовцев. Есть и еще более древние свидетельства, относящиеся уже точно к эректусам. В нескольких точках Восточной и Южной Африки (Кооби-Фора, Чесованжа, Олдувайское ущелье, Сварткранс и другие) найдены обожженные куски глины и каменные орудия со следами воздействия огня возрастом до 1,5 млн лет. Достоверность этих находок оценивается экспертами по-разному. Главная проблема состоит в том, что теоретически следы огня на этих древнейших стоянках могут быть результатом естественных пожаров. Такую возможность крайне трудно полностью исключить на основании имеющихся археологических данных.

Важное открытие было сделано в 2012 году. Археологам из Южной Африки, США, Германии, Израиля и Канады удалось получить неоспоримые доказательства использования огня раннеашельскими обитателями пещеры Вондерверк в Южной Африке. В одном из слоев пещерных отложений нашли частицы растительного пепла. Точный возраст слоя, определенный при помощи радиометрических и магнитостратиграфических методов, составляет от 0,99 до 1,07 млн лет (*Berna et al.,* 2012).

Какие признаки указывают на намеренное использование огня, а не на естественное происхождение пепла? Во-первых, хорошая сохранность частиц – значит, они не были принесены ветром или водой откуда-то издалека, а образовались прямо

здесь, в пещере. Во-вторых, исследователи нашли множество мелких обломков костей, рассеянных по всему археологическому слою, многие из которых, судя по цвету, побывали в огне. Чтобы проверить свои предположения, ученые воспользовались методом инфракрасной фурье-спектроскопии. Он позволяет выявить характерные изменения кристаллической структуры минерального вещества костей (гидроксиапатита), возникающие при нагревании.

Выяснилось, что значительная часть костных обломков нагревалась до температуры 400–500°C. Это соответствует не очень горячему костру, в котором основным топливом служат сухая трава, листья и мелкие веточки. Именно эти материалы и сжигались в пещере миллион лет назад, судя по структуре сохранившихся фрагментов растительной золы. Костер из более привычных для нас древесных сучьев и поленьев дал бы более высокую температуру, но в пещерных отложениях практически нет следов угля, образующегося при сгорании крупных кусков древесины. Эректусы, как известно, не были лесными жителями, они предпочитали открытые ландшафты, поэтому вполне естественно, что сухая трава африканских саванн была их основным топливом.

Многие фрагменты обожженных костей имеют острые, неокатанные края – значит, их не принесло издалека водой или ветром, кости обжигались и крошились в самой пещере. Следы огня нельзя объяснить и воздействием костров, которые жгли в пещере ее более поздние обитатели – сапиенсы (оставившие, между прочим, на стенах пещеры разнообразные рисунки). Дело в том, что последовательность археологических слоев сохранилась в своем исходном виде, они не перемешивались, так что между слоем со следами огня – миллионолетним – и верхними, молодыми, залегают слои, в которых признаки огня отсутствуют. Естественный пожар в глубокой, сырой карстовой пещере мог произойти разве что из-за самопроизвольного возгорания помета летучих мышей (такое очень редко, но все же случается в пещерах). Но и эту возможность ученым удалось исключить, потому что при таких пожарах формируются частицы специфических минералов, которых нет в изученном слое.

Эректусы, обитавшие в пещере Вондерверк миллион лет назад, изготавливали свои раннеашельские рубила из полосчатого железняка, которого в самой пещере не было. Материал для орудий приносили извне. В исследованном

археологическом слое, помимо бифасов, найдены необработанные куски железняка размером около 10 сантиметров – очевидно, неиспользованные заготовки. И на орудиях, и на заготовках имеются характерные мелкие трещины и сколы, свидетельствующие о воздействии огня.

Таким образом, миллион лет назад люди (по крайней мере некоторые) точно уже умели пользоваться огнем. Это можно рассматривать как аргумент в пользу “кулинарной гипотезы” Ричарда Рэнгема (книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”, подраздел “Мозг, мясо и огонь”). Рэнгем предположил, что быстрое увеличение размера тела и массы мозга у ранних эректусов, произошедшее 1,9–1,7 млн лет назад, было связано с переходом к питанию приготовленной на огне пищей. Однако до сих пор использование огня эректусами оставалось хоть и правдоподобной, но все-таки недоказанной гипотезой. Впрочем, идея, согласно которой эректусы умели пользоваться огнем уже 1,9–1,7 млн лет назад, так недоказанной и остается. И не будем забывать, что улучшенное питание может снять часть ограничений (прежде всего энергетических) на развитие мозга, но вряд ли способно полностью его объяснить. К этой теме мы еще вернемся.

Художественное творчество питекантропов

В 1891 году Эжен Дюбуа описал первых яванских питекантропов[5], которых сейчас относят к виду *Homo erectus*. За прошедшие с тех пор 130 лет наше видение глубокой человеческой истории стало гораздо более объемным. Мы теперь обладаем большим массивом антропологических находок по самым разным видам гоминид и даже изучаем геномы вымерших людей. Тем интереснее, что переизучение старой коллекции Дюбуа продолжает приносить новые открытия. В 2014 году большой коллектив авторов из тринадцати научных лабораторий представил результаты исследования этой старой коллекции (*Joordens et al.,* 2014). Но на этот раз ученых интересовали не столько кости, сколько раковины моллюсков, собранные Дюбуа вместе с костями. Работой руководила Жозефина Йорденс из Лейденского университета в Нидерландах. Именно в этом университете и хранятся коллекции Дюбуа.

Ранее Йорденс и ее коллеги обосновали идею о том, что раковины не случайно оказались поблизости от древних людей (*Joordens et al.,* 2009). Питекантропы ели моллюсков, выбирая тех, что покрупнее, а раковины выбрасывали в кучи. В принципе нет ничего удивительного в том, что люди, будучи всеядными, не брезговали моллюсками. Удивительные вещи открылись при более пристальном изучении этих раковин.

Во многих из них есть дырочки. Они находятся как раз в том месте, где крепится мускул, удерживающий раковину в сомкнутом состоянии. Если его повредить, проткнув раковину, то она сама без усилий откроется. Форма дырочек и их краев подсказала исследователям, как питекантропы открывали раковины – с помощью острых акульих зубов. Если таким зубом “протереть” дырку – что и проделали исследователи в своих экспериментах с похожими по размеру и толщине раковинами, – то получается отверстие как раз такой формы и с той же структурой края. Так что питекантропы, похоже, были искушенными гурманами и знали, как лучше справиться с неподатливым моллюском.

Расположение дырочек на раковинах, сохранившихся с обеими створками, позволяет заключить, что питекантропы

были правшами. Этот вывод, хотя он и приведен в статье без специальных доказательств (возможно, он следовал просто из формы и направления царапин на краях и самоочевиден), тем не менее важен. Он отражает ход становления асимметрии мозга – по крайней мере у питекантропов она уже сформировалась. У них за точные движения отвечало левое полушарие, определяя преобладание праворукости в орудийной деятельности. Это значит, что правое полушарие, вероятно, начало специализироваться на образном представлении мира. Впрочем, функциональная асимметрия полушарий (склонность левого полушария все детализировать, а правого – обобщать) не является уникальной особенностью человека; возможно, она появилась довольно рано в эволюции млекопитающих. Например, показано, что у собак левое полушарие в большей степени реагирует на смысл произносимых человеком слов, отличая хвалебные от нейтральных и осуждающих, а правое – на интонацию (*Andics et al.,* 2016).

Неожиданное и яркое подтверждение существования у питекантропов образного мышления нашлось опять же среди раковин моллюсков. На одной створке обнаружилась гравировка – абстрактный зигзаг, идущий через всю раковину.

Этот зигзаг примечателен во многих отношениях. Линии на раковине сделаны акульим зубом. Их проводили специально, не отрывая руки на углах зигзага, так что это не случайно получившиеся насечки. Таким образом, обнаруженный зигзаг стал одним из считаных объектов “искусства” *Homo erectus*.

Раннее искусство сапиенсов уже давно обсуждается (книга 1, глава 6; о новых удивительных открытиях в этой области мы расскажем в главе 7). Есть свидетельства и неандертальских художеств – не очень впечатляющих, но все-таки (книга 1, глава 5; *Roebroeks et al.,* 2011). Что касается эректусов или гейдельбергских людей, то для них была известна, пожалуй, только графика из Бельцингслебена (Германия) – довольно сложные геометрические композиции из аккуратных прямых царапин на костях (илл. IV на цветной вклейке). Возраст гравировок из Бельцингслебена оценивается примерно в 350 тыс. лет, а каков же возраст яванской раковины с гравировкой (илл. V на цветной вклейке)?

Раковины датировали двумя методами. Сначала – по изотопам аргона ($^{40}Ar/^{39}Ar$) в зернах вулканических минералов, заполнявших раковины. Затем – оптико-люминесцентным

методом. Получилось, что максимально возможный возраст раковин, в том числе раковины с гравировкой, – 0,54 ± 0,10 млн лет, минимально возможный – 0,43 ± 0,05 млн лет. Выходит, что на сегодняшний день тринильская раковина с гравировкой – самый древний предмет человеческого искусства. Можно ли считать искусством простые геометрические узоры? Дело вкуса, но, на наш взгляд, скорее да, чем нет.

Новые данные о хоббитах с острова Флорес

Первые сенсационные сообщения об ископаемых остатках карликовых людей из пещеры Лянг-Буа на острове Флорес были опубликованы в 2004 году (книга 1, глава 2, раздел “«Хоббиты» с острова Флорес”). Эти люди метрового роста с маленьким мозгом и большими ступнями – пользователи примитивных каменных отщепов и оббитых галек – получили научное наименование *Homo floresiensis*, а также обиходное имя “флоресские хоббиты”. Жили они, согласно недавно уточненным датировкам, 90–60 тыс. лет назад – раньше, чем предполагалось вначале (*Sutikna et al.,* 2016). Прежние датировки давали около 18 тыс. лет, поэтому получалось, что примитивные хоббиты долго жили бок о бок с превосходившими их во всех отношениях позднепалеолитическими сапиенсами. Это противоречие разъяснилось, когда удалось составить точную топологию пещерных напластований и понять, что первые материалы для датировок были взяты из нарушенной последовательности слоев. Когда же датировали правильные образцы, то и цифры согласовались с архаичной морфологией и орудиями хоббитов. Согласно новым датировкам, они либо вообще не дожили до прихода сапиенсов, либо дожили, но вскоре после этого исчезли.

Предками флоресских хоббитов могли быть либо классические *H. erectus* (например, родичи яванских питекантропов, измельчавшие после заселения острова), либо более древние и не такие рослые гоминиды, близкие к людям из Дманиси, хабилисам или даже австралопитекам.

Правда, ни хабилисов, ни тем более австралопитеков за пределами Африки никто пока не находил. Но как знать – может, еще и найдут. В свете недавней находки в Центральном Китае – там обнаружили каменные орудия (отщепы и ядрища, напоминающие олдувайские) возрастом 2,1 млн лет (*Zhu et al.,* 2018) – такая гипотеза уже не выглядит совершенно безумной.

Приблизиться к разрешению загадки флоресских хоббитов помог новый материал, описанный в 2016 году (*Brumm et al.,* 2016; *Van den Bergh et al.,* 2016*a*) многонациональной командой ученых под руководством Геррита ван ден Берга

из Университета Вуллонгонга (Австралия), Ёсуке Каифу из Национального музея природы и науки в Токио (Япония) и Адама Брамма из Университета Гриффита (Австралия).

В 2014 году археологи заложили новую траншею в раскопе Мата-Менге в 74 километрах от пещеры Лянг-Буа на острове Флорес. Этот раскоп хорошо известен археологам и геологам: именно там были найдены разнообразные каменные орудия возрастом 800–880 тыс. лет (книга 1, глава 2, раздел “«Хоббиты» с острова Флорес”). Каменная индустрия Мата-Менге мало чем отличается от орудий хоббитов, но производители и пользователи этих орудий ученым не были известны.

В Мата-Менге выделяется особый слой речных песчаных наносов (так называемый слой II), из которого археологи извлекли многочисленные каменные орудия и кости животных – карликовых слонов, комодских драконов, крокодилов, крыс, птиц. Радиометрические датировки ископаемых зубов и вулканических прослоев, ограничивающих сверху и снизу этот богатый ископаемыми слой, показали возраст около 700 тыс. лет.

В 2014 году в слое II наконец-то были найдены ископаемые остатки людей: часть нижней челюсти взрослого индивида и еще шесть зубов (два резца, премоляр, моляр, два молочных клыка) от трех или более особей. Находки можно было сравнить с костями из Лянг-Буа, так как в распоряжении ученых уже есть две нижних челюсти хоббитов и целый набор соответствующих зубов. Также для сравнения можно было использовать материал по различным представителям *H. erectus, H. habilis* и другим древним гоминидам.

Челюсть из Мата-Менге по многим параметрам оказалась ближе всего к *H. erectus*. У нее отсутствуют специфические черты австралопитеков. Одни признаки роднят ее с ранними *Homo*, в том числе с ранними яванскими эректусами, жившими 1,3 млн лет назад, а другие – с *H. floresiensis*. Таким образом, морфология челюсти согласуется с гипотезой о родстве древнейших обитателей острова, с одной стороны, с эректусами, а с другой – с хоббитами.

Каждый из шести зубов был тщательнейшим образом обмерен и сопоставлен с зубами других гоминид. Резцы и премоляр по ряду признаков похожи на зубы людей, живших после *H. habilis*. Известное сходство имеется и с резцами и

премолярами хоббитов (хотя есть и отличия). Два молочных клыка имеют параметры, промежуточные между австралопитеками и людьми современного типа. Молочные зубы хоббитов науке пока не известны.

Самым информативным оказался моляр, он лучше всего сохранился. По соотношению длины, ширины и высоты коронки он похож на зубы ранних яванских *H. erectus*. У поздних яванских эректусов имеется своя зубная специфика, отсутствующая у людей из Мата-Менге и хоббитов. Кроме того, на коронке этого зуба имеется пять бугорков, как у всех *H. erectus*, тогда как у *H. floresiensis* таких бугорков четыре. Есть и другие отличия от моляров *H. floresiensis*, которые в целом выглядят более специализированными по сравнению с молярами эректусов и людей из Мата-Менге.

Самое удивительное, что объединяет все зубы и кости из Мата-Менге, – это их размер. Зубы такие же, как у хоббитов, или меньше, а челюсть на 20–30 % меньше. Если предположить, что люди из Мата-Менге были предками хоббитов – а они, судя по морфологии остатков, с полным основанием могут претендовать на прародительские права, – то карликовость хоббитов наследственная, а не новоприобретенная. Попав на остров, люди очень быстро измельчали и передали эту черту своим потомкам.

Вот так после первых сенсационных находок хоббитов, породивших волну восторженного удивления публики и массу неудобных вопросов к антропологам, наука шажок за шажком проясняет их историю. Теперь после передатирования, перекартирования пещеры, дополнительных находок и в самой пещере, и подальше от нее, после скрупулезного анализа всего объема накопленной информации история маленькой островной популяции выглядит уже более внятной, довольно логично вписываясь в общую историю рода человеческого. Какие-то ранние азиатские эректусы заселили остров не позже 800–700 тыс. лет назад, а скорее даже раньше (около 1 млн лет назад). Другие острова Индонезии, в частности Яву, эректусы заселили еще раньше – 1,3 млн лет назад (но до Явы добраться проще, потому что она соединяется с материком в периоды оледенений).

Флоресские первопоселенцы изначально владели, по-видимому, чуть более совершенной орудийной технологией, о чем говорят самые ранние – возрастом 1 млн лет – каменные

орудия острова Флорес со следами довольно тщательной обработки – ретуширования (*Brumm et al.,* 2010). Но затем, по мере приспособления к условиям острова, более простым и безопасным по сравнению с материковыми, люди утратили часть технологических навыков. Упрощению культуры также должны были способствовать изоляция и низкая численность. Островитяне быстро стали низкорослыми, сохранив при этом характерную для эректусов выступающую верхнюю челюсть (прогнатизм диагностировали по форме резцов), конфигурацию нижней челюсти и зубов.

Сотни тысячелетий окружающая обстановка и состав фауны почти не менялись: сухие и жаркие саванны с ручьями и озерами, где обитали все те же карликовые слоны, комодские драконы, крокодилы. Тысячелетие за тысячелетием популяция островитян сохраняла почти в неизменности технику охоты и орудийную индустрию. Их потомки хоббиты унаследовали эти навыки, так же как и маленький рост. За тысячелетия у них немного изменилась форма моляров, о других же эволюционных изменениях пока трудно сказать что-то определенное.

Больше хоббитов, хороших и разных

В течение большей части плейстоцена (2,58–0,0117 млн лет назад) на Земле было холодно. Ледники периодически покрывали значительную часть Евразии и Северной Америки, и уровень моря тогда опускался намного ниже, чем в нынешний период межледниковья. До островов Суматра, Ява и Калимантан можно было добраться пешком. Они образовывали единый массив суши с Малайским полуостровом и прилегающим шельфом – так называемую Сунду, или Сундаланд.

Поэтому не так уж удивительно, что ранние *Homo erectus*, начавшие расселяться по Азии около 1,8 млн лет назад (людей из Дманиси вполне можно считать ранними эректусами), спустя полмиллиона лет добрались до Явы.

Однако более восточные острова Малайского архипелага, такие как Сулавеси и Флорес, а также Филиппины, оставались отделены от Сунды морскими проливами многокилометровой ширины, которые не обсыхали никогда, даже в эпохи самого низкого стояния моря.

И тем не менее древние люди – хоббиты или скорее их предки эректусы – сумели добраться до Флореса задолго до появления *Homo sapiens*. Недавно выяснилось, что и до Сулавеси люди добрались как минимум 200 тыс. лет назад – правда, там пока найдены только каменные орудия (простенькие отщепы и ядрища), но не кости самих людей (*Van den Bergh et al.,* 2016*b*).

В 2018 году большая международная команда археологов сообщила в журнале *Nature*, что около 700 тыс. лет назад архаичные представители человеческого рода жили также и на острове Лусон Филиппинского архипелага (*Ingicco et al.,* 2018). Раскопки в местонахождении Калинга на севере Лусона начались в 2014 году. За год до этого там были найдены разбросанные по поверхности кости вымерших крупных животных и каменные орудия. Датировать их было невозможно, потому что неизвестно, из какого слоя осадочных пород они были вымыты эрозией. Тогда начались систематические раскопки, в ходе которых удалось разобраться в стратиграфии местных речных отложений, а главное, найти кости животных и

орудия в непотревоженном виде, то есть непосредственно в слоях, где они были захоронены.

Самой яркой находкой тех раскопок стал почти полный скелет вымершего филиппинского носорога *Rhinoceros philippinensis*. В том же слое нашлись кости варана, оленя и стегодона, а также 57 каменных орудий: 49 отщепов, шесть ядрищ и два молотка (отбойника). Древние мастера из Калинги использовали весьма примитивные технологии – откалывали отщепы как попало, не пытаясь придать им какую-то определенную форму, следов целенаправленной отделки (ретуширования) на изделиях не обнаружено.

На 13 костях носорога (ребрах и пястных костях) сохранились недвусмысленные царапины от каменных орудий. Кроме того, на его обеих плечевых костях имеются следы ударов тяжелым камнем. Скорее всего, люди пытались разбить кости, чтобы добраться до костного мозга. В итоге левую плечевую кость раскололи на пять кусков, а правую так и не одолели.

Остатки носорога, а именно зубную эмаль, удалось датировать при помощи безумно сложного, но вроде бы надежного метода, который называется “комбинированный метод урановых серий и электронного спинового резонанса” (*Grün, Schwarcz,* 1988). Им сейчас часто пользуются для датирования таких объектов, как зубная эмаль и пещерные известковые натеки, и он успел хорошо себя зарекомендовать. Получилось, что носорог и те, кто его ел, жили 709 ± 68 тыс. лет назад.

До тех раскопок древнейшим признанным свидетельством присутствия человека на Лусоне была человеческая плюсневая кость возрастом 67 тыс. лет из пещеры Кальяо (*Mijares et al.,* 2010). Чья она, к какому виду людей принадлежал ее обладатель, определить было невозможно. Единственное, о чем говорила та косточка, – что роста он был маленького.

Новые данные о людях из Кальяо появились в 2019 году (*Détroit et al.,* 2019). Еще в августе 2011 года из пещерных отложений была добыта целая коллекция мелких, но информативных косточек: две фаланги пальцев ног, две фаланги пальцев рук, средняя часть (тело) бедренной кости юной особи, а также шесть зубов. Пять из них (два правых верхних премоляра и три правых верхних моляра) принадлежали одному и тому же индивиду. Это определили по притертости зубов друг

к другу. В июле 2015 года к коллекции добавился еще один моляр – тоже правый верхний, а значит, принадлежавший другому человеку. Поскольку бедренная кость принадлежала ребенку, а все остальное – взрослым особям, можно заключить, что найденные косточки и зубы были как минимум от трех разных индивидов. Две кости (найденную первой плюсневую кость и один из зубов) удалось датировать методом урановых серий. Это дало минимальные оценки возраста: для плюсневой кости – 67 тыс. лет (как уже было отмечено), а для зуба – 50 тыс. лет.

Скрупулезный анализ собранного материала занял еще пару лет, затем больше года ушло на доработку статьи в соответствии с замечаниями рецензентов. Наконец в апреле 2019 года статья с описанием находок была опубликована в журнале *Nature*.

Исследователи отнесли находки к новому виду людей – *Homo luzonensis*. Это смелое решение, ведь материал все-таки довольно скудный (по сравнению в том числе и с *H. floresiensis*, самостоятельный видовой статус которого долго оспаривался, несмотря на наличие почти полного скелета). Выделение нового вида обосновывается тем, что зубы и фаланги из пещеры Кальяо, во-первых, демонстрируют уникальное сочетание примитивных (“австралопитековых”) и продвинутых (“сапиентных”) признаков, во-вторых, по некоторым морфометрическим показателям выходят за пределы изменчивости всех известных видов рода *Homo*.

Премоляры и особенно моляры лусонского человека исключительно малы. Такие же маленькие премоляры характерны еще для двух видов поздних *Homo* (сапиенсов и флоресских хоббитов), однако по миниатюрности моляров *H. luzonensis* не имеет себе равных. Лусонский человек также выходит за пределы изменчивости всех известных видов *Homo* по соотношению площадей жевательных поверхностей премоляров и моляров (проще говоря, только у этого вида премоляры почти не уступают по размеру молярам). В целом малые размеры зубов, упрощенный рельеф жевательной поверхности и другие детали строения надежно отличают лусонского человека от “крупнозубых” гоминид, таких как австралопитеки, эректусы и денисовцы, отчасти сближая его с хоббитами и сапиенсами. При этом некоторые особенности зубов *H. luzonensis* уникальны. К архаичным чертам относятся хорошо развитые множественные корни премоляров. Этот

признак типичен для австралопитеков и ранних *Homo*, встречается у азиатских эректусов, очень редок у сапиенсов и нехарактерен для флоресских хоббитов.

Средняя фаланга пальца (безымянного, среднего или указательного) левой руки *H. luzonensis* имеет очень примитивную форму, сближающую лусонского человека с австралопитеками и в меньшей степени с хабилисами, флоресскими хоббитами и *H. naledi* (см. раздел “Человек из Диналеди – еще один вид примитивных людей” ниже). Одной из примитивных особенностей фаланги является ее изогнутость – признак, который обычно трактуется как адаптация для лазанья по деревьям. Еще сильнее эта примитивная изогнутость выражена у проксимальной фаланги пальца ноги. Как и в случае с зубами, некоторые морфометрические характеристики фаланг выходят за пределы изменчивости всех известных видов *Homo*, то есть являются уникальными для лусонского человека.

Исследователи извлекли из скудного костного материала все возможное, чтобы обосновать самостоятельный видовой статус лусонского человека, и обоснование, надо признать, получилось довольно убедительное. Жаль, конечно, что не удалось найти черепов или хотя бы фрагментов черепных костей, а еще обиднее, что попытки извлечь из найденных косточек ДНК оказались безуспешными (как и в случае с *H. floresiensis* и другими находками из Юго-Восточной Азии). Похоже, в столь жарком климате у древней ДНК чрезвычайно мало шансов сохраниться.

Судя по всему, *H. luzonensis* – это еще один (наряду с *H. floresiensis*) эндемичный вид низкорослых людей, сформировавшийся в условиях островной изоляции. Интересно пофантазировать о возможном родстве поедателей носорога из Калинги и маленького человека из Кальяо, жившего на 640 тыс. лет позже. Был ли он их потомком?

Предки лусонского человека, вероятно, добрались до своего острова еще в начале среднего плейстоцена, может быть, около миллиона лет назад – примерно тогда же, когда предки хоббитов добрались до Флореса. Кем были эти предки – вопрос открытый. С одной стороны, это могли быть хорошо известные антропологам, относительно продвинутые азиатские эректусы (возможно, близкие к яванским питекантропам). Другой вариант – архаичные эректусы вроде людей из Дманиси. Третий вариант

– еще более примитивные гоминиды, близкие к хабилисам или даже австралопитекам, которые могли расселиться по южным окраинам азиатского материка еще до появления эректусов. В пользу третьей версии говорит наличие у обоих островных видов примитивных черт, сближающих их с австралопитеками. Если предками *H. floresiensis* и *H. luzonensis* были продвинутые эректусы, то возврат некоторых признаков к примитивному “австралопитековому” состоянию должен был произойти у этих видов параллельно и независимо. Не проще ли предположить, что архаичные признаки унаследованы островными видами от архаичного предка? Впрочем, представить себе австралопитеков, лихо переплывающих многокилометровые морские проливы, тоже не так-то просто. Питекантропы в этой роли смотрятся правдоподобнее.

Рис. 2.2. Пещера Кальяо находится в северной части острова Лусон, не соединявшегося с материком даже во время сильнейших плейстоценовых оледенений. Оттенками серого показаны участки морского дна, становившиеся сушей при опускании уровня моря. Пунктиром показаны биогеографические границы, соответствующие не осушавшимся в плейстоцене морским проливам: линия Гексли

(А), линия Уоллеса (Б) и линия Лидеккера (В). По рисунку из Détroit et al., 2019.

Каков был их маршрут? Люди, в принципе, могли прийти на Лусон не с Борнео через Палаван, а с севера, через Тайвань, который тогда соединялся с азиатским материком, и уже с Лусона перебраться на другие острова. Но и в этом случае без пересечения широких проливов никак нельзя было обойтись (рис. 2.2).

Имеющиеся факты еще не доказывают, что эти люди, кем бы они ни были, умели строить плоты или лодки. В конце концов, иногда и другие крупные млекопитающие, вроде тех же носорогов и стегодонов, как-то преодолевают морские проливы. Но все же такая возможность в свете новых данных выглядит правдоподобной. Среднеплейстоценовые обитатели Юго-Восточной Азии как минимум трижды пересекали морские проливы, чтобы добраться до Флореса, Сулавеси и Лусона, причем все это происходило задолго до появления на азиатском горизонте *Homo sapiens*.

Человек из Диналеди – еще один вид примитивных людей

В послужном списке южноафриканского антрополога Ли Бергера немало достойных открытий. О некоторых из них мы рассказали в первой книге. Например, в 2006 году Бергер переисследовал знаменитый череп юного австралопитека из Таунга и доказал, что ребенок стал добычей крупной хищной птицы (книга 1, глава 1, раздел “Австралопитеки”, подраздел “Юные австралопитеки были добычей хищных птиц”). В 2010 году последовало открытие нового вида австралопитеков (книга 1, глава 2, раздел “*Australopithecus sediba* – австралопитек, похожий на человека”).

Чем занимался этот неутомимый и азартный антрополог в течение последующих четырех с половиной лет, читатели узнали из двух публикаций в журнале *eLife* в 2015 году (*Berger et al.,* 2015; *Dirks et al.,* 2015). Как выяснилось, он вел раскопки в пещере Райзинг-Стар в 50 километрах от Йоханнесбурга (Южная Африка). В течение двух полевых сезонов – осенью 2013-го и весной 2014-го – его команда исследовала человеческие остатки, найденные двумя спелеологами в одной из камер пещеры. Пещера имеет очень сложную форму с несколькими залами и узкими вертикальными и горизонтальными тоннелями-“шкуродерами”, пройти которые полностью удалось, скорее всего, впервые.

Чтобы протиснуться в узкие лазы, имеющие в некоторых местах ширину всего 20–25 сантиметров, пришлось поискать для работы худых спелеологов (понятно, что для этого лучше всего подошли стройные юные девушки). Так или иначе, но пещерные тоннели были пройдены, и в последней камере, именуемой Диналеди, была найдена богатейшая коллекция человеческих остатков. Наверх для исследования было поднято около 1500 костей и зубов, все достойной сохранности, некоторые скелеты удалось собрать практически полностью. Почти все кости принадлежат гоминидам, среди них только 6 птичьих и несколько плохо определимых остатков грызунов.

Позже была обследована еще одна камера в другой части той же пещеры – камера Леседи, расположенная в 60 метрах от Диналеди по прямой (*Hawks et al.,* 2017). Однако прямого сообщения между камерами нет, и проползти из одной в другую

можно только кружным путем протяженностью в 145 метров. В Леседи, как и в Диналеди, гоминиды с большой вероятностью попадали не в виде разрозненных частей, а целиком. В этой камере найдено 133 костных фрагмента, сгруппированных в три скопления. Кости принадлежат как минимум трем особям разного возраста, но, вероятнее всего, их было больше. Кости в обеих камерах имеют одни и те же характерные признаки, так что нет сомнений в их единой видовой принадлежности. Ученые полагают, что люди из Диналеди и Леседи почти наверняка принадлежали к одной и той же популяции.

Кроме остатков гоминид, в Леседи найдены кости нескольких видов мелких млекопитающих. В основном это грызуны и землеройки. Есть также собачий зуб и остатки дикого кота – это самые крупные представители местной ископаемой фауны. Скорее всего, это связано с труднодоступностью камер Диналеди и Леседи. Судя по всему, в древности пробраться туда было не проще, чем сегодня.

По числу костных остатков, их концентрации и сохранности это местонахождение уникально. За прошедшие века захоронение не потревожили ни звери, ни птицы, ни туристы, и оно сохранилось в своем первоначальном состоянии, покрываясь постепенно тонкими наносами глинистой пыли.

Теперь Ли Бергеру и его коллегам нужно было понять, чьи эти кости, как они туда попали и из какого они времени.

Ответ на первый вопрос такой: все кости бесспорно принадлежат гоминидам одного вида, и это новый вид людей, получивший наименование *Homo naledi* (илл. VI на цветной вклейке). Отнесение к роду *Homo* основано на анализе морфологических признаков скелета и сравнении со всеми известными гоминидами и другими человекообразными обезьянами. Благо материала для сравнения было предостаточно – и он был тщательно изучен и педантично описан.

Люди из Диналеди имели небольшой рост (144–148 см) и вес (около 39–45 кг), некрупные зубы, не исключая и маленькие клыки. Жевательные поверхности коренных зубов относительно простые. Ходили эти люди на двух ногах, уже вполне человеческих, если не считать небольшого плоскостопия. На таких ногах, более длинных, чем у австралопитеков, можно было совершать дальние походы. Кисти рук у них тоже были больше похожи на человеческие – с удлиненным большим

пальцем и подвижным запястьем, правда, пальцы были кривоваты. Удивительно при этом, что их ребра и плечи соответствуют австралопитековой морфологии, то есть годятся для лазанья. Искривленные фаланги пальцев тоже напоминают пальцы австралопитеков. Крепления бедер и вся тазовая часть также скорее напоминают австралопитеков. Так что перед нами вид гоминид, сочетающий черты людей и австралопитеков. Примерно такая же история была и с *Australopithecus sediba*, которого Бергер и его коллеги описали ранее, но тогда по “сумме баллов” черты австралопитеков перевесили человеческие.

Самая ценная находка из Леседи – неплохо сохранившийся череп крупной особи, к которому прилагается значительная часть посткраниального скелета. Данный индивид получил условное имя LES1. Объем его мозговой коробки составлял 610 см^3, что заметно больше, чем у двух черепов из Диналеди, для которых ранее удалось реконструировать объем мозга (465 и 560 см^3). Таким образом, самый мозговитый из трех представителей *H. naledi* решительно превосходит по данному показателю грацильных австралопитеков и хоббитов с Флореса, приближаясь к средним значениям, характерным для *H. habilis* (рис. 2.3).

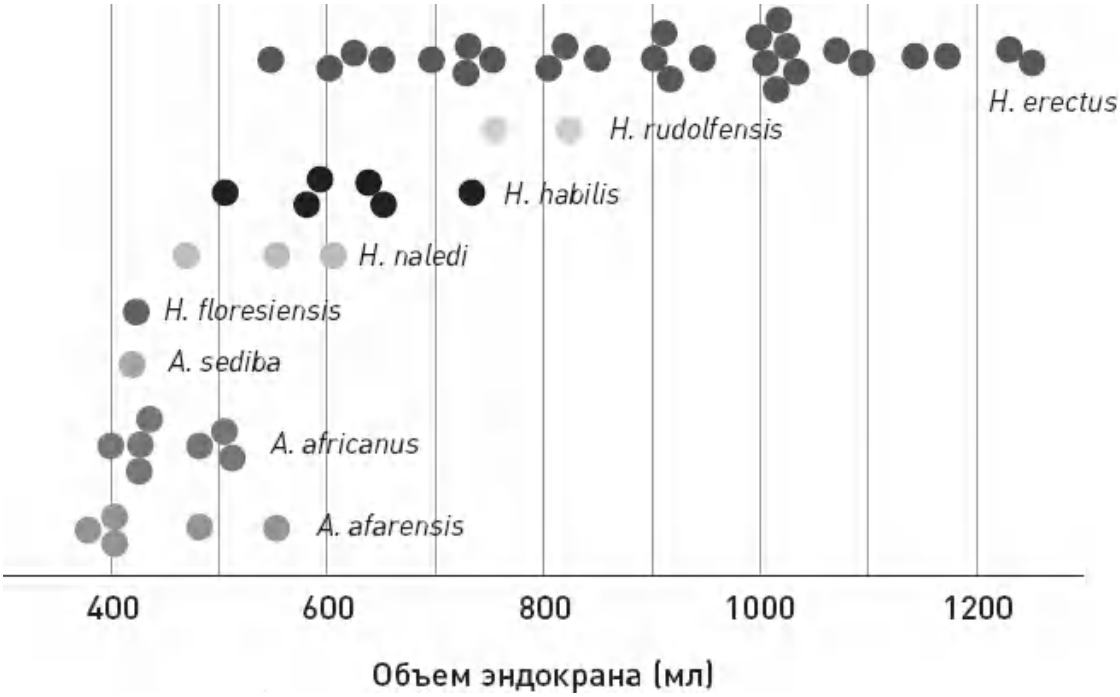


Рис. 2.3. *Объем эндокрана* Homo naledi *по сравнению с другими гоминидами. По рисунку из* Hawks et al., 2017.

При скромном размере мозга, сопоставимом с размером мозга хабилисов, у *H. naledi* оказались совсем небольшие зубы, какие характерны для людей современного типа. Раньше считалось, что тенденция к увеличению мозга тесно связана с уменьшением челюстей и зубов. Предполагалась примерно такая причинно-следственная связь: улучшенное питание (рост доли мяса в рационе, приготовление пищи на огне) → редукция жевательного аппарата → ослабление ограничений на рост мозга, накладываемых наличием могучих челюстей, зубов и жевательной мускулатуры. *H. naledi* не слишком хорошо укладывается в эту схему, как, впрочем, и *A. sediba* и *H. floresiensis*.

Ни детальный анализ морфологии, ни сравнение с другими видами ископаемых гоминид не позволили ученым сделать однозначного вывода о положении *H. naledi* на эволюционном дереве. Одни признаки сближают людей из пещеры Райзинг-Стар с ранними *Homo* (особенно с *H. habilis*) или с австралопитеками (особенно с *A. sediba*), другие – с эректусами, третьи своеобразны и могут свидетельствовать об “особом эволюционном пути”, четвертые (включая некоторые особенности зубов, кистей и стоп) напоминают поздних *Homo*. Но в целом *H. naledi* явно ближе по своей морфологии к ранним *Homo* с маленьким мозгом, чем к поздним большеголовым представителям рода. Хотя ко времени жизни людей из Диналеди первые давно вымерли, а вторые процветали (датировку образцов из Диналеди мы обсудим чуть позже).

Люди из Диналеди имели руки, способные к мелким и точным манипуляциям, стопы, приспособленные для двуногого хождения, а также небольшие зубы – признак, эволюционное формирование которого иногда связывают с пониженной внутригрупповой агрессией (книга 1, глава 1, раздел “Семейные отношения – ключ к пониманию нашей эволюции”). Но при этом мозг у *H. naledi* оставался маленьким. Означает ли это, что весь “человеческий комплекс” – двуногость, трудовая деятельность, социальная конформность – не требует большого мозга? И зачем тогда людям большой мозг?

Это исключительно важный вопрос, к которому мы вернемся в заключительных главах. А пока лишь заметим, что у флоресских хоббитов тоже маленький мозг (скорее всего, вторично уменьшившийся), но хоббиты при этом сохранили и

кое-какие охотничьи навыки, и примитивную каменную индустрию, и даже огонь. Так что в целом понятно, что для подобной деятельности мозг не обязательно должен быть большим. Улучшить функциональность мозга, очевидно, можно не только путем простого наращивания его массы и числа кортикальных нейронов, но и путем структурной оптимизации. Другое дело, что увеличение объема мозга, возможно, является самым “простым” (высоковероятным с эволюционной точки зрения) способом этого добиться. Можно даже предположить, что быстрый рост мозга у наших предков в течение последних двух миллионов лет был своего рода “несчастным случаем”: отбор на улучшение когнитивных способностей был настолько сильным, что у эволюции попросту не хватало времени на тонкие структурные перестройки, и поэтому она пошла самым простым путем – безудержного разрастания, невзирая на все издержки (см. главу 12).

Но вернемся в пещеру Райзинг-Стар. Одна из главных загадок – как попали все эти люди в глубокую и труднодоступную пещеру. Геологи утверждают, что других входов в пещеру и следов обвалов нет. Это означает, что в древности, как и сегодня, во внутренние камеры пещеры попасть было нелегко. Тем не менее все признаки указывают на то, что останки (или еще живые люди) были доставлены в пещеру целиком, а не по частям. Так что версию с хищниками, таскавшими в укромное место свою трапезу, можно отбросить. Также пришлось оставить и гипотезу о лавинах и потоках, ставших причиной смерти и смывших мертвые тела в глубины пещеры. В таком случае на костях остались бы характерные следы.

Версия о том, что пещера была местом ритуальных захоронений, встречает серьезное возражение: в этом случае нужно было бы ожидать большую долю захоронений пожилых людей. Но среди умерших пожилым можно считать только одного человека. Остальные были моложе: трое детей, четверо подростков и четверо взрослых. Однако Бергер и его коллеги не исключают гипотезу о намеренном захоронении и даже всячески ее пропагандируют. Ведь детская смертность, напоминают они, во все времена была исключительно высока. Впрочем, всерьез обсуждать эту гипотезу явно преждевременно – экстраординарные утверждения требуют экстраординарных доказательств, а их пока нет.

Открытие *Homo naledi* стало громкой сенсацией в палеоантропологии, однако по-настоящему оценить значимость открытия было невозможно до тех пор, пока оставалось неизвестным чуть ли не самое главное – возраст находок.

Как мы помним, в морфологии *H. naledi* примитивные “австралопитековые” признаки сочетаются с продвинутыми “человеческими”. Если бы эволюция наших предков была линейной, как многие думали еще лет 30–40 назад, то есть представляла собой непрерывное прогрессивное развитие от австралопитеков до *Homo sapiens*, то *H. naledi* логично было бы поместить где-нибудь рядом с хабилисами. В таком случае ожидаемый возраст *H. naledi* составлял бы порядка полутора-двух миллионов лет.

Впрочем, на сегодняшний день твердо установлено, что эволюция гоминид вовсе не была линейной. На той ветви эволюционного дерева, что включает формы, более близкие к современному человеку, чем к шимпанзе (представителей этой ветви мы как раз и называем гоминидами, хотя многие авторы пользуются термином “гоминины”, что, на наш взгляд, менее благозвучно), было множество развилок и тупиковых веточек. Направления специализации в разных линиях могли сильно различаться, а “эволюционно продвинутые” (сильно отличающиеся от общего предка) виды нередко сосуществовали с “примитивными” (сохранившими больше предковых черт).

Из этого следует, что определить реальный возраст того или иного вида гоминид только по его морфологии просто-напросто невозможно. *H. naledi* мог оказаться древним представителем одной из веточек ранней радиации рода *Homo*. Он мог даже оказаться прямым предком эректусов и сапиенсов, хотя по комбинации признаков *H. habilis* лучше подходит на эту роль. С тем же успехом он мог оказаться тупиковой ветвью или архаичным потомком, сохранившим примитивные черты в те времена, когда другие представители человеческого рода уже далеко продвинулись по пути увеличения мозга и усложнения поведения. Подобные примеры были известны и ранее. Самый яркий из них – конечно, хоббиты с острова Флорес, имевшие мозг обезьяньего размера, но жившие относительно недавно, 90–60 тыс. лет назад (см. раздел “Новые данные о хоббитах с острова Флорес” выше).

Поэтому антропологи с нетерпением ждали, когда же появятся хоть какие-то датировки *H. naledi* – если, конечно, эти

кости, найденные в необычном геологическом контексте, вообще удастся датировать. И вот наконец в мае 2017 года в журнале *eLife* появились большие статьи Ли Бергера и его коллег с бесценными новыми сведениями о *H. naledi* (*Dirks et al.,* 2017; *Berger et al.,* 2017).

Первая статья (*Dirks et al.,* 2017) целиком посвящена датировкам. Как выяснилось, Бергер и его команда за четыре года, прошедшие с момента обнаружения костей *H. naledi,* проделали колоссальный объем работы. Для получения надежных дат ученые перепробовали буквально все существующие методы, которые в принципе можно было применить к имеющемуся материалу. Чтобы исключить влияние “человеческого фактора”, анализы проводились параллельно в разных лабораториях слепым методом: сотрудники лабораторий не знали ни о происхождении образцов, ни о результатах, полученных в других лабораториях.

Некоторые человеческие кости в камере Диналеди просто лежали на поверхности, изъятые из породы и очищенные естественными процессами, другие находились в толще пещерных отложений. Эти отложения сильно отличаются по своему строению от отложений в других пещерах данного района, где ранее были найдены ископаемые остатки нескольких видов гоминид. Район этот, кстати, включен в список ЮНЕСКО как памятник всемирного наследия под названием “Колыбель человечества”.

Отложения, содержащие кости *H. naledi*, сформировались внутри пещеры и представляют собой неконсолидированную (неокаменевшую, сыпучую) тонкозернистую породу с прослоями натечных образований. Известковые натеки удалось датировать при помощи уран-ториевого метода[6]. Результаты, полученные в разных лабораториях, довольно точно совпали друг с другом. Анализ множества образцов, сформировавшихся как до попадания в пещеру костей *H. naledi*, так и после, позволил понять историю формирования пещерных отложений. В частности, стало ясно, что влажные периоды, когда образовывались натеки, чередовались с относительно сухими. Эти и другие детали, выявленные в ходе исследования, помогали ученым шаг за шагом подбирать и оттачивать аналитические подходы, постепенно сокращая неопределенность в главном вопросе о возрасте костей.

Уран-ториевый анализ зубов *H. naledi*, а также зуба павиана, попавшего в пещеру намного раньше, помог расшифровать многоэтапную историю привноса урана в ископаемые зубы, происходившего во влажные периоды. Привнос урана с дождевой водой или грунтовыми водами в кости после захоронения ведет к занижению датировок (омоложению), поэтому данный подход в итоге лишь показал, что зубы *H. naledi* наверняка древнее 70 тыс. лет и с большой вероятностью древнее 200 тыс. лет.

К тем же зубам был применен комбинированный метод урановых серий и электронного спинового резонанса, а к пробам вмещающей породы – метод оптически стимулируемого люминесцентного датирования. Эти подходы дали самые надежные результаты. Прослои натечных образований были также подвергнуты палеомагнитному анализу. Прочие методы датирования, которые исследователи пытались применить, в том числе радиоуглеродный и уран-свинцовый, оказались по тем или иным причинам непригодными для данного материала.

В итоге в распоряжении авторов оказалось множество датировок, полученных несколькими независимыми способами как для костей, так и для минералов из разных слоев пещерных отложений, одни из которых сформировались заведомо до образования костеносного слоя, а другие – после. Анализ всей совокупности данных привел исследователей к выводу, что возраст костей почти наверняка находится в интервале от 236 до 335 тыс. лет.

Таким образом, люди из Диналеди жили гораздо позже, чем можно было предположить по их морфологии. Для своего времени они были архаикой, “пережитками прошлого” – примитивными современниками продвинутых поздних представителей человеческого рода, не уступавших нам по размеру мозга, владевших огнем и изощренными (позднеашельскими и среднепалеолитическими) технологиями обработки камня.

До сих пор считалось, что в тот период (в начале так называемого африканского среднего каменного века, примерно соответствующего европейскому среднему палеолиту) в Африке жили представители только одной эволюционной линии поздних *Homo* – обладатели большого мозга, среди которых были и прямые предки современных людей. От этой линии

ранее уже отделились и ушли в Евразию предки неандертальцев и денисовцев. Все прочие, более примитивные африканские гоминиды (австралопитеки, парантропы и ранние виды рода *Homo*) считались полностью вымершими к тому времени. Ну разве что в условиях островной изоляции где-то на краю света еще могли прозябать измельчавшие и деградировавшие потомки ранних эректусов – хоббиты. И вдруг выясняется, что такая точка зрения была лишь результатом неполноты палеонтологической летописи и ее недостаточной изученности. Теперь картина существенно усложнилась.

Оказывается, гоминиды оставались разнообразной группой не только в период диверсификации грацильных австралопитеков, парантропов и ранних *Homo* (примерно от 3 до 1,5 млн лет назад), но и значительно позже. В свете новых данных современная ситуация с единственным видом людей выглядит необычно. *Homo sapiens* фактически является реликтовым видом – последним уцелевшим представителем некогда разнообразной группы приматов. Новые данные окончательно поставили крест на старой идее о линейном антропогенезе – столбовой эволюционной дороге “от обезьяны к человеку”. Реальная эволюция гоминид имела мало общего с этой идеализированной схемой.

Палеонтологическая летопись африканских гоминид в промежутке от 700 до 200 тыс. лет назад вообще довольно скудна. Более того, из немногочисленных находок этого периода некоторые зубы и костные фрагменты, в принципе, могли бы принадлежать *H. naledi* или еще каким-нибудь примитивным гоминидам, хотя по умолчанию все находки этого возраста, в том числе фрагментарные и трудноопределимые, всегда относили к “нашей” эволюционной линии, то есть к поздним эректусам, “гейдельбергским людям в широком смысле” или архаичным сапиенсам. По-видимому, антропологам следует повнимательнее присмотреться к данному временному интервалу – вдруг там найдется еще что-то интересное.

Подводя итог сравнительному анализу морфологических признаков, Бергер и его коллеги заключили, что люди из пещеры Райзинг-Стар, скорее всего, представляют собой одну из ветвей ранней диверсификации рода *Homo*. В таком случае их последний общий предок с современными людьми жил, возможно, около 2 млн лет назад (вариант 1 на рис. 2.4), а продвинутые черты *H. naledi* – результат параллельной эволюции. Однако нельзя исключить и другие варианты (2 и 3

на рис. 2.4), предполагающие более близкое родство *H. naledi* с сапиенсами. В этом случае многочисленные примитивные черты *H. naledi*, включая маленький мозг, придется признать возвратом от продвинутого состояния к более примитивному (раньше такие эволюционные изменения называли “деградацией”, но сегодня так говорить невежливо).

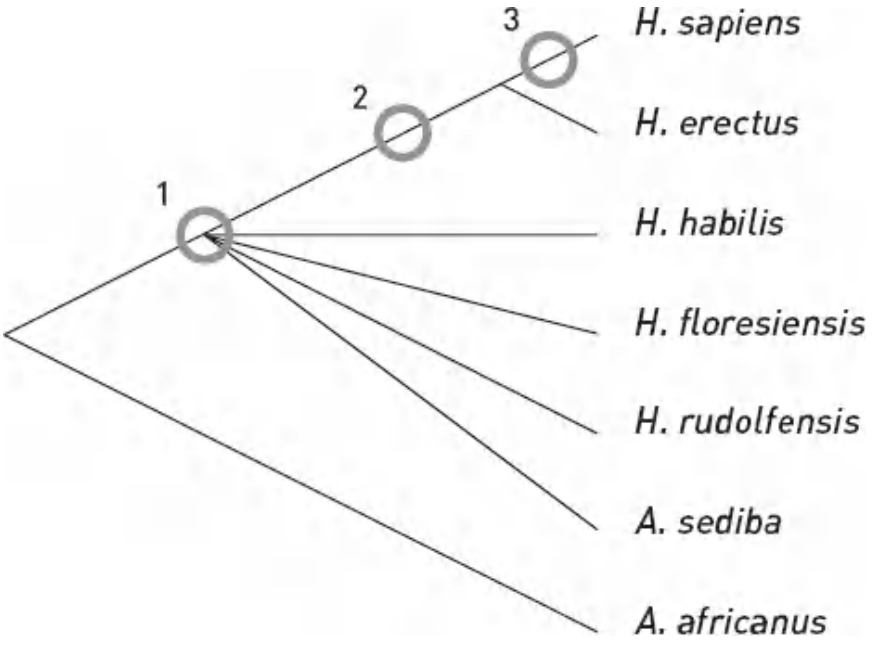


Рис. 2.4. *Упрощенное филогенетическое дерево родов* Australopithecus *и* Homo. *Кружками показаны три возможных положения ветви, ведущей к* H. naledi. *По-видимому, наиболее вероятен вариант* 1, *хотя он предполагает независимое приобретение ряда продвинутых признаков черепа, стоп и кистей у* H. naledi *и у эректусов с сапиенсами. Из* Berger et al., 2017.

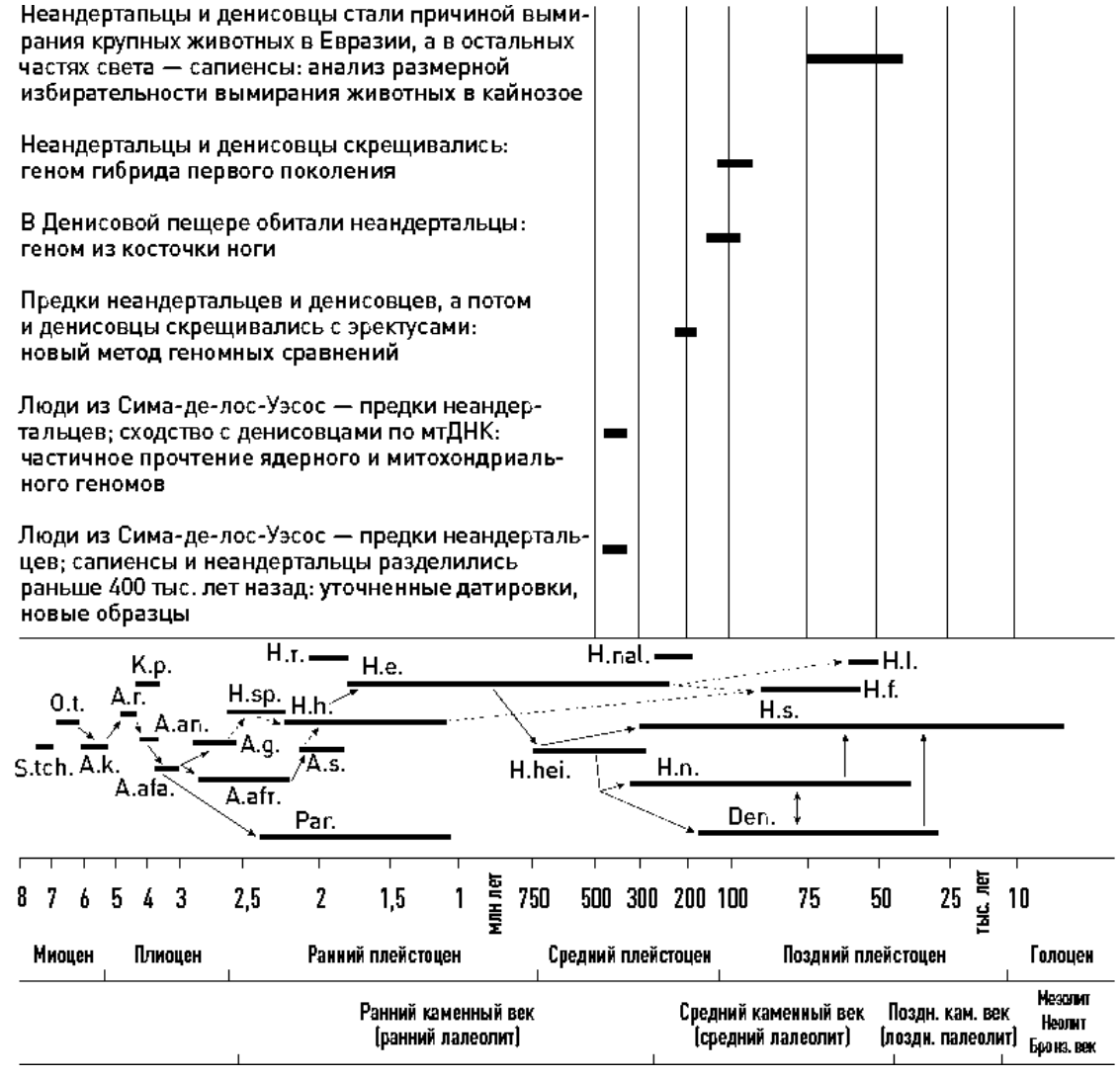
Исследователи не исключают и возможность гибридного происхождения *H. naledi*. В этом нет ничего невероятного. Межвидовая гибридизация широко распространена у млекопитающих, в том числе у человекообразных обезьян. Например, разделившиеся два миллиона лет назад шимпанзе и бонобо впоследствии неоднократно скрещивались, как показал проведенный в 2016 году сравнительный анализ 65 полных геномов шимпанзе и 10 геномов бонобо. Из четырех подвидов шимпанзе наибольшая примесь генов бонобо (около 2,4 %) обнаружена у центрального подвида *Pan troglodytes troglodytes*, наименьшая – у западного подвида *P. t. verus* (*De Manuel et al.,*

2016). По-видимому, эпизодическая гибридизация видов, разошедшихся сотни тысяч и даже миллионы лет назад, – не уникальная особенность рода *Homo*, а скорее общее правило для человекообразных.

Для формирования полной репродуктивной несовместимости между разделившимися видами млекопитающих, судя по всему, требуется около двух-четырех миллионов лет. Поэтому не исключено, что все плейстоценовые *Homo* могли скрещиваться друг с другом, а то и с австралопитеками. Судя по мозаичной морфологии *H. naledi*, этот вид мог бы быть гибридом между какими-нибудь продвинутыми *Homo* и поздними австралопитеками. Как проверить эту гипотезу, непонятно. Попытки извлечь ДНК из костей *H. naledi* пока не увенчались успехом.

По мнению исследователей, *H. naledi* должны были изготавливать каменные орудия. В пользу этого предположения свидетельствуют продвинутые черты строения их кистей и пальцев, сближающие их с неандертальцами и сапиенсами и отсутствующие у австралопитеков и хабилисов, а также маленькие зубы. Отсюда следует, что некоторые из орудий, до сих пор безоговорочно приписывавшихся африканским эректусам или архаичным сапиенсам, на самом деле могли быть изготовлены другими гоминидами.

Глава 3
Наследники питекантропов в Европе и Азии



В Евразии широко расселились два человечества, потомки “гейдельбергских людей в широком смысле” – неандертальцы и денисовцы. Их общие предки некогда вышли из Африки, оставив там родню – будущих сапиенсов. Неандертальцы и денисовцы расселялись небольшими группами, но зато очень широко – от Гибралтара до Восточной Азии. Они заселили равнины и горы, везде находя пригодное для себя жилье. Видимо, их способность адаптироваться к жизненным трудностям (будь то холода, высокогорья, добыча пропитания в непривычных областях и ландшафтах или новые хищные

конкуренты со своими повадками) уже позволяла им проявлять известный авантюризм. Орудия нового типа, использование красок и украшений, предполагаемые музыкальные инструменты и наскальная живопись (есть данные об очень ранних пещерных рисунках неандертальского периода) свидетельствуют о динамичном развитии культуры и символического мышления. Эти два человечества были настолько приспособлены к своей среде, что именно они, а не сапиенсы, как мы думали раньше, существенным образом подорвали популяции крупных животных в Евразии. А для этого нужны были навыки коллективизма, новые орудия, новое понимание своего места под солнцем. Неандертальцы и денисовцы, встречая на просторах Евразии своих дальних родичей по линии праотцов – эректусов, еще могли с ними смешиваться: почему бы и нет, если уж судьба свела их в одном месте и в одно время. Не чурались они и брачных уз друг с другом, пусть и редких, трудных – все же представитель другого человечества, – но все равно небесплодных. Остается только гадать, почему эти два вида за сотни тысяч лет своего существования так и не смогли развить культуру, которая позволила бы им устоять под натиском сапиенсов и дожить до наших дней. Может быть, биологическая и культурная эволюция повела этих людей по какому-то иному пути, например совершенствования охотничьих навыков, а другую часть “человеческого”, скажем навыки сотрудничества в больших коллективах, оставила на потом? Если так, то сапиенсам было чему поучиться у этих великих охотников.

Пращуры неандертальцев из Ямы Костей

Пещера Сима-де-лос-Уэсос в горах Сьерра-де-Атапуэрка в Северной Испании, открытая в 1976 году, – знаменитый памятник доисторической жизни. Там найдены кости различных животных – пещерных медведей, куниц, рысей, грызунов (вот только травоядных нет), а кроме того, остатки более 30 человек. Костей очень много, поэтому пещера и получила свое название: *Sima de los Huesos* означает “яма костей”. Возможно, мертвых людей и хищников целенаправленно сбрасывали в эту яму люди, жившие на более высоком уровне пещеры, хотя не исключен и вариант естественного скопления мертвых тел, снесенных ливневыми потоками. Возраст костеносных слоев оценивался в 400–500 тыс. лет, но нуждался в подтверждении и уточнении.

В 2014 году испанские археологи опубликовали результаты всестороннего изучения 17 черепов из Сима-де-лос-Уэсос, семь из которых были описаны впервые, а также результаты датирования пещерных образцов – уточненные датировки, исключительно важные для понимания истории человеческого рода (*Arsuaga et al.,* 2014).

Ученые использовали несколько независимых методов, в том числе уран-ториевое датирование пещерных натечных образований, оптическое датирование, палеомагнитный и биостратиграфический анализ. Разные методы дали сходные результаты, на основании которых исследователи пришли к выводу, что люди из Ямы Костей жили примерно 430 тыс. лет назад.

Новая датировка соответствует современным представлениям о времени расхождения предков неандертальцев и сапиенсов, основанным на сравнении геномов. В какой-то момент так называемый метод молекулярных часов давал для этого события интервал 300–200 тыс. лет назад, но эти цифры базировались на завышенной оценке темпа мутагенеза. Уточнение скорости мутирования у человекообразных отодвинуло момент дивергенции до отметки в 500–400 тыс. лет назад (а по некоторым оценкам даже до 750 тыс. лет назад, см. ниже). Люди из Сима-де-лос-Уэсос имеют целый ряд продвинутых неандертальских признаков, а значит, они относились уже к неандертальской эволюционной

линии и жили после момента дивергенции. Поэтому новая датировка – это еще один независимый аргумент в пользу того, что линии неандертальцев и сапиенсов разделились более 400 тыс. лет назад.

Люди в популяции Сима-де-лос-Уэсос мало отличались друг от друга по морфологическим признакам, то есть их индивидуальная изменчивость оказалась невысока. Этим они резко отличаются, например, от ранних эректусов из Дманиси (см. раздел “Пятый череп из Дманиси показал огромный размах индивидуальной изменчивости ранних *Homo*” в главе 1).

Средний объем мозга (его удалось измерить для 15 черепов из 17) – 1232 см^3, примерно как и у других европейских среднеплейстоценовых *Homo*, к которым относятся испанские и немецкие находки с датировками от 300 до 700 тыс. лет (их всех часто объединяют под общим наименованием гейдельбергских людей, вместе с жившими примерно в то же время африканскими и азиатскими *Homo*). Это больше средних значений для азиатских эректусов, но меньше, чем у неандертальцев и сапиенсов. Напомним, что средний объем мозга неандертальцев и палеолитических сапиенсов превышал 1400 см^3, у современных людей – 1355 см^3.

В строении черепа людей из Сима-де-лос-Уэсос причудливо сочетаются примитивные (характерные для ранних представителей человеческого рода) и продвинутые (то есть в данном случае неандертальские) признаки. Первые преобладают в своде черепа, а вторые – в его лицевой части[7]. Свод черепа в целом похож на то, что наблюдается у других гейдельбергских людей. Характерный неандертальский признак – выступающий затылок (так называемый неандертальский шиньон) – практически не выражен. В строении лица, челюстей и зубов неандертальских признаков намного больше. Например, у большинства черепов имеется развитый надглазничный валик, не подразделенный посередине, совсем как у классических неандертальцев. Особенно много неандертальских черт в тех частях черепа, которые так или иначе связаны с жеванием. К примеру, передняя часть височной кости, функционально связанная с жевательным аппаратом, имеет неандертальские очертания, тогда как задняя часть той же кости сохраняет примитивный облик. Челюсти и зубы – почти совсем неандертальские, местного своеобразия в них немного.

В итоге исследователи заключили, что люди из Ямы Костей почти наверняка были близки к предкам неандертальцев. Это предполагали и раньше, но новые данные существенно повысили надежность такой трактовки. Становление вида *Homo neanderthalensis*, по-видимому, шло поэтапно, что отражается в мозаике примитивных и продвинутых черт у промежуточных форм. Сначала характерный неандертальский облик приобретали одни элементы черепа (в первую очередь – связанные с жеванием), затем постепенно подтягивались остальные, включая строение черепной коробки.

Полученные данные свидетельствуют о том, что среднеплейстоценовое население Европы состояло из разнородных и более или менее разобщенных человеческих популяций, причем межпопуляционная изменчивость существенно превышала внутрипопуляционную. Действительно, другие среднеплейстоценовые европейцы (например, Чепрано и Араго XXI) не имеют продвинутых неандертальских признаков, обнаруженных в популяции из Сима-де-лос-Уэсос. На этом основании ученые предположили, что в эволюции европейских *Homo* в среднем плейстоцене ключевую роль играл межгрупповой отбор и генетический дрейф в маленьких, полуизолированных популяциях. В итоге одни популяции (те, в которых развились неандертальские признаки) выжили и дали начало неандертальцам, а другие вымерли. Если бы дело обстояло иначе – например, если бы шел параллельный отбор по каким-нибудь адаптивным признакам во взаимосвязанной системе больших популяций, – то внутрипопуляционная изменчивость, скорее всего, была бы выражена сильнее, чем межпопуляционная. Морфологическое однообразие людей из Сима-де-лос-Уэсос противоречит такому сценарию.

Находки из Ямы Костей традиционно относили к виду *Homo heidelbergensis*, однако новые данные, по мнению испанских ученых, не очень хорошо согласуются с такой классификацией. Ведь у других гейдельбергских людей нет продвинутых неандертальских черт, обнаруженных в исследованной выборке. Типовой экземпляр гейдельбергского человека – челюсть из Мауэра – тоже не имеет этих черт. Люди из Ямы Костей являются базальными представителями неандертальской эволюционной линии, поэтому их лучше либо выделить в отдельный вид, либо считать древнейшими неандертальцами. Что касается *H. heidelbergensis*, то к этому

виду было предложено относить только тех среднеплейстоценовых людей, у которых нет ни сапиентных, ни неандертальских специализированных черт.

Исследование еще раз подтвердило, что сапиенсы и неандертальцы произошли от общего предка, имевшего меньший по объему мозг, чем у обоих дочерних видов. Следовательно, рост мозга шел параллельно и в нашей, и в неандертальской эволюционной линии. Это может показаться странным, ведь они жили в таких разных условиях: одни – в жаркой Африке, другие – в суровой приледниковой Европе. Это заставляет задуматься о каких-то *внутренних* причинах эволюционного увеличения мозга у гейдельбергских людей и их потомков. Возможно, рост мозга был эволюционным ответом не на внешние вызовы (климат, доступность ресурсов и тому подобное), а на некие общие особенности мышления, поведения, социальной жизни или культуры древних людей. В конце концов, их выживание – что в Европе, что в Африке, что в Азии – в первую очередь зависело, вероятно, от эффективности решения весьма сложных (требующих ума), но похожих социальных и технологических задач: изготовление орудий, охота на крупных животных, сложные социальные отношения, внутригрупповая кооперация, межгрупповая конкуренция, накопление полезных навыков и знаний в череде поколений, умение быстро учиться этим навыкам у сородичей. По-видимому, отбор на интеллект (в самом широком смысле) шел параллельно в разных популяциях палеолитических охотников. При этом он мог приводить к немного различающимся результатам. Так, хотя мозг неандертальцев и палеолитических сапиенсов примерно одинаков по объему, он различается по общей форме, пропорциям частей, а также по динамике роста в ходе индивидуального развития (книга 1, глава 5, раздел “А все-таки их мозг рос иначе”).

Люди из Ямы Костей в свете палеогенетики

Методы палеогенетических исследований развиваются с поразительной скоростью. Был момент, когда казалось, что уж до костей старше 100 тыс. лет палеогенетика точно никогда не доберется. Но буквально через пару лет после публикации первых ядерных геномов древних людей[8] этот рубеж остался далеко позади. Были описаны фрагменты ДНК животных и растений из вечной мерзлоты возрастом до 800 тыс. лет и даже полный ядерный геном ископаемой лошади возрастом 560–780 тыс. лет, тоже из вечной мерзлоты (*Orlando et al.,* 2013). Что ж, в вечном холодильнике органические остатки любой природы должны сохраняться лучше, чем без холодильника. Но что касается тех мест, где нет вечного льда, то там сохранение стотысячелетней ДНК все равно казалось делом безнадежным. Казалось – но недолго.

В сентябре 2013 года был опубликован полный митохондриальный геном пещерного медведя из Сима-де-лос-Уэсос, жившего около 400 тыс. лет назад (*Dabney et al.,* 2013). Испания – это вам не вечные льды Северной Сибири. Пришлось признать, что ДНК способна сохраняться сотни тысячелетий не только в вечной мерзлоте.

Конечно, такая сохранность возможна только в некоторых уникальных местонахождениях. Сима-де-лос-Уэсос – участок разветвленной карстовой пещеры, расположенный на глубине 30 метров под поверхностью земли и в 500 метрах от ближайшего выхода. Там всегда держится постоянная температура 10,6°C и почти стопроцентная влажность. Почему в этой пещере в костях так хорошо сохранилась ДНК – интригующая загадка. Бактерий в костях достаточно, их окаменевшие остатки хорошо видны в полостях и на поверхности костной ткани. Так что дело не в пониженной активности бактерий-деструкторов. Хорошо бы ответ нашелся, ведь он сулит ясное направление для будущих поисков древней ДНК.

Но вернемся к человеческим костям из Сима-де-лос-Уэсос. Как мы помним, ископаемых людей из этой пещеры, живших 430 тыс. лет назад, традиционно относили к виду *Homo heidelbergensis*. Предполагается, что от разных популяций этого

вида, широко расселившегося по Старому Свету, произошли три поздних и самых развитых в культурном плане вида *Homo*: сапиенсы в Африке, неандертальцы в Европе и денисовцы в Азии. В строении черепов испанской популяции, как говорилось выше, есть типичные неандертальские признаки, а по строению лицевой части черепа это вообще, можно сказать, неандертальцы. Так что по своей морфологии, как и по времени жизни, люди из Сима-де-лос-Уэсос – превосходные кандидаты на роль неандертальских предков. Но что скажет палеогенетика?

В декабре 2013 года археологи и палеогенетики из Испании и Германии сообщили об успешной реконструкции почти полного митохондриального генома одного из представителей этой древней популяции. Для этого пришлось преодолеть множество трудностей и придумать новые методы очистки и анализа крошечных фрагментов ДНК, сохранившихся в костях (*Meyer et al.,* 2013).

ДНК извлекли из бедренной кости, причем для получения достаточного количества генетического материала пришлось израсходовать почти два грамма кости. Это очень много, если учесть, что в каждой клетке присутствуют сотни экземпляров митохондриальной ДНК. Но главная трудность заключалась не в малочисленности сохранившихся кусочков генома, а в сильной загрязненности образцов фрагментами ДНК современного человека. Как-никак кости были выкопаны еще в 1990-е годы, и все это время с ними работали разные люди – брали в руки, раскладывали на своих грязных столах посреди чашек с кофе… Было бы странно, если бы в образцах после этого не оказалось современной человеческой ДНК. Как отличить ее от древней? Это вам не ДНК пещерного медведя, которую никак не спутаешь с человеческой, не говоря уже о том, что современные медведи редко заходят в лаборатории, загрязняя все вокруг своим генетическим материалом.

Чтобы отделить кусочки ДНК древнего человека от позднейших загрязнений, ученые применили несколько хитроумных “фильтров”. Во-первых, отбросили участки длиной свыше 45 нуклеотидов – маловероятно, что столь длинные фрагменты могли сохраняться так долго. Во-вторых, воспользовались тем обстоятельством, что однонитевые концы обрывков древней ДНК со временем накапливают характерные посмертные мутации. А именно: цитозин превращается в урацил в результате спонтанного дезаминирования. При

секвенировании урацил прочитывается как тимин, давая в результате повышенную долю тиминов на концах последовательностей. Поэтому высокую долю замен Ц → Т ближе к концам фрагмента можно считать его “сертификатом подлинности”. Каждый обрывок сравнивали с человеческим митохондриальным геномом и, если оказывалось, что на концах обрывка слишком мало цитозинов заменилось тиминами, его не учитывали при реконструкции.

В качестве эталона для вылавливания фрагментов митохондриального генома сначала использовали мтДНК современного человека. Однако довольно быстро ученые заметили, что прочитываемые кусочки древней ДНК точнее всего совпадают с митохондриальным геномом не сапиенса и не неандертальца, а (сюрприз!) денисовского человека. После этого наряду с сапиентными образцами при сравнении стали использовать также и денисовские. По-разному комбинируя методы и критерии отбора данных, исследователи в итоге собрали три немного различающиеся реконструкции митохондриального генома древнего человека из Сима-де-лос-Уэсос. В самом полном из вариантов удалось восстановить 16 302 нуклеотидные позиции, что составляет 98 % митохондриального генома.

Изучение всех трех получившихся вариантов уверенно подтвердило неожиданный и удивительный вывод, что человек из Сима-де-лос-Уэсос по своей митохондриальной ДНК ближе к азиатским денисовцам, чем к неандертальцам и сапиенсам (рис. 3.1). Иными словами, денисовцы являются его ближайшими родственниками *по прямой материнской линии*.

Между тем, как уже говорилось, морфология и география свидетельствуют в пользу того, что кости из Сима-де-лос-Уэсос принадлежат предкам неандертальцев.

Как объяснить этот странный результат? Можно, конечно, предположить, что гейдельбергские люди из Сима-де-лос-Уэсос на самом деле являются близкой родней денисовцев, а к неандертальцам не имеют прямого отношения. Но такой вариант маловероятен – для этого пришлось бы допустить и параллельное появление неандертальских черт у неродственных групп европейцев, и проживание настоящих предков неандертальцев с родственниками денисовцев на одной территории без скрещивания (иначе в неандертальских геномах

была бы куча денисовских примесей). Есть ли более правдоподобное объяснение?

Во-первых, нельзя забывать, что мтДНК сама по себе не дает полного и адекватного представления о родственных связях. Для этого нужно отсеквенировать ядерный геном. Митохондриальная ДНК передается только по материнской линии и размножается клонально, не участвуя в половом процессе и не рекомбинируя, то есть не обмениваясь гомологичными участками. В силу этих особенностей на эволюцию митохондриального генома сильнейшее влияние оказывает генетический дрейф, то есть случайные колебания частот встречаемости тех или иных аллелей (в данном случае – вариантов мтДНК).

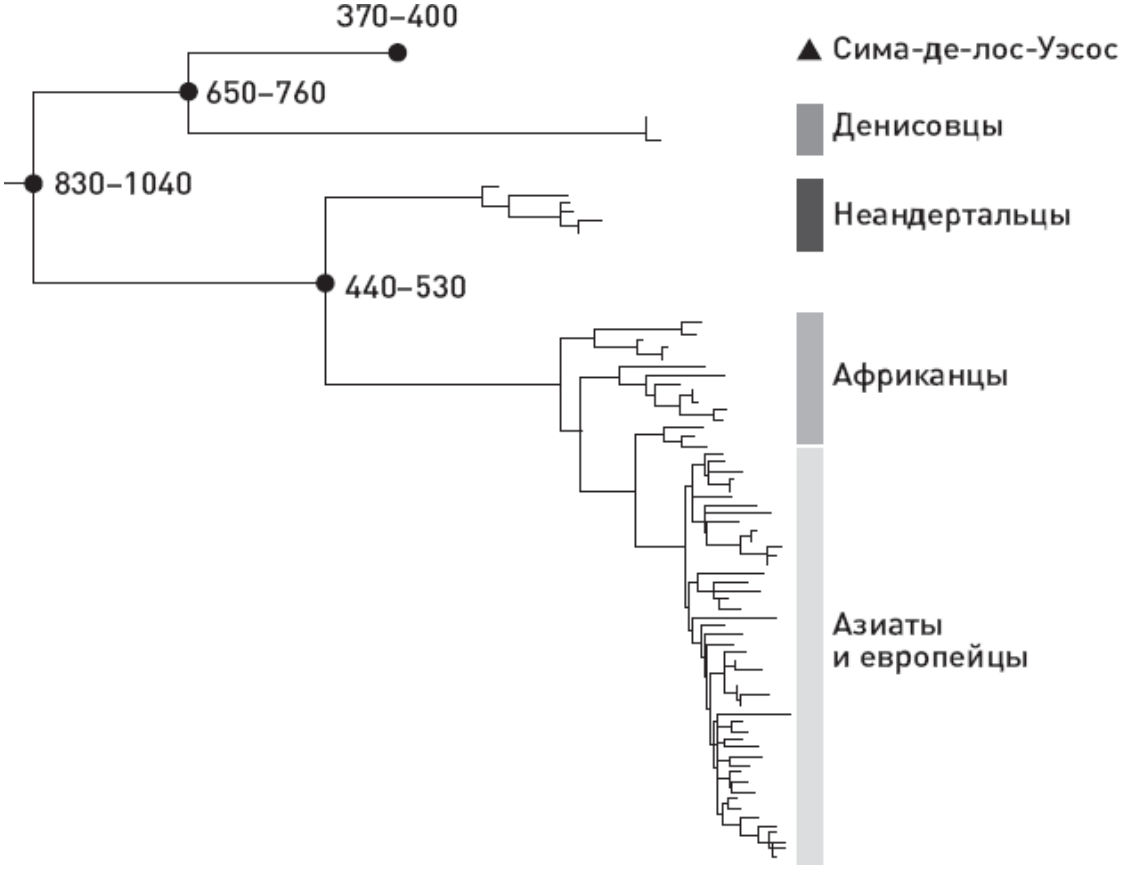


Рис. 3.1. *Эволюционное дерево митохондриальной ДНК поздних* Homo. *Горизонтальная длина ветвей отражает количество нуклеотидных различий (по которому можно судить и о времени, разделяющем концы и основания веточек). Самая верхняя ветвь соответствует человеку из Сима-де-лос-Уэсос. Видно, что его ближайшей родней являются люди из Денисовой пещеры. Неандертальцы по мтДНК ближе к*

сапиенсам, чем к денисовцам и людям из Сима-де-лос-Уэсос. В выборке сапиенсов присутствуют как современные, так и ископаемые представители нашего вида. Тот факт, что ветвь, соответствующая человеку из Сима-де-лос-Уэсос, получилась короче всех остальных, согласуется с древним возрастом этой находки и подтверждает работоспособность метода "молекулярных часов". Указаны приблизительные датировки (в тыс. лет) четырех точек на дереве, полученные при помощи этого метода. По рисунку из Meyer et al., 2013.

Во-вторых, необходимо иметь в виду, что денисовская мтДНК[9] сама по себе весьма загадочна. Она рассказывает совсем другую генеалогическую историю, чем ядерные геномы. Судя по ядерным геномам, денисовцы – ближайшие родственники неандертальцев, причем и те и другие – достаточно близкая родня сапиенсов (книга 1, глава 5, раздел "Люди из Денисовой пещеры"). Однако по своей мтДНК денисовцы очень далеко отстоят и от сапиенсов, и от неандертальцев. Ядерные геномы – гораздо более надежная основа для реконструкции родственных связей. Поэтому самое правдоподобное объяснение состоит в том, что денисовцы *на самом деле* родичи неандертальцев (как и свидетельствуют ядерные геномы), а мтДНК у них – не "родная", а привнесенная путем отдаленной гибридизации от каких-то совсем других людей. Например, от евразийских эректусов – потомков первой волны выходцев из Африки.

Известно немало случаев, когда эпизодическая межвидовая гибридизация приводила к тому, что в популяции какого-нибудь вида широко распространялась чужая мтДНК. Возможно, это и произошло с гейдельбергскими людьми – предками неандертальцев и денисовцев, пришедшими 500 тыс. лет назад или раньше в Европу и Азию (в то время как их родичи, предки сапиенсов, остались в Африке). Эти пришлые популяции, вероятно, скрещивались с древним местным населением – поздними представителями *Homo erectus.* А эректусы, как мы помним, впервые вышли из Африки и начали расселяться по Евразии очень давно – как минимум 1,8 млн лет назад (это датировка для людей из Дманиси).

Возможно, предки денисовцев и неандертальцев получили чужой вариант мтДНК при скрещивании с потомками этих первопоселенцев Евразии – азиатскими или европейскими

эректусами (к которым, вероятно, следует относить и так называемого *Homo antecessor*, чьи кости возрастом около миллиона лет найдены неподалеку от Сима-де-лос-Уэсос; книга 1, глава 3, раздел “Первые европейцы”). В мигрирующих группах гейдельбергских людей, как часто бывает при миграциях человеческих племен, вероятно, преобладали мужчины, которые время от времени брали в жены местных женщин-эректусов.

Впоследствии этот привнесенный вариант мтДНК мог в результате дрейфа потеряться у неандертальцев (чья мтДНК указывает на близкое родство с сапиенсами в полном соответствии с “показаниями” ядерного генома) и закрепиться у денисовцев.

Разумеется, возможны и иные интерпретации. Например, этот вариант мтДНК мог присутствовать в предковой популяции *H. heidelbergensis* еще до того, как она подразделилась на предшественников сапиенсов, неандертальцев и денисовцев, – наряду с другим вариантом, который в итоге сохранился у нас и поздних неандертальцев. Впоследствии первый вариант закрепился у денисовцев, а в остальных популяциях потерялся. Данных явно недостаточно для уверенных выводов, но вариант с гибридизацией кажется более вероятным.

Следующий важный шаг в изучении людей из Ямы Костей был сделан в 2016 году, когда палеогенетикам удалось частично отсеквенировать фрагменты ядерного генома (*Meyer et al.,* 2016). Данные по ядерному геному подтвердили родство людей из Сима-де-лос-Уэсос с неандертальцами. Теперь уже можно не сомневаться, что эти люди были близкой родней предков неандертальцев. Также вместе с кусочками ядерного генома был прочтен второй митохондриальный геном. Он оказался похожим на первый, то есть он тоже весьма далек от неандертальских митохондриальных вариантов и близок к денисовским. Это несколько снижает правдоподобность версии, согласно которой у предков неандертальцев встречался и этот вариант мтДНК, предположительно полученный от эректусов, и другой, более близкий к нашему, сапиентному, который и был унаследован поздними неандертальцами. После получения второго митохондриального генома исследователи допускают, что сценарий мог быть таким: общие предки неандертальцев и денисовцев имели только один вариант – тот, что сохранился у денисовцев. А у поздних неандертальцев он был вытеснен другим вариантом, полученным в результате гибридизации с

какими-то родичами древних сапиенсов и оттого более похожим на наш.

Впрочем, злоключения митохондриальной ДНК, которая может гулять туда-сюда между видами, теряться и распространяться в силу случайных причин, не так уж важны для понимания родственных связей изучаемых популяций – особенно пока эти злоключения не поддаются однозначной расшифровке. Намного важнее ядерная ДНК, которая подтверждает, что неандертальцы и денисовцы ближе друг к другу, чем к сапиенсам, и что люди из Сима-де-лос-Уэсос – ранние представители неандертальской линии.

Геном алтайского неандертальца

Каждый прочтенный древний геном – кладезь новых фактов о древних человечествах. Многие из этих фактов оказываются абсолютно неожиданными не только для сторонних наблюдателей, но и для самих исследователей. Так и произошло со вторым прочтенным ядерным геномом из Денисовой пещеры.

Началось все с того, что в 2010 году в том же слое Денисовой пещеры, где до этого нашли фалангу мизинца девочки (образец *Denisova* 3) и зуб мужчины (*Denisova* 4, из этого образца был получен митохондриальный геном), археологи нашли еще и косточку пальца ноги (*Denisova* 5)[10]. Эта кость, относительно массивная, сочетала признаки неандертальцев и архаичных сапиенсов из пещеры Схул. Она была найдена в самой нижней части слоя, поэтому могла оказаться более древней, чем мизинец денисовской девочки (об этом мизинце – чуть ли не вся следующая глава). Из косточки *Denisova* 5 Сванте Пэабо и его команда сумели извлечь полный ядерный геном, второй – после генома из мизинца (*Prüfer et al.,* 2014).

Как ни удивительно, геном оказался не денисовский, а неандертальский, а точнее, неандертальской женщины. То, что это именно женщина, определили по отсутствию фрагментов Y-хромосомы и по наличию двух вариантов X-хромосомы. Прежде на Алтае уже находили остатки неандертальцев (книга 1, глава 5, раздел “Покорители Центральной Азии”), но присутствие двух видов людей в одной пещере и даже в одном и том же археологическом слое (хоть и в разных его частях) очень всех удивило. Впрочем, вряд ли неандерталка *Denisova* 5 заходила в гости к денисовцам № 3 и № 4 – скорее всего, они разминулись на десятки тысячелетий. Одна из правдоподобных датировок, основанная на детальной стратиграфии и сопоставлении нескольких методов датирования, дала возраст 60–70 тыс. лет для двух денисовцев и 100–120 тыс. лет для неандертальской женщины. Правда, во времена *Denisova* 5 денисовцы в пещере тоже периодически появлялись (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4).

Хорошая сохранность ДНК в образце позволила отсеквенировать геном *Denisova* 5 намного качественнее, чем опубликованные ранее геномы хорватских неандертальцев из пещеры Виндия (книга 1, глава 5, раздел “Геном неандертальца”) и прочтенный вчерне в 2013 году геном неандертальца из Мезмайской пещеры на Кавказе. Благодаря этому стал возможным гораздо более детальный анализ генетической эволюции человеческого рода (рис. 3.2).

Анализ всех прочтенных древних геномов подтвердил привнос неандертальских генов в генофонд сапиенсов, вышедших из Африки 60–50 тыс. лет назад и впоследствии заселивших Евразию, Австралию и Америку. В генах коренных африканцев, живущих к югу от Сахары, практически нет неандертальских примесей (правда, позднее у некоторых африканских популяций обнаружили генетическую примесь каких-то других людей, чьи предки отделились от предков сапиенсов примерно тогда же, когда и предки неандертальцев с денисовцами).

Обнаружился также небольшой приток генов от алтайских неандертальцев к денисовцам. В частности, денисовцы получили от неандертальцев несколько генов, связанных с иммунной защитой. Кроме того, оказалось, что денисовцам досталось заметное количество генетического материала от очень дальних родственников (видимо, от *Homo erectus*), отделившихся от общих предков сапиенсов, неандертальцев и денисовцев примерно миллион лет назад (рис. 3.3). Напрашивается предположение, что от них же денисовцы могли получить и свою мтДНК (хотя все равно непонятно, как этот вариант мтДНК попал к людям из Сима-де-лос-Уэсос, см. раздел “Люди из Ямы Костей в свете палеогенетики” выше).

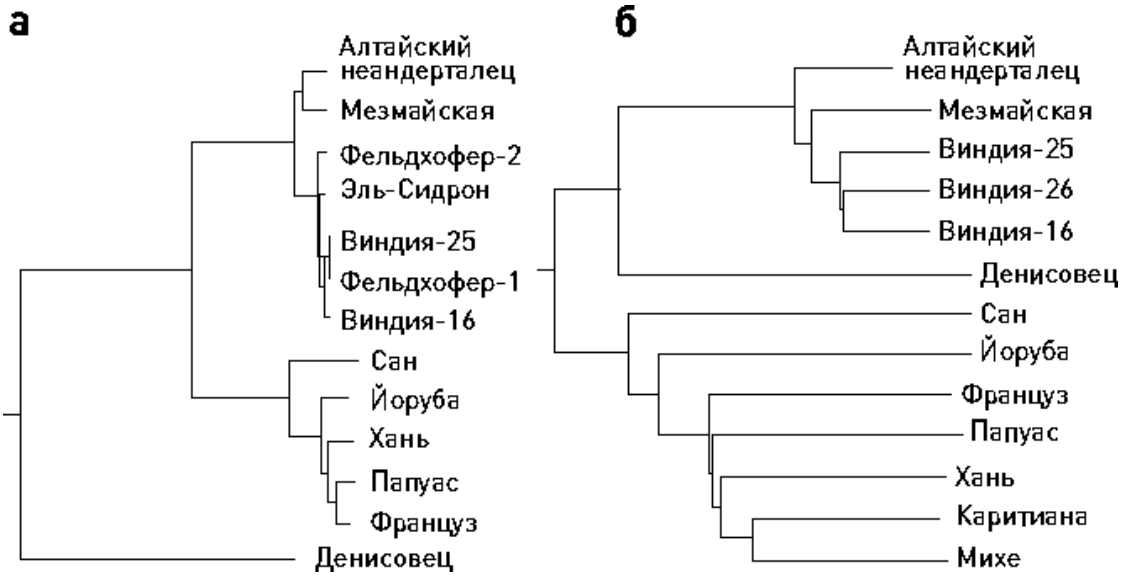


Рис. 3.2. *Эволюционные деревья человеческих популяций, основанные на митохондриальной ДНК (*а*) и полных ядерных геномах (*б*). Показаны алтайский неандерталец (неандертальская женщина из Денисовой пещеры) и другие неандертальцы из пещер Мезмайская, Фельдхофер, Эль-Сидрон и Виндия, денисовец, а также современные люди: француз, папуас и представители народов сан (южноафриканский, бушмены), йоруба (западноафриканский), хань (крупнейший китайский), каритиана и михе (индейские из Бразилии и Мексики соответственно). Денисовская мтДНК, как видно по дереву* а, *далеко отстоит от всех остальных. Анализ же ядерных геномов (*б*) показывает, что денисовцы на самом деле являются родственниками неандертальцев (они ближе к неандертальцам, чем к нам). По рисунку из* Prüfer et al., 2014.

Неандертальская женщина из Денисовой пещеры – дитя инцеста. Об этом свидетельствует присутствие во всех ее хромосомах длинных участков с нулевым уровнем гетерозиготности, разделенных участками с более высокой гетерозиготностью. Ее родители имели около 25 % идентичных генов. Это значит, что они были родственниками на уровне единоутробных (или единокровных) брата и сестры, то есть имели одну мать и разных отцов или наоборот. Еще они могли быть дядей и племянницей, тетей и племянником и даже, чем черт не шутит, дедом и внучкой или бабкой и внуком. Все эти варианты соответствуют 25-процентному уровню генетического родства.

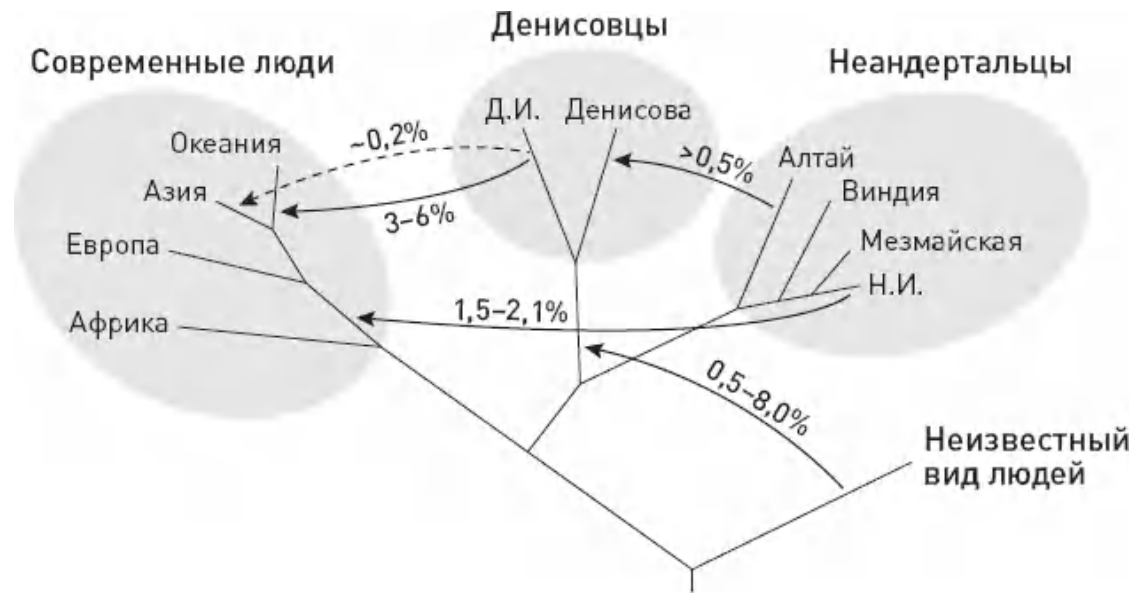


Рис. 3.3. *Генеалогия сапиенсов, денисовцев и неандертальцев и реконструированные пути генетического обмена между популяциями (по данным на начало* 2014 *года). Д.И., Н.И. – это популяции денисовцев и неандертальцев, скрещивавшиеся с предками современных человеческих популяций и известные нам только по генам, интрогрессировавшим (проникшим) в генофонд этих популяций. По рисунку из* Prüfer et al., 2014.

После прочтения генома неандертальской женщины из Денисовой пещеры был составлен новый, уточненный список потенциально важных (предположительно влияющих на фенотип) генетических изменений, закрепившихся у наших предков после отделения от предков неандертальцев и денисовцев. Список получился не очень длинный: в него попало всего 96 аминокислотных замен в 87 белках и около 3000 изменений в регуляторных областях. Однако среди изменившихся генов повышен процент тех, что связаны с развитием мозга. Это очередной аргумент в пользу того, что мозг и мышление у сапиенсов были устроены не совсем так, как у неандертальцев и денисовцев.

Денни, дочь неандерталки и денисовца

Систематические и невероятно тщательные раскопки, много лет ведущиеся в Денисовой пещере под руководством академика Анатолия Деревянко, дали бесценный материал для палеогенетических исследований. И это несмотря на то, что с точки зрения классической археологии материал выглядит более чем скромно – в лучшем случае отдельные зубы или фаланги пальцев. Но как показала практика, даже одна фаланга, а уж тем более две – это для палеогенетиков целый новый мир. Из одной такой фаланги (*Denisova* 3) был выделен геном денисовского человека, из другой (*Denisova* 5) – алтайского неандертальца, причем оба генома удалось прочесть очень качественно. Также пригодились палеогенетикам и три зуба (*Denisova* 2, 4 и 8), из которых извлекли фрагменты ядерных геномов еще трех денисовцев (*Slon et al.,* 2017). Судя по всему, условия в Денисовой пещере исключительно благоприятны для сохранения древней ДНК.

Впрочем, даже такие находки, как узнаваемый человеческий зуб или фаланга пальца, – большая редкость. Основная масса собранного в Денисовой пещере костного материала – это мелкие неопределимые фрагменты, неизвестно каким видам животных принадлежащие. Но это не останавливает палеогенетиков. Они смело взялись и за крошечные невнятные обломки.

Главное тут – понять, какие из костных фрагментов принадлежали людям. А для этой задачи недавно нашлось красивое решение. Как выяснилось, даже самый ничтожный обломок кости можно определить если не до вида, то хотя бы до отряда, если в нем сохранился коллаген – весьма стойкий белок, который обычно сохраняется лучше, чем ДНК. Фрагменты древнего коллагена, выделенные из кости, анализируют при помощи масс-спектрометрии (*Buckley,* 2018). По результатам анализа можно понять, принадлежала ли кость кому-то из хищных, грызунов, парнокопытных или, скажем, приматов. Для нужд палеогенетики такой точности вполне достаточно, потому что другие приматы, помимо людей, вряд ли жили на Алтае в плейстоцене.

Проанализировав более двух тысяч обломков, ученые обнаружили одну-единственную человеческую косточку,

получившую название *Denisova* 11. Первым делом из нее выделили митохондриальную ДНК, которая оказалась неандертальской (*Brown et al.,* 2016). Прикидочный радиоуглеродный анализ показал, что возраст кости превышает 50 тыс. лет, а по уточненным данным он получился от 79 до 118 тыс. лет (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4). Ее обладателю на момент смерти было не менее 13 лет – об этом можно судить по толщине внешнего (кортикального) слоя кости. Между прочим, судя по изъеденности наружной поверхности обломка, он с большой вероятностью побывал в пищеварительном тракте хищного зверя.

Усилия палеогенетиков не пропали даром, и в августе 2018 года в журнале *Nature* появилась статья, сообщившая о черновом (со средним покрытием[11] 2,6) прочтении ядерного генома индивида *Denisova* 11. Кто же это – еще один денисовец или алтайский неандерталец? Все еще интереснее: *Denisova* 11 оказался (точнее, оказалась) неандертальско-денисовским метисом первого поколения (*Slon et al.,* 2018).

Denisova 11 – женщина, потому что следов Y-хромосомы среди прочтенных фрагментов ДНК не обнаружено, а плотность покрытия для X-хромосомы получилась такая же, как и для остальных хромосом. В популярных источниках за ней закрепилось имя Денни. Тремя разными методами удалось показать, что загрязненность генома фрагментами ДНК современных людей не превышает 1,7 %.

Чтобы выяснить, к какому виду людей принадлежит Денни, ученые сравнили ее геном с тремя другими: денисовским (*Denisova* 3), алтайского неандертальца (*Denisova* 5) и современного африканца. Сравнение проводилось, как обычно, по “продвинутым” (то есть не таким, как у шимпанзе) аллелям. Оказалось, что Денни имеет *в точности одинаковую* степень родства с неандертальцами и денисовцами. Как такое может быть? Неужели ошибка?

Для проверки вместо генома *Denisova* 5 подставили в сравнение другой качественно прочтенный неандертальский геном из Хорватии (Виндия-33.19). И результат получился такой же – геном Денни равно похож на денисовский и неандертальский. Значит, не ошибка. Уровень гетерозиготности у Денни оказался намного выше, чем у *Denisova* 3 и обоих неандертальцев. Как раз такой уровень гетерозиготности

(сравнимый с тем, что наблюдается у современных африканцев) должен быть у потомка от смешанного неандертальско-денисовского брака.

Отсюда следовало одно из двух: либо Денни является метиской первого-второго поколения, либо она представитель гибридной популяции, в которой гены денисовцев и неандертальцев когда-то смешались в равной пропорции. Чтобы выбрать более вероятный из этих вариантов, ученые проанализировали нуклеотидные позиции, по которым геном алтайского неандертальца наиболее четко отличается от генома денисовца, а именно позиции, в которых неандерталец *Denisova* 5 гомозиготен по одному аллелю, а денисовец *Denisova* 3 – по другому. При этом учитывались только самые “надежные” нуклеотидные различия, а именно трансверсии[12], которые с наименьшей вероятностью могут возникнуть посмертно. То есть если у алтайского неандертальца в данной позиции, например, генотип AA, а у денисовца – TT, то такая позиция подходит для анализа.

Исследователи случайным образом выбирали из множества прочтенных мелких кусочков генома Денни два фрагмента, включающих данную позицию (мы ведь помним, что каждая позиция была прочтена в среднем 2,6 раза), и смотрели, какие нуклеотиды там стоят. При этом возможны три варианта: 1) оба фрагмента как у неандертальца, 2) один как у неандертальца, другой как у денисовца, 3) оба как у денисовца.

Нужно учитывать, что два выбранных фрагмента могут с равной вероятностью либо происходить от двух разных гомологичных хромосом (одну из них Денни получила от папы, другую от мамы), либо оказаться двумя прочтениями одного и того же кусочка одной и той же хромосомы (например, той, что получена от мамы). Поэтому если *Denisova* 11 является гибридом первого поколения и, следовательно, гетерозиготна по всем рассматриваемым позициям, то ожидаемое соотношение трех названных вариантов будет 25:50:25. Вот если бы геном Денни был прочтен с абсолютной точностью, фрагменты собраны в целые хромосомы и можно было с уверенностью брать по одному фрагменту от каждой из двух гомологичных хромосом, то ожидаемое соотношение для гибрида первого поколения было бы 0:100:0. Ну а поскольку мы не знаем, от какой из двух хромосом какой фрагмент происходит, и берем их наугад, то должно получиться 25:50:25.

Подсчитанное соотношение оказалось очень близким к 25:50:25. Таким образом, можно считать доказанным, что Денни – гибрид первого поколения. Ее мать была неандерталкой, поскольку митохондриальная ДНК, передаваемая по материнской линии, у нее неандертальская, а отец – денисовцем.

Более детальный анализ показал, что в геноме Денни есть пять небольших участков, в которых не одна, а обе хромосомы несут характерные неандертальские аллели, а денисовских почти нет. Это значит, что в денисовской популяции, к которой принадлежал отец Денни, была небольшая примесь неандертальских генов – по-видимому, след более древнего эпизода гибридизации. По оценке исследователей, этот эпизод мог произойти за 300–600 поколений до рождения отца Денни. Любопытно, что его неандертальская супруга и те древние неандертальцы, что оставили свой след в его геноме, скорее всего, происходили из *разных* неандертальских популяций.

Что касается неандертальской матери Денни, то она, как ни странно, оказалась более близкой родственницей хорватского неандертальца Виндия-33.19, чем своей более древней соплеменницы из той же самой Денисовой пещеры, от которой осталась косточка пальца ноги (*Denisova* 5). Возможно, это говорит о каких-то масштабных миграциях неандертальских племен. Например, можно предположить, что после 120 тыс. лет назад – это примерное время жизни *Denisova* 5 – европейские неандертальцы пришли на Алтай и вытеснили местную популяцию. Кстати, данные по геномам поздних европейских неандертальцев тоже указывают на дальние миграции (см. ниже).

Таким образом, исследование показало, что эпизодов скрещивания неандертальцев с денисовцами было как минимум два.

Немного забегая вперед, отметим, что и сапиенсы скрещивались с денисовцами несколько раз (три эпизода реконструируются достаточно надежно). Гибридизация сапиенсов с неандертальцами тоже происходила неоднократно (*Vernot et al.,* 2016). Кроме того, предки пигмеев и некоторых других африканцев скрещивались с какими-то неведомыми, ныне вымершими популяциями в Африке (*Hsieh et al.,* 2016; *Durvasula, Sankararaman,* 2020). У денисовцев, как мы уже знаем, есть примесь другой неизвестной популяции – возможно,

азиатских эректусов. Но самым наглядным доказательством частой метисации является тот факт, что среди немногочисленных древних индивидов с отсеквенированными ядерными геномами уже нашлось целых два случая совсем недавней гибридизации: кроманьонец из румынской пещеры Оасе, имевший предка-неандертальца в четвертом-шестом колене (*Fu et al.,* 2015), и Денни – гибрид первого поколения (рис. 3.4).

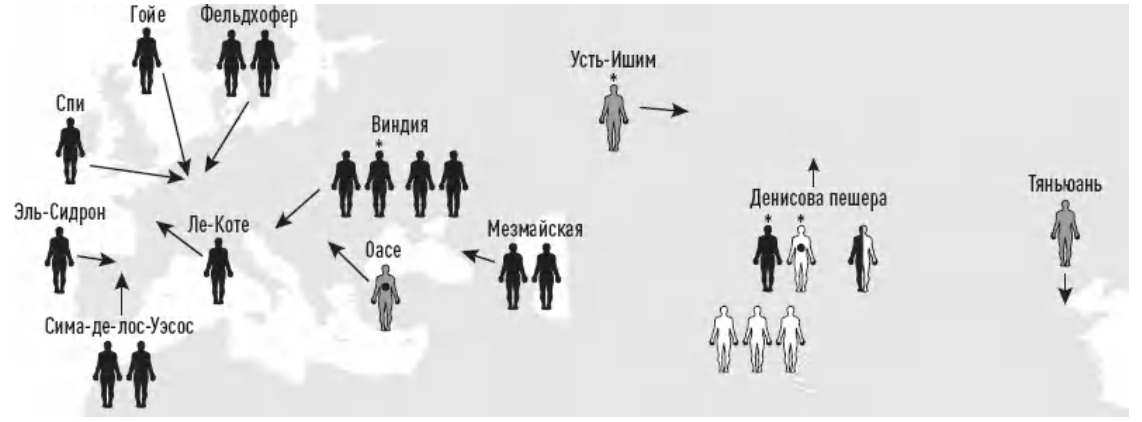


Рис. 3.4. *Местонахождения древних* Homo*, живших не позднее* 40 *тыс. лет назад, чью принадлежность к денисовцам (обозначены белым цветом), неандертальцам (черным) или сапиенсам (серым) удалось определить по ядерной ДНК (по данным на август* 2018 *года). Звездочками помечены четыре индивида, чьи геномы удалось прочесть с высоким покрытием (то есть очень качественно): неандертальцы Виндия*-33.19 *и* Denisova 5*, денисовец* Denisova 3 *и сапиенс Усть-Ишим*-1. *Наполовину белая, а наполовину черная фигурка –* Denisova 11 *(Денни), гибрид первого поколения: отец этой женщины был денисовцем, а мать неандерталкой. Черная точка на фигурке сапиенса отражает тот факт, что у этого кроманьонца, Оасе*-1*, был предок-неандерталец в четвертом-шестом колене. Черная точка на фигурке денисовца означает небольшую примесь неандертальских генов, полученных предками девочки* Denisova 3 *задолго до ее рождения. По рисунку из* Slon et al., 2018.

Получается, что сапиенсы, денисовцы и неандертальцы, встречаясь на просторах Евразии, то и дело скрещивались друг с другом. Почему же тогда три популяции не слились, а сохранили (вероятно, до самого конца, то есть до вымирания

неандертальцев и денисовцев) свою генетическую идентичность и обособленность? Ту самую обособленность, благодаря которой мы можем уверенно говорить, глядя на последовательность древней ДНК, что вот это – неандерталец, а то – денисовец?

Видимо, что-то все же мешало им слиться, причем это “что-то” не имело отношения к их готовности скрещиваться друг с другом. Скрещивались-то они вполне охотно. Скорее всего, причина была в пониженной жизнеспособности или пониженной плодовитости гибридов (это называют частичной постзиготической репродуктивной изоляцией; подробнее см. в нашей книге “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”). За время раздельного существования три популяции успели накопить в своих генофондах несовместимые (конфликтующие) аллели, и поэтому их все-таки правильнее считать разными видами людей. К такому выводу ученые пришли и на основе других методов. Мы к этой теме еще вернемся.

Предки неандертальцев и денисовцев скрещивались с потомками древних евразийских эректусов

Говоря о древних человечествах, скитавшихся по просторам Старого Света в среднем и позднем плейстоцене, трудно не потратить 90 % времени на обсуждение вопроса об их возможной гибридизации. Азиатские эректусы, неандертальцы, денисовцы, сапиенсы – все они теоретически могли скрещиваться друг с другом. Выше мы говорили, что на развитие полной генетической несовместимости между разобщенными популяциями у млекопитающих обычно уходит порядка 2–4 миллионов лет, то есть больше, чем успели прожить порознь перечисленные группы людей.

Спекуляций на эту тему было много и до зарождения палеогенетики, однако теперь появилась возможность перейти от домыслов к фактам (или, выражаясь корректнее, от очень спорных гипотез к значительно менее спорным). Если скрещивание происходило и рождались жизнеспособные гибриды, то в геномах потомков остаются об этом вполне четкие записи. Генетики научились их читать. Может быть, эпизоды межвидовой гибридизации и не были самым важным и интересным, что происходило в прошлом с людьми. Даже наверняка не были. Но информация о том, что обсуждали неандертальцы вечером у костра после встречи с денисовцами, в ДНК не записана. А о том, как они скрещивались, – записана. Сама возможность таких исследований, еще немыслимая каких-то десять лет назад, породила повышенное внимание к этой теме среди ученых.

Быстрый прогресс в данной области обеспечивается не только новыми отсеквенированными геномами, современными и древними, но и новыми методами их анализа. Исследование, о котором мы сейчас расскажем, основано на применении очередного нового метода к уже известным геномам.

Алан Роджерс, специалист по популяционной генетике и биоинформатике из Университета Юты, разработал пакет программ *Legofit* для реконструкции древней истории популяций по геномным данным (*Rogers,* 2019). В *Legofit* реализован новый подход к построению исторических

реконструкций, учитывающий накопленный опыт и свободный от некоторых погрешностей, характерных для других методов.

Главная идея состоит в том, что надежную информацию о древних событиях можно извлечь из частоты встречаемости различных комбинаций примитивных и продвинутых аллелей в разных нуклеотидных позициях (*nucleotide site patterns*) в геномах изучаемых популяций.

Допустим, у нас есть генетические данные по четырем популяциям (рис. 3.5). В данном случае это современные африканцы (обозначены буквой X), современные европейцы (Y), неандертальцы (N) и денисовцы (D). Для каждой нуклеотидной позиции (сайта) берем по одному случайно выбранному аллелю (гаплоидному генотипу) из каждой популяции. Например, у современных африканцев в данной позиции может стоять нуклеотид А или Г, но мы выбираем один из вариантов случайно – допустим, это будет Г. То же проделываем и с остальными тремя популяциями. В итоге получаем для каждой популяции по одному варианту. Такой подход позволяет абстрагироваться от внутрипопуляционной изменчивости. Это, как утверждает Роджерс, может быть полезно, если мы хотим сосредоточиться на древних событиях в истории популяций, а не на недавних. В дальнейшем анализе учитываются только те сайты, в которых у одних популяций оказался примитивный аллель (такой же, как у шимпанзе), а у других – производный (то есть не такой, как у шимпанзе). Соответственно, для каждого отобранного сайта мы имеем ту или иную комбинацию (или паттерн распределения) примитивных и продвинутых аллелей. Например, может оказаться, что у первых трех популяций в данном сайте стоит такой же нуклеотид, как у шимпанзе (примитивный аллель), а у денисовцев – другой (производный аллель). Такая ситуация обозначается буквой *d* (см. рис. 3.5). Или, к примеру, может оказаться, что у первых трех популяций аллель производный и только у денисовцев – примитивный (комбинация *xyn*).

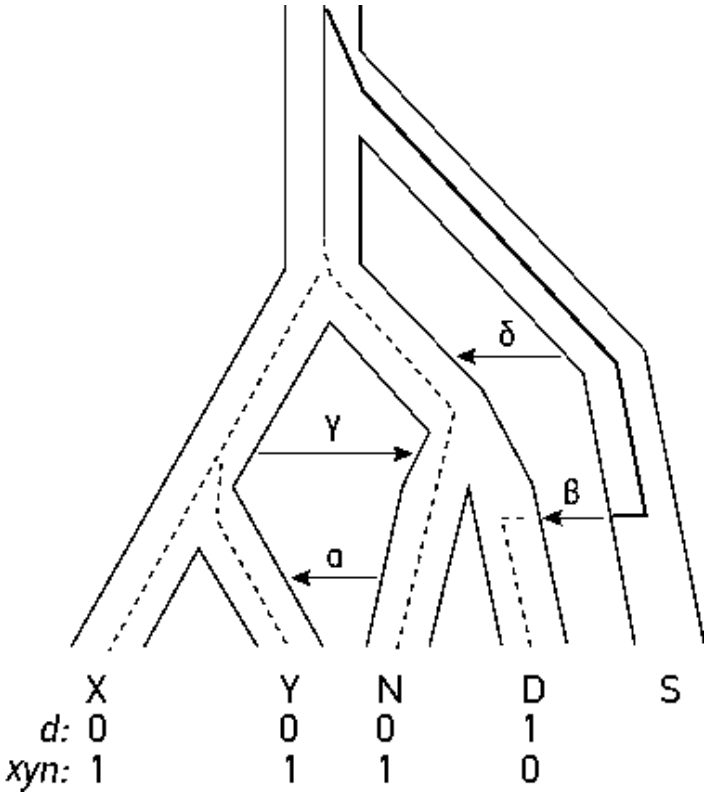


Рис. 3.5. *Схематичное изображение генеалогии пяти человеческих популяций. Важно иметь в виду, что это не реконструкция реальных событий, а лишь схема, иллюстрирующая ход мысли Алана Роджерса и его коллег. X – современные африканцы, Y – современные европейцы, N – неандертальцы, D – денисовцы, S – неизвестная "сверхархаичная" популяция (*superarchaics*). Схема иллюстрирует идею о том, что частота встречаемости разных комбинаций примитивных и продвинутых аллелей несет информацию об истории изучаемых популяций. Нулями обозначены примитивные аллели, единицами – производные. Стрелки с греческими буквами – эпизоды привноса чужих генов в результате гибридизации. Разными линиями показана генеалогия одного конкретного нуклеотидного сайта. При такой генеалогии мутация, произошедшая на серой сплошной ветви, порождает комбинацию примитивных и производных аллелей* d *(*0001*), а мутация, произошедшая на черной сплошной ветви, – комбинацию* xyn *(*1110*). Прочие пояснения в тексте. Из* Rogers et al., 2020.

На рисунке 3.5 показано схематичное генеалогическое дерево изучаемых популяций, отражающее современные представления о родственных связях (хронологическом порядке

разделения) современных африканцев, современных европейцев, неандертальцев и денисовцев. На схеме есть еще пятая популяция S – это неизвестная популяция, которую Роджерс и его соавторы называют “сверхархаичной” (*Rogers et al.,* 2020), чтобы противопоставить ее неандертальцам и денисовцам, часто называемым “архаичными людьми”. На самом деле это не очень удачные термины, потому что в тот момент, когда, например, сапиенсы гибридизовались с неандертальцами, никто из них не был ни более, ни менее архаичным, чем его партнер по скрещиванию, – обе популяции к тому времени прошли одинаковый по длительности эволюционный путь от общего предка. Поэтому и неандертальскую генетическую примесь в наших геномах не очень правильно называть “архаичной” примесью. Но так уж повелось. На самом деле “сверхархаики” – это просто некие люди, которые отделились от наших с неандертальцами общих предков раньше, чем мы отделились от неандертальцев.

На рисунке 3.5 также показаны четыре гипотетических эпизода привноса чужих генов в результате гибридизации (стрелки с греческими буквами). Три из них (α, β, γ) были установлены ранее[13], а четвертый (δ) вводится впервые в обсуждаемой работе. При этом ни один из четырех эпизодов в данном исследовании не рассматривался как изначально известная данность – ученые пытались оценить новым способом реальность каждого из них.

Внутри ветвей дерева разными линиями показана генеалогия одного конкретного нуклеотидного сайта. Если мутация произошла где-нибудь на черной сплошной ветке, то для данного сайта получится комбинация производных и примитивных аллелей *xyn*, а если на серой сплошной – *d*.

Ожидаемая частота встречаемости разных комбинаций зависит от параметров генеалогического дерева, а именно от порядка ветвления, длины ветвей (чем длиннее ветвь, тем выше вероятность, что где-то на ней произойдет мутация), числа эпизодов гибридизации, их интенсивности (доли привнесенной ДНК), динамики численности рассматриваемых популяций. Программа *Legofit* подбирает эти параметры таким образом, чтобы ожидаемые частоты встречаемости разных комбинаций примитивных и производных аллелей были максимально похожи на реально наблюдаемые.

Роджерс и его коллеги использовали этот метод для реконструкции популяционной истории сапиенсов, неандертальцев и денисовцев (*Rogers et al.,* 2020). Неандертальцы были представлены геномами двух индивидов: из Денисовой пещеры (*Denisova* 5, “алтайский неандерталец”, см. раздел “Геном алтайского неандертальца” выше) и из пещеры Виндия в Хорватии. Как уже упоминалось, эти два неандертальских генома отсеквенированы наиболее качественно. Они представляют довольно далекие друг от друга популяции неандертальцев. Для денисовцев по-прежнему есть только один качественно прочтенный ядерный геном (*Denisova* 3), которым и была представлена денисовская популяция. Современную европейскую популяцию представляли геномы пяти французов и двух англичан, африканскую – геномы трех йоруба. В качестве внешней группы (для определения того, какие аллели являются примитивными) использовались геномы шимпанзе и гориллы. Реальные частоты встречаемости разных комбинаций примитивных и производных аллелей в рассматриваемых популяциях показаны на рисунке 3.6.

Самое общее представление об искомом дереве можно получить, просто разглядывая рисунок 3.6. Если не учитывать “синглетоны” (комбинации, в которых производный аллель есть только у одной из пяти популяций), то чаще всего встречается комбинация *va*, роднящая алтайских и хорватских неандертальцев, и комбинация *xy*, отражающая родство современных европейских и африканских сапиенсов. Стало быть, это концевые веточки дерева, разделившиеся в последнюю очередь. На третьем месте – комбинация *vad*, говорящая о родстве неандертальцев и денисовцев (они ближе друг к другу, чем к сапиенсам). Значит, предковая популяция (ее можно обозначить как XYVAD) сначала разделилась на ветви XY (сапиенсов) и VAD (общих предков неандертальцев и денисовцев, которых Роджерс с соавторами называет “неандерсовцами”). Затем ветвь VAD разделилась на VA и D (неандертальцев и денисовцев), VA – на V и A, а XY – на X и Y. Все так и было: это известная, надежно установленная топология родственных связей сапиенсов, неандертальцев и денисовцев.

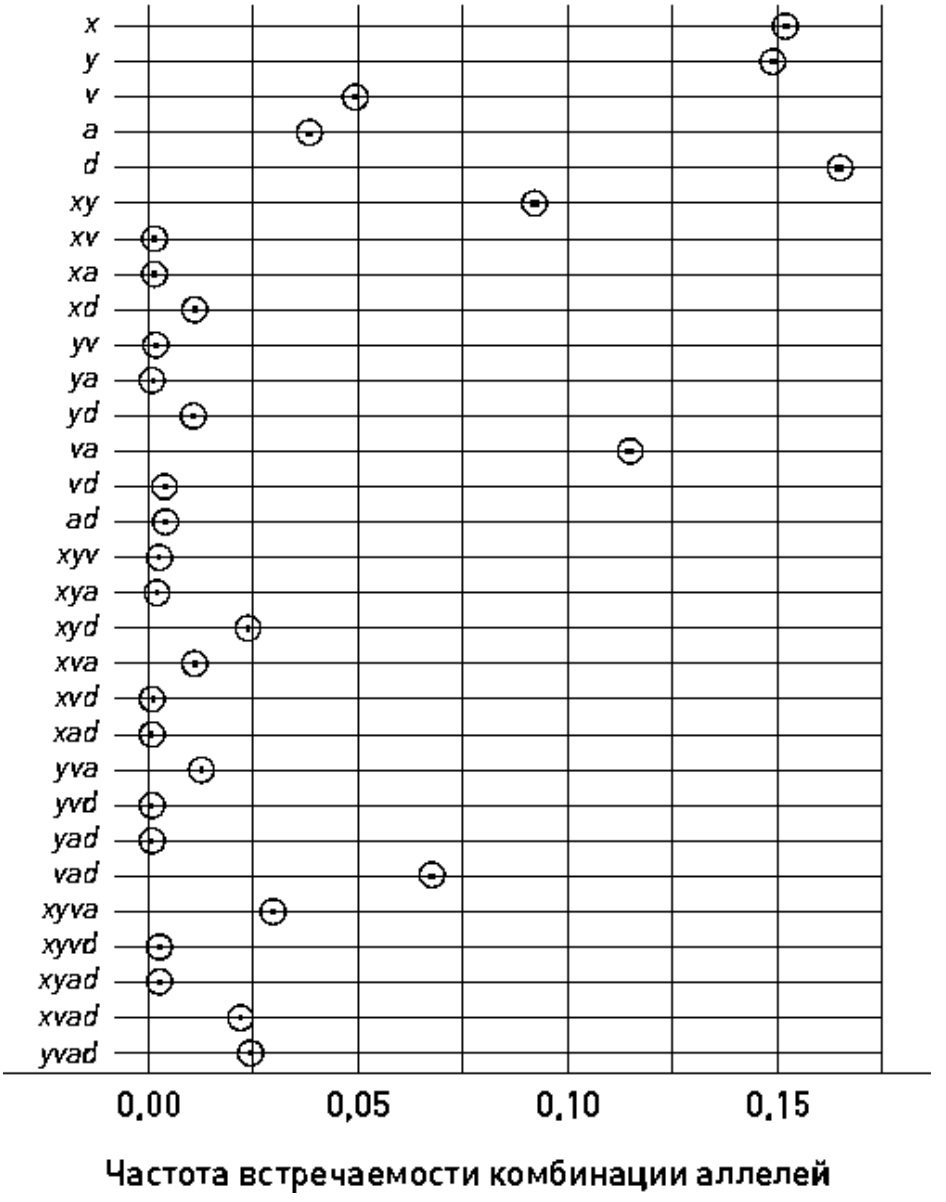


Рис. 3.6. *Частоты встречаемости разных комбинаций производных и примитивных аллелей у современных африканцев (*x*), современных европейцев (*y*), хорватского неандертальца (*v*), алтайского неандертальца (*a*) и денисовца (*d*). По рисунку из* Rogers et al., 2020.

Чтобы продвинуться дальше, уже требуется моделирование. Сначала ученые испытали модели, вообще не учитывающие гибридизацию. Эти модели не смогли объяснить реально наблюдаемую картину (то есть воспроизвести частоты вариантов, показанные на рис. 3.6).

Добавление в модель одного эпизода гибридизации, а именно привноса генов неандертальцев в генофонд предков

европейцев (стрелочка α на рис. 3.5), улучшило ситуацию, но не радикально. Тогда исследователи добавили еще два выявленных ранее эпизода, β и γ. Эпизод β – это привнос генов неизвестной “сверхархаичной” популяции в генофонд денисовцев, а эпизод γ – это гибридизация предков алтайских неандертальцев с какими-то древними сапиенсами.

Добавление эпизодов β и γ улучшает модель, но все-таки не позволяет удовлетворительно объяснить наблюдаемую картину. Модель с тремя эпизодами гибридизации (αβγ) выдает близкие к реальности частоты комбинаций лишь в том случае, если сверхархаики отделились от предков сапиенсов, неандертальцев и денисовцев целых 7 млн лет назад. Это, конечно, маловероятно – не могли же денисовцы в самом деле скрещиваться с шимпанзе.

Тогда Роджерс и его коллеги предположили, что модели для совпадения с реальностью не хватает еще одного эпизода гибридизации. Вот только кого и с кем?

Общие предки денисовцев и неандертальцев – “неандерсовцы” – отделились от предков сапиенсов то ли 500, то ли (по более популярным в последнее время оценкам) целых 750 тыс. лет назад. Позднее, где-то около 600–400 тыс. лет назад, предполагаемые предки неандертальцев появились в Европе, неся с собой ашельские орудия. В Азии, по идее, в это время должны были расселяться предки денисовцев. И те и другие селились не на безлюдных территориях. В Евразии уже давно жили представители рода *Homo* – потомки первой волны мигрантов, ранних *Homo erectus*, впервые покинувших африканскую прародину не позднее 1,8 млн лет назад (как мы помним, это датировка для людей из Дманиси). Неандерсовцы вполне могли поскрещиваться с евразийскими эректусами еще до того, как разделились на предков неандертальцев и денисовцев.

Предположение выглядело правдоподобным, и ученые начали экспериментировать с моделями, предполагающими еще один эпизод гибридизации – δ (см. рис. 3.5). Они сравнивали восемь моделей, включающих эпизоды β, γ и δ в разных комбинациях (эпизод α, в реальности которого нет никаких сомнений, был включен во все модели). Сравнение проводили при помощи изощренных статистических методов, специально адаптированных для данной задачи, с учетом того, что чем больше в модели параметров, тем проще ее подогнать к

наблюдаемым фактам, но только такая подгонка может оказаться неадекватной (так называемая проблема “переподгонки”).

В результате с большим отрывом победила модель αβγδ, включающая все четыре эпизода гибридизации. На втором месте по правдоподобию – модель αβδ (игнорирующая приток генов от древних сапиенсов к алтайским неандертальцам). Все остальные варианты получили “нулевую поддержку”, то есть они как бы вообще не имеют права на существование по сравнению с конкурирующими моделями αβγδ и αβδ.

Таким образом, результаты уверенно подтвердили установленный ранее эпизод гибридизации β (приток генов от сверхархаиков к денисовцам) и чуть менее уверенно – эпизод γ (приток генов от древних сапиенсов к алтайским неандертальцам). Ну а самое главное, они свидетельствуют в пользу еще одного эпизода гибридизации δ, связанного с притоком генов от сверхархаиков к неандерсовцам. Это новая гипотеза, такой эпизод ранее всерьез не обсуждался. Если он подтвердится дальнейшими исследованиями, это будет самый древний известный эпизод гибридизации между удаленными ветвями человеческого рода. Дополнительные статистические тесты показали, что эпизод δ не может быть артефактом, порожденным ошибками секвенирования или соматическими мутациями.

На рисунке 3.7 показаны параметры генеалогического дерева, вычисленные программой *Legofit* для двух наилучших моделей αβγδ и αβδ.

У параметров, показанных на рисунке 3.7, двоякий смысл. Если параметр ранее был оценен независимыми методами и новая оценка похожа на старую, то это прибавляет достоверности модели αβγδ, заодно подкрепляя и новую идею о скрещивании неандерсовцев со сверхархаиками. Так обстоит дело, например, с датировками костей денисовца и двух неандертальцев: они похожи на полученные ранее археологами (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4). Это весомый аргумент в пользу достоверности модели αβγδ.

Если же новая оценка сильно отличается от прежних, то это указывает либо на несовершенство модели, либо на то, что прежние оценки нуждаются в уточнении. В эту категорию попадает неожиданно древняя датировка расхождения предков

неандертальцев и денисовцев – 737 тыс. лет назад. Раньше давались оценки 300–200 тыс. лет назад, в последнее время чаще встречались оценки 500–400 тыс. лет назад. Но все же не 700 с лишним! С одной стороны, это вроде бы слегка подрывает доверие к выводам Роджерса и его коллег, с другой – более древняя датировка разделения неандертальцев и денисовцев неплохо согласуется с древним возрастом людей из Сима-де-лос-Уэсос, которые являются представителями неандертальской линии и должны были жить уже после разделения неандертальцев и денисовцев (см. раздел “Пращуры неандертальцев из Ямы Костей” выше).

И наконец, если параметр ранее не имел обоснованных оценок, то оценка, показанная на рисунке 3.7, представляет собой просто некий новый научный результат. К данной категории относится, например, время отделения сверхархаиков от предков сапиенсов, неандертальцев и денисовцев – 2,3 млн лет назад. Правда, нужно иметь в виду, что эта оценка (как и другие датировки, показанные на среднем графике на рисунке 3.7) зависит от калибровки “молекулярных часов”, которая, в свою очередь, определяется темпом мутагенеза у наших предков, а на этот счет у специалистов пока нет согласия. Скорость мутагенеза (в расчете на нуклеотид в год) сильно зависит, например, от возраста мужского полового созревания, который не так-то просто определить для древних *Homo*. Роджерс и соавторы использовали низкую оценку темпа мутагенеза ($0{,}38 \times 10^{-9}$ мутации на нуклеотид в год), и это отчасти объясняет, почему некоторые датировки у них получились подозрительно древними. Если же взять более высокую, но не менее правдоподобную оценку $0{,}45 \times 10^{-9}$, то получится, что сверхархаики отделились от наших предков позже – 1,9 млн лет назад.

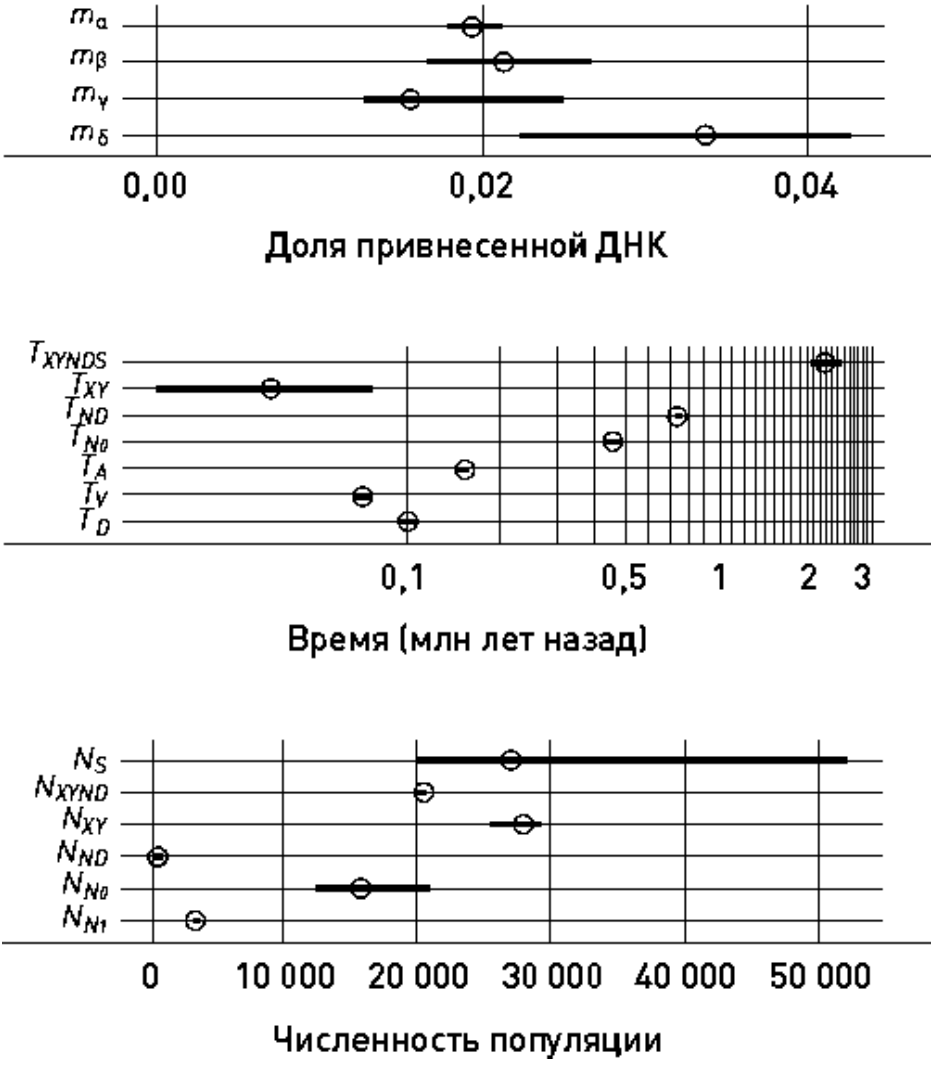


Рис. 3.7. *Параметры популяционной истории сапиенсов, неандертальцев и денисовцев, оцененные при помощи программы* Legofit. Вверху *показана доля привнесенной ДНК для каждого из четырех эпизодов гибридизации:* α *– от неандертальцев к предкам современных европейцев,* β *– от сверхархаиков к денисовцам,* γ *– от древних сапиенсов к неандертальцам,* δ *– от сверхархаиков к общим предкам неандертальцев и денисовцев (неандерсовцам).* В середине *показано время важнейших событий:* $T_{\mathbf{XYNDS}}$ *– отделение сверхархаиков от предков сапиенсов, неандертальцев и денисовцев,* $T_{\mathbf{XY}}$ *– дивергенция предков современных африканцев и европейцев,* $T_{\mathbf{ND}}$ *– разделение неандертальцев и денисовцев,* $T_{\mathbf{N0}}$ *– конец раннего периода истории неандертальцев, когда их популяция была многочисленной,* $T_{\mathbf{A}}$ *– время жизни алтайского неандертальца (*Denisova 5*),* $T_{\mathbf{V}}$ *– время жизни хорватского неандертальца,* $T_{\mathbf{D}}$ *– время жизни денисовца (*Denisova 3*).*

Внизу *показана оценка численности популяций:* $N_{\mathbf{S}}$ – *сверхархаики,* $N_{\mathbf{XYND}}$ – *предки сапиенсов, неандертальцев и денисовцев,* $N_{\mathbf{XY}}$ – *предки европейцев и африканцев,* $N_{\mathbf{ND}}$ – *неандерсовцы,* $N_{\mathbf{N0}}$ – *ранние неандертальцы,* $N_{\mathbf{N1}}$ – *поздние неандертальцы. Горизонтальные линии – интервалы неопределенности. По рисунку из* Rogers et al., 2020.

Впрочем, обе эти датировки хорошо согласуются с предположением, что сверхархаики, с которыми скрещивались сначала неандерсовцы (эпизод δ), а потом денисовцы (эпизод β), были потомками самых первых выходцев из Африки – ранних евразийских эректусов, чьи древнейшие представители известны нам по находкам из Дманиси. Напомним, что возраст людей из Дманиси 1,77–1,85 млн лет (см. раздел “Пятый череп из Дманиси показал огромный размах индивидуальной изменчивости ранних *Homo*” в главе 1).

К сравнительно новым выводам, хотя отдельные намеки на них были и раньше, следует отнести очень низкую численность популяции неандерсовцев (см. нижний график на рисунке 3.7), высокую численность ранних неандертальцев по сравнению с поздними, а также очень высокую численность популяции сверхархаиков. Впрочем, к этим оценкам численности нужно относиться крайне осторожно. Достоверность их невысока, а главное, они могут на самом деле отражать не численность, а структуру популяции. Например, якобы огромная численность сверхархаиков может с тем же успехом означать, что евразийские эректусы рано подразделились на две ветви, одна из которых скрещивалась с неандерсовцами, а другая – с денисовцами. При этом обе ветви могли быть малочисленными. Главное, что они успели накопить много генетических различий. Ведь, по сути дела, речь идет о том, что две порции аллелей, доставшиеся от сверхархаиков другим людям (сначала неандерсовцам, потом денисовцам), заметно отличались друг от друга. Это могло быть связано как с многочисленностью сверхархаиков, так и с тем, что они были представлены двумя рано разошедшимися популяциями.

Если выводы авторов верны, то складывается довольно интересная картина. Для объяснения имеющихся генетических данных достаточно всего трех волн выхода людей из Африки. Первыми вышли ранние эректусы с олдувайскими орудиями (возможно, близкие к людям из Дманиси) или, может быть,

какие-то ранние *Homo*, от которых позднее произошли евразийские эректусы. Первый выход из Африки состоялся примерно 2,0–1,8 млн лет назад. Или даже раньше, если не ошиблись китайские археологи, сообщившие о каменных орудиях из Центрального Китая возрастом 2,1 млн лет (*Zhu et al.,* 2018). Эти первые выходцы из Африки расселились по Евразии, возможно, разделившись на две большие ветви.

Тем временем неандерсовцы отделились от предков сапиенсов и вышли из Африки с ашельскими орудиями, может быть, 0,8–0,6 млн лет назад. Они прошли через бутылочное горлышко численности, поскрещивались с местными эректусами (около 0,75 млн лет назад, если верить применяемой в работе замедленной версии “молекулярных часов”), а потом расселились по Евразии, разделившись на две ветви – западную и восточную, неандертальцев и денисовцев. В ходе своей экспансии они, по-видимому, сильно потеснили аборигенов – эректусов. Но все же не довели их до полного вымирания, а оставили немного на развод – ведь денисовцы позднее опять скрещивались с эректусами.

История повторилась 60–50 тыс. лет назад, когда популяция сапиенсов вышла из Африки, прошла через бутылочное горлышко численности, поскрещивалась с аборигенами – ближневосточными неандертальцами, а потом расселилась по Евразии, разделившись на две ветви (восточную и западную) и быстро вытеснив своих предшественников – неандертальцев и денисовцев. При этом восточная ветвь успела породить гибридов с денисовцами.

Если вывод о гибридизации неандерсовцев со сверхархаиками верен, то это не только самый древний документированный эпизод межвидовой гибридизации в роде *Homo*, но и эпизод, участники которого прожили в изоляции друг от друга исключительно долго – более миллиона лет. Ну а когда денисовцы повторно скрещивались со сверхархаиками, время раздельной жизни гибридизующихся популяций уже составляло порядка полутора миллионов лет. Это не рекордное, но солидное время раздельной жизни для межвидовой гибридизации у млекопитающих.

Главной причиной поздне-четвертичного вымирания были люди, а не климат

Ученые давно спорят о том, что было главной причиной массового вымирания крупных животных в конце плейстоцена – начале голоцена: первобытные охотники или изменения климата (книга 1, глава 6). В последние годы чаша весов явно склоняется в сторону антропогенного фактора.

До недавних пор исследования в этой области носили, как правило, частный характер, то есть опирались на данные по отдельным регионам или отдельным группам животных, а немногочисленные попытки глобального анализа имели низкое пространственно-временное разрешение. Но в последние годы ситуация стала меняться в связи с накоплением детальных данных и по распространению позднечетвертичных млекопитающих, и по климатическим изменениям, и по истории расселения человеческих популяций.

В 2014 году исследователи из Орхусского университета в Дании проанализировали данные по всем видам млекопитающих с массой тела 10 килограмм и более на всех континентах за период от 132 тыс. лет назад (что соответствует началу предпоследнего, рисс-вюрмского, межледниковья) до 1 тыс. лет назад (*Sandom et al.,* 2014). Данные анализировались отдельно по регионам, большинство из которых соответствует современным странам (самые крупные страны были разделены на несколько регионов). Для каждого региона было подсчитано абсолютное число и процентная доля видов, исчезнувших за исследуемый период.

Уровень вымирания в каждом регионе сопоставлялся с данными по климату и по истории заселения региона представителями рода *Homo*. Амплитуда климатических изменений оценивалась по разности среднегодовых температур между ледниковым максимумом, который был примерно 21 тыс. лет назад, и современностью (мы живем в теплую межледниковую эпоху) опять же по отдельности для каждого региона. Кроме того, было подсчитано изменение количества осадков при смене ледниковых и межледниковых эпох. В ходе моделирования учитывалась не только амплитуда, но и скорость климатических изменений, а также ряд дополнительных факторов, таких как рельеф местности (теоретически на

равнине климатические изменения должны сильнее влиять на биоразнообразие, чем в гористой местности, потому что в горах животные могут мигрировать вверх-вниз, подлаживаясь к колебаниям температуры, а на равнине эта опция отсутствует). Впрочем, как выяснилось, учет (или неучет) подобных тонкостей мало влияет на результаты.

По своей демографической истории все регионы были разделены на пять групп:

1) “Прародина человечества” – Африка к югу от Сахары. Здесь крупные звери имели больше всего времени, чтобы постепенно приспособиться к двуногим хищникам. У них на эту коэволюцию были миллионы лет. Ну а те виды, которые приспособиться не сумели, вымерли задолго до позднечетвертичной эпохи (см. раздел “Вымирание африканских хищников последние два миллиона лет направлялось эволюцией гоминид, а не климатом” в главе 1).

2) Регионы, заселенные древними *Homo* (эректусами) в ходе первой волны расселения людей за пределами Африки. Здесь у мегафауны тоже было достаточно времени для коэволюции, а наиболее уязвимые виды тоже вымерли до рассматриваемого интервала времени.

3) Регионы, заселенные представителями второй волны выходцев из Африки – неандертальцами и денисовцами.

4) Регионы Северной Евразии, где древние *Homo* вроде бы не жили и где не было эндемичных видов крупных млекопитающих. Все виды, что там водились, могли встречаться с древними *Homo* в южных частях своих ареалов.

5) Регионы, которые впервые были заселены людьми современного типа с их чрезвычайно эффективными приемами охоты на крупного зверя и оружием. Там у крупных млекопитающих не было возможности постепенно адаптироваться к новому беспощадному хищнику.

В общей сложности ученые насчитали 177 видов крупных млекопитающих, вымерших в интервале от 132 до 1 тыс. лет назад либо полностью, либо на одном из континентов (18 видов вымерло в Африке, 38 – в Азии, 26 – в Австралазии, 19 – в Европе, 43 – в Северной Америке, 62 – в Южной Америке).

Самое интенсивное вымирание (как по абсолютному числу видов, так и по процентной доле) происходило на юге Южной Америки, на юго-востоке Северной Америки, в Европе и Австралии. Минимальный уровень вымирания отмечен в Африке к югу от Сахары и в Южной Азии.

Статистический анализ показал, что объяснить наблюдаемую географическую структуру вымираний одними лишь климатическими изменениями невозможно. В глобальном масштабе обнаруживается лишь слабая связь между амплитудой климатических изменений и уровнем вымирания. Причем эта связь достоверна только для Евразии и только для данных по температуре (но не по осадкам), а на остальных континентах вообще никакой корреляции между климатом и вымиранием не прослеживается. Например, в Южной Америке, где уровень вымирания был максимален, климат менялся вообще незначительно. В целом климат может объяснить лишь 20 % региональных различий по уровню вымирания. Гораздо большей предсказательной силой обладают модели, основанные на истории заселения регионов людьми (такие модели объясняют до 64 % различий). Наименьший уровень вымирания характерен для прародины человечества – Африки, промежуточный – для регионов, постепенно заселявшихся древними *Homo*, наибольший – для областей, где первопоселенцами были сапиенсы. Модели, комбинирующие историко-демографические факторы с климатическими, предсказывают уровень вымирания лишь ненамного лучше, чем чисто демографические, причем это улучшение заметно опять-таки только для Евразии.

Таким образом, имеется сильная зависимость между интенсивностью позднечетвертичного вымирания и продолжительностью периода коэволюции людей и крупных млекопитающих. Чем позже появились в регионе люди, тем более жестокому вымиранию подверглась мегафауна в позднем плейстоцене и голоцене. Пожалуй, еще важнее вывод об отсутствии значимой корреляции между уровнем вымирания и величиной климатических изменений на всех континентах, кроме Евразии (да и там корреляция слаба).

В статье приведено несколько показательных примеров. Так, многие вымершие южноамериканские крупные растительноядные, например гигантский ленивец *Eremotherium laurillardi*, представитель хоботных *Stegomastodon waringi* и представитель местных копытных *Toxodon platensis*, при

необходимости легко переходили с одной диеты на другую (таких животных называют трофическими генералистами). Поэтому при смене ландшафтов они должны были просто изменить спектр питания. Их вымирание трудно объяснить чередованием влажных и засушливых периодов, как это пытались сделать некоторые исследователи. Тем более что эти климатические флуктуации в Южной Америке были уж точно не сильнее, чем в Африке, где уровень вымирания был гораздо ниже. В некоторых районах Северной и Южной Америки за рассматриваемый период не только не произошло существенных климатических изменений, но и растительность осталась практически такой же, как 130 тыс. лет назад. Однако крупные животные там все равно вымерли: и трофические генералисты, и травоядные, и хищники, охотившиеся на них. Например, в Калифорнии, где господствующие растительные комплексы за 130 тыс. лет почти не изменились, вымер 21 вид (53 %) крупных зверей. Среди них – многие виды, чьи предпочитаемые кормовые растения растут в изобилии по сей день, так что о подрыве кормовой базы говорить не приходится. Это относится, например, к мастодонту *Mammut americanum*, питавшемуся ветвями болотного кипариса, которого и сейчас сколько угодно в местах, где жил этот вымерший гигант. Вымерли растительноядные ленивцы *Nothrotheriops shastensis*, вымерли родственники современных вилорогов *Capromeryx minor*, вымер и ужасный волк, *Canis dirus.*

Полученные результаты – весомый аргумент в пользу антропогенного объяснения позднечетвертичных вымираний. Приходится признать, что характерное для последних веков и тысячелетий крайне низкое разнообразие или полное отсутствие крупных млекопитающих на большей части суши – вовсе не “естественное” состояние вещей, а прямой результат истребления мегафауны нашими предками. Исследователи подчеркивают (и с ними трудно не согласиться), что данный факт необходимо учитывать при планировании мероприятий по сохранению и восстановлению природных экосистем.

К сходным выводам привело ученых и другое масштабное исследование, основанное на совершенно ином подходе и других данных.

Важным косвенным аргументом против антропогенной версии позднечетвертичного вымирания, затронувшего в основном крупных животных, считается тот факт, что крупные животные вообще более уязвимы, поскольку их популяции

имеют низкую численность. Так что различные природные катаклизмы, в том числе климатические, по идее, должны приводить к избирательному вымиранию крупных зверей. Результат будет выглядеть точно так же, как и при избирательной охоте, нацеленной на крупную дичь, ведь именно такую и предпочитали, скорее всего, первобытные охотники[14].

Если позднечетвертичное вымирание не связано с деятельностью человека, то мы вправе ожидать, что крупные виды млекопитающих вымирали чаще, чем мелкие, не только в конце четвертичного периода, но и в другие, более древние эпохи. В том числе и когда никаких людей еще в помине не было (а климат-то менялся в кайнозое многократно).

Можно проверить, насколько разнятся скорости вымирания мелких и крупных животных в течение кайнозоя, обратив особое внимание (естественно!) на поздний плейстоцен, когда сапиенсы начали хозяйничать повсюду. Такую проверку провели в 2018 году ученые из четырех американских университетов (*Smith F. A. et al.,* 2018).

Исследователи проанализировали данные по пространственно-временному распространению всех видов нелетающих наземных кайнозойских млекопитающих, по которым есть достаточно точные датировки первых и последних находок. Таких видов набралось 2786. Для разных временных интервалов оценивалась скорость вымирания видов в зависимости от массы тела. Кайнозой поделили на отрезки длительностью в один миллион лет, и для каждого отрезка рассчитали степень избирательности вымирания в зависимости от размера животных.

Отдельная база данных была составлена по позднечетвертичным (от 125 тыс. лет назад до настоящего времени) и современным видам. Если вид существует сегодня, но не известен в ископаемом состоянии, то считалось, что 125 тыс. лет назад он уже существовал. Позднечетвертичное время поделили на четыре интервала, соответствующие разным этапам экспансии средне– и верхнепалеолитических охотников (рис. 3.8):

1) “Поздний плейстоцен” (125–70 тыс. лет назад). В это время в Европе процветали неандертальцы, в Азии – вероятно,

денисовцы, а группы сапиенсов начали периодически выходить за пределы Африки.

2) “Конец плейстоцена” (70–20 тыс. лет назад). На этот период приходится быстрое расселение сапиенсов по Евразии, а также заселение Австралии.

3) “Терминальный плейстоцен” (20–10 тыс. лет назад). В это время сапиенсы заселили Америку.

4) Голоцен (10–0 тыс. лет назад).

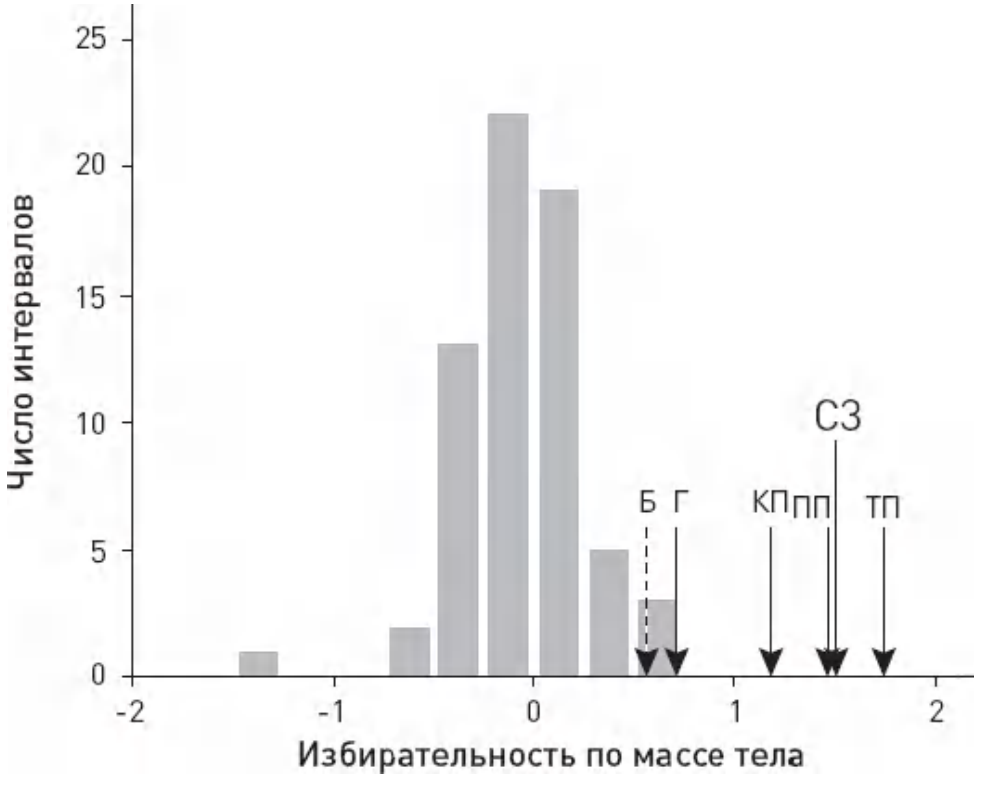


Рис. 3.8. *Избирательность вымирания млекопитающих в зависимости от массы тела в течение кайнозоя. Значения на горизонтальной оси характеризуют зависимость вероятности вымирания вида от массы тела. Положительные значения соответствуют преимущественному вымиранию крупных животных, отрицательные – мелких, близкие к нулю – примерно одинаковой вероятности вымирания для крупных и мелких животных. Высота столбцов отражает количество интервалов кайнозойской эры (длительностью по* 1 *млн лет каждый), когда наблюдался данный уровень избирательности. Стрелками показаны уровни, характерные для позднечетвертичного времени, которое рассматривалось отдельно: ПП – “поздний плейстоцен” (*125–70 *тыс. лет*

*назад), КП – “конец плейстоцена” (*70–20 *тыс. лет назад), ТП – “терминальный плейстоцен” (*20–10 *тыс. лет назад), Г – голоцен (*10–0 *тыс. лет назад), СЗ – среднее значение за всю позднечетвертичную эпоху (*125–0 *тыс. лет назад), Б – будущее, прогноз на ближайшие* 200 *лет (основан на предположении, что вымрут все виды, ныне находящиеся под угрозой). По рисунку из* Smith F. A. et al., 2018.

Общий масштаб позднечетвертичного вымирания отражен в таблице 1.

Оказалось, что в течение почти всей кайнозойской эры вымирание млекопитающих было неизбирательным по размеру. На рисунке 3.8 это выражается в том, что самые высокие столбцы расположены недалеко от нулевой отметки. Вымирали с равной вероятностью как мелкие, так и крупные виды. Около 29 млн лет назад, в олигоцене, был даже эпизод избирательного вымирания мелких млекопитающих, предположительно связанный с началом глобального похолодания, что привело к уменьшению площади лесов и распространению травяных биомов (степей и саванн).

Табл. 1. *Число видов нелетающих наземных млекопитающих на разных континентах в течение позднего плейстоцена и голоцена. Нижние три строки показывают, на сколько процентов снизилось видовое разнообразие с начала позднего плейстоцена по настоящее время, а также ожидаемые потери в будущем, если вымрут все краснокнижные виды (*Smith F. A. et al., 2018*).*

Время (тыс. лет назад)	Африка	Австралия	Евразия	Северная Америка	Южная Америка
около 125	836	259	837	590	772
125–70	834	252	831	590	772
70–20	834	214	825	590	772
20–10	828	213	817	523	698
10–0	820	193	808	522	697
“Будущее” (если вымрут все виды, находящиеся под угрозой)	649	120	599	412	548
% видов, вымерших от 125 тыс. лет назад до современности	1,9	25,5	3,5	11,5	9,7
% видов, вымерших от 125 тыс. лет назад до “будущего”	22,4	53,7	28,4	30,2	29,0

Принципиально иная ситуация сложилась в позднечетвертичную эпоху (стрелки на рис. 3.8). Уже в начале позднего плейстоцена, 125–70 тыс. лет назад, вымирание стало резко избирательным. Начиная с этого времени вымирали в основном крупные животные. Данная тенденция сохранялась и в дальнейшем – вплоть до настоящего времени. Правда, в голоцене избирательность немного сгладилась. Скорее всего, сглаживание связано с тем, что с развитием сельского хозяйства люди стали истреблять фауну другими способами. Охота отступила на второй план, а на первый вышло уничтожение местообитаний, от которого страдают не только крупные, но и мелкие животные.

Главный вывод состоит в том, что резко повышенная вероятность вымирания крупных животных, характерная для позднечетвертичного времени, вовсе не является универсальной закономерностью. В течение большей части кайнозоя такой избирательности не было. Это уникальная особенность именно позднечетвертичного вымирания, когда к издревле существовавшим причинам вымирания добавился новый

суперхищник, овладевший эффективными методами охоты на крупных животных.

Избирательность позднечетвертичного вымирания выглядит уникальной не только на фоне предшествующей динамики разнообразия кайнозойских млекопитающих. Преимущественное вымирание крупных животных отмечается во время некоторых кризисов. Например, в конце девона крупные позвоночные, представленные в то время в основном всевозможными рыбами, пострадали, по-видимому, сильнее, чем мелкие. Но все же столь сильного перекоса в сторону вымирания крупных видов, как у млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене, во время других масштабных вымираний, судя по всему, не было.

Вывод о новом суперхищнике становится еще очевиднее при детальном рассмотрении полученных данных. С самого начала кайнозоя и вплоть до плейстоцена млекопитающие в среднем становились все крупнее. Росла как средняя, так и максимальная масса тела существующих видов. Однако в позднем плейстоцене тенденция сменилась на противоположную. За последние 125 тыс. лет фауна млекопитающих сильно измельчала, причем динамика этого процесса согласуется с историей расселения первобытных охотников. Так, в Евразии размер млекопитающих пошел на убыль уже 125–70 тыс. лет назад. Здесь нужно особо подчеркнуть, что в Евразии в то время охотились неандертальцы и денисовцы, а не сапиенсы. Сапиенсы в это время по большей части еще оставались в Африке, лишь изредка совершая небольшие экскурсии в Азию. Видимо, дело не в специфичности нашего вида, а в адаптации всех потомков гейдельбергских людей к охотничьей жизни. Неандертальцы и денисовцы, вероятно, были хорошими охотниками, так что при невысокой численности своих популяций они смогли оказать заметное влияние на популяции крупных животных.

В Австралии катастрофическое измельчание млекопитающих приходится на период от 70 до 20 тыс. лет назад, что совпадает с появлением там первых людей (около 50 тыс. лет назад). В этот период Северная и Южная Америка, куда люди еще не добрались, ненадолго стали подлинными заповедниками мегафауны: обитавшие там звери были крупнее, чем где бы то ни было на планете. Резкое измельчание американских млекопитающих произошло позже – в “терминальном плейстоцене” (20–10 тыс. лет назад), когда

туда прорвались люди из Берингии (обо всех этих миграциях сапиенсов мы еще поговорим).

Что касается Африки, то на этом континенте позднечетвертичное вымирание мегафауны было выражено слабее всего. Это традиционно объясняют тем, что в Африке крупные звери коэволюционировали с гоминидами миллионы лет. Поэтому у них была возможность постепенно адаптироваться к уловкам плотоядных двуногих обезьян. Кроме того, не исключено, что в результате этой коэволюции размерное распределение африканских млекопитающих сместилось в сторону измельчания намного раньше, чем на остальных континентах. Африканские виды млекопитающих по своему среднему размеру заметно уступали евразийским и американским (и были сравнимы с австралийскими) уже в начале позднего плейстоцена.

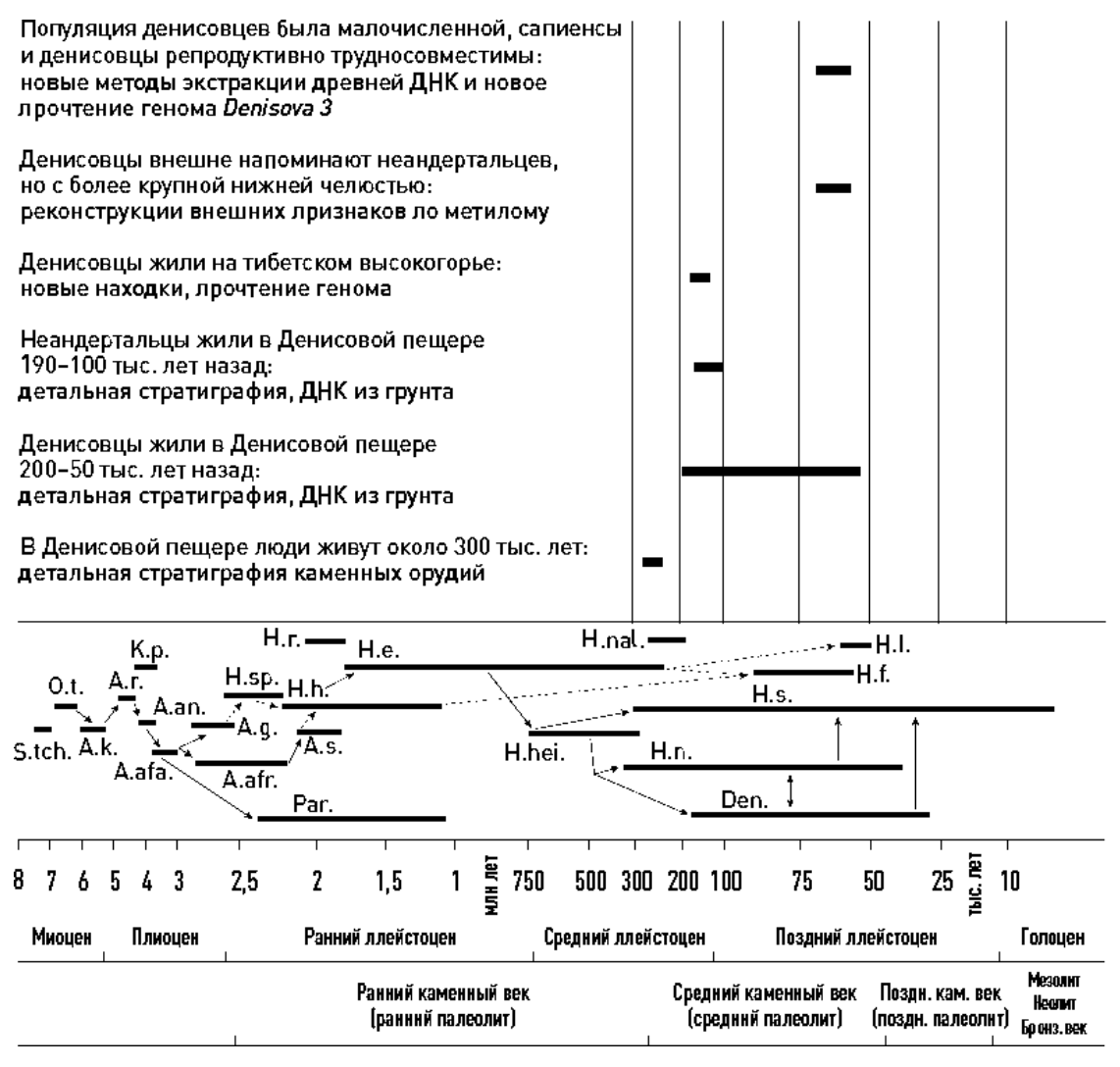
Здесь нужно учитывать, что одним из факторов, способствующих эволюции крупной фауны, считается площадь континента. Этим объясняют, в частности, относительно более мелкие размеры представителей вымершей австралийской мегафауны по сравнению с плейстоценовыми млекопитающими Евразии и Америки. Тот факт, что уже 125 тыс. лет назад африканская фауна в среднем была ненамного крупнее австралийской, исследователи предположительно связали с влиянием древних гоминид – и это отлично согласуется с данными о вымирании крупных африканских хищников, о котором мы говорили в разделе “Вымирание африканских хищников последние два миллиона лет направлялось эволюцией гоминид, а не климатом” в главе 1.

Исследователи попытались также сделать прогноз на будущее, основанный на допущении, что вымрут все краснокнижные звери. Это приведет к еще большему измельчанию млекопитающих, а также к дальнейшему росту доли грызунов и снижению доли копытных в экосистемах.

Получается, что деятельность гоминид сильно влияла на фауну млекопитающих и структуру сообществ еще в доисторические времена. Антропогенное вымирание видов, происходящее в наши дни, является не более чем продолжением давней тенденции. Если дело и дальше так пойдет, то через пару веков фауна диких млекопитающих станет в основном фауной грызунов, а самым крупным наземным животным будет домашняя корова.

В этом исследовании есть один скользкий момент, связанный с неполнотой палеонтологической летописи. При анализе позднечетвертичного разнообразия учитывались данные по современным видам. Принималось, что все современные виды существовали уже в позднем плейстоцене, даже если по ним нет ископаемых находок. С одной стороны, это наверняка справедливо для большинства видов, поскольку средняя продолжительность существования видов у млекопитающих составляет 1–2 млн лет, так что если вид существует сегодня, то с большой вероятностью он существовал и 125 тыс. лет назад. С другой стороны, мелкие кости, как правило, хуже сохраняются в ископаемом состоянии, чем крупные. Иными словами, не исключено, что палеонтологическая летопись крупных животных в принципе полнее. Поэтому учет современных животных наравне с ископаемыми мог искусственно завысить долю мелкого зверья в позднечетвертичное время по сравнению с остальными эпохами кайнозоя, для которых использовались только палеонтологические данные. И даже не просто мелкого, а мелкого и не вымершего. Это могло привести к завышению уровня избирательности позднечетвертичного вымирания. Хорошо бы понять, насколько серьезно данный эффект повлиял на выводы.

Глава 4
Эти загадочные денисовцы



Денисова пещера приобрела всемирную известность в 2010 году, когда по фрагментам древней ДНК, извлеченным из крохотной косточки (*Denisova* 3), была описана неизвестная разновидность древних людей – денисовский человек (книга 1, глава 5, раздел “Люди из Денисовой пещеры”). История с денисовской косточкой в чем-то похожа на открытие Гидеона Мантелла, врача из Сассекса, который в начале XIX века нашел зуб гигантского ящера, похожий на зуб игуаны. С этого зуба началось воссоздание удивительного мира, населенного чешуйчатыми чудищами. Мантелл всю жизнь собирал коллекцию окаменелостей, потратил на это все свои деньги, обнищал и в конце жизни, движимый несчастными обстоятельствами, продал коллекцию Британскому музею.

Однако тот зуб продавать не захотел – для Мантелла он был воплощением целого мира, сгинувшего в прошлое, но оттого еще более притягательного. Так и для нас теперь: в одной крошечной косточке мизинца открылся целый неизведанный мир. Это мир, населенный *разными* людьми. Стало понятно, что на востоке Евразии жили вместе и порознь несколько видов людей. Они как-то взаимодействовали, скрещивались, эволюционировали, меняли окружающие ландшафты, забирались высоко в горы, охотились… Мы уже знаем о них так много – и одновременно так мало. Нужны новые данные, чтобы тот ушедший мир стал чуточку виднее. Нужно как можно больше узнать об этих исчезнувших людях, денисовцах.

Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере

Несмотря на невероятно тщательную и кропотливую работу археологов, ведущуюся в пещере уже около 40 лет, с датировками пещерных отложений и соответствующих находок остаются большие проблемы. Стратиграфия отложений очень сложна, а последовательность слоев местами нарушена. Кое-где материал разных слоев перемешался, в том числе из-за грызунов, рывших там свои норы. При этом не всегда удается точно установить, где именно слои перемешались, а где сохранили свою исходную структуру и последовательность. Даже выяснить взаимное соответствие (провести корреляцию) слоев в трех частях пещеры – Центральном зале, Восточной и Южной галереях – оказалось нетривиальной задачей.

Прежние попытки определить абсолютный возраст слоев при помощи термолюминесцентного и магнитостратиграфического методов дали лишь приблизительные и спорные оценки. Сходная ситуация и с датировками, основанными на остатках флоры и фауны, хотя все это изучено самым детальным образом.

Комплексы каменных и костяных артефактов позволяют подразделить палеолитическую историю пещеры на четыре периода: “начало среднего палеолита”, “середина среднего палеолита”, “начало верхнего палеолита” и “верхний палеолит” (илл. VII на цветной вклейке). Но это тоже не решает проблему датировок, особенно если учесть, что из-за перемешивания слоев верхне– и среднепалеолитические изделия порой обнаруживаются по соседству в одном слое.

Палеогенетики сейчас вовсю используют новый метод определения возраста ископаемых остатков людей, основанный на принципе “молекулярных часов” (упрощенно говоря, чем древнее геном, тем меньше в нем отличий от генома шимпанзе). Но этот метод чувствителен к ошибкам секвенирования и принятым допущениям (например, о скорости мутагенеза и о времени разделения предков человека и шимпанзе), и поэтому он тоже дает лишь приблизительные оценки (см. раздел “Геном денисовского человека: от «черновика» к «чистовику»” ниже).

К счастью, методы геохронологии быстро развиваются и совершенствуются. В 2019 году международный коллектив, в состав которого входят российские исследователи (в том числе археолог Анатолий Деревянко и палеонтолог Александр Агаджанян), а также палеогенетик Сванте Пэабо и его коллеги и ученики, опубликовал в журнале *Nature* две статьи, посвященные всестороннему анализу денисовской стратиграфии и уточнению датировок (*Jacobs Z. et al.,* 2019; *Douka et al.,* 2019).

Прогресса удалось достичь в основном благодаря новейшим версиям двух методов: радиоуглеродного и оптически стимулируемого люминесцентного датирования. Первый метод позволил получить в общей сложности 50 датировок для частиц угля и разнообразного костного материала, в том числе трех человеческих косточек (*Denisova* 11, 14 и 15) и нескольких верхнепалеолитических костяных изделий (см. илл. VII). Все датированные радиоуглеродным методом пробы происходят из относительно молодых слоев, поскольку он хорошо работает только для объектов не старше 50 тыс. лет.

Второй метод, который показывает, как давно крупица кварца или полевого шпата в последний раз побывала на свету, позволил установить возраст для 103 проб из разных слоев всех трех отсеков пещеры: 55 проб из Центрального зала, 37 из Восточной галереи (откуда происходит большая часть человеческих костных фрагментов) и 11 из Южной галереи (где серьезные раскопки начались относительно недавно).

Большое число датированных проб позволило лучше разобраться, в каких местах слои перемешивались, а в каких нет (если возраст проб постепенно растет с глубиной, то все в порядке, а если хаотически скачет – скорее всего, целостность слоев была нарушена). Выяснилось, что перемешивание слоев имело место далеко не везде. Как правило, это происходило рядом со стенами пещеры.

В итоге удалось составить сводную схему отложений всех трех отсеков пещеры с более или менее точно датированными границами слоев. Получилось, что первые люди, владевшие каменными технологиями начала среднего палеолита, появились в пещере около 300 тыс. лет назад (не позднее чем 287 ± 41 тыс. лет назад). Что это были за люди, точно не

известно, но из общих соображений логично предположить, что денисовцы.

Новым поворотом в палеогенетике стала возможность изучать ДНК не из костных образцов, а прямо из грунта. Эта методика прекрасно сработала в данном случае – костных остатков здесь плачевно мало, зато из разных слоев грунта удалось выделить человеческие последовательности и опознать их родство. Подумать только, человек жил сотни тысяч лет назад и сгинул. От него ничего не осталось: ни памяти, ни косточки. Но его гены, оказывается, сохранились в земле, в плотном пещерном грунте. Ну и, может быть, их копии – в ком-то из нас, ныне живущих.

В сумме картина получилась следующей. Древнейшие генетические следы присутствия денисовцев (ДНК в грунте) имеют возраст около 200 тыс. лет. Чуть позже, примерно 190 тыс. лет назад, появляются первые свидетельства присутствия в пещере неандертальцев (тоже ДНК в грунте). Это говорит о более раннем, чем считалось, появлении неандертальцев в Центральной Азии.

Период “середина среднего палеолита” включает предпоследнее (рисс-вюрмское) межледниковье. В то время, примерно 140–100 тыс. лет назад, в пещере жили (скорее эпизодически, чем постоянно) и денисовцы, и неандертальцы. Они определенно встречались друг с другом и иногда скрещивались, судя по метиске Денни (*Denisova* 11) и неандертальским примесям в геномах *Denisova* 3 и отца Денни (см. раздел “Денни, дочь неандерталки и денисовца” в главе 3).

Самые поздние генетические свидетельства присутствия в пещере неандертальцев имеют возраст около 100 тыс. лет, денисовцев – 50 тыс. лет. При этом денисовцы, жившие в пещере около 50 тыс. лет назад, не были последними живыми представителями своего вида. Дело в том, что гибридизация денисовцев с сапиенсами, судя по генетическим данным, происходила позже. В частности, масштабное генетическое исследование населения Новой Гвинеи показало, что денисовцы, по-видимому, жили там (то есть умели пересекать проливы!) и скрещивались с сапиенсами вплоть до относительно недавнего времени – порядка 30 тыс. лет назад, а может быть, и еще позже, вплоть до 15 тыс. лет назад (*Jacobs G. S. et al.,* 2019). Но о гибридизации мы еще поговорим, а сейчас вернемся к стратиграфии Денисовой пещеры.

Датировки находок (орудий или косточек), основанные на возрасте слоя, в котором они обнаружены, не являются истиной в последней инстанции. Нужно помнить, что и косточки, и орудия могли быть после своего захоронения перенесены в другие слои, например, роющими грызунами. В ряде случаев такой перенос представляется весьма вероятным. Например, неандерталка *Denisova* 5 (“алтайский неандерталец”), судя по геному, должна быть древнее, чем метиска *Denisova* 11 (Денни), хотя стратиграфия находок вроде бы говорит об обратном: Денни нашли в более глубоком слое. Поэтому слепо доверять положению кости в стратиграфической колонке не следует.

Ученые попытались при помощи вероятностного (байесовского) моделирования оценить наиболее вероятный возраст человеческих костных фрагментов, да так, чтобы учитывалась вся совокупность имеющихся данных: стратиграфических, оптико-люминесцентных, генетических, радиоуглеродных (последний метод показал, что все кости находятся за пределами области его применимости, то есть все они старше 50 тыс. лет) и некоторых других – например, для *Denisova* 11 удалось определить минимальный возраст 67,5 ± 2,5 тыс. лет методом урановых серий. Результаты моделирования представлены на рисунке 4.1. Они показывают, что как минимум две косточки, *Denisova* 2 и *Denisova* 11, скорее всего, были перенесены в более глубокие слои после своего захоронения, то есть они моложе тех слоев, в которых найдены.

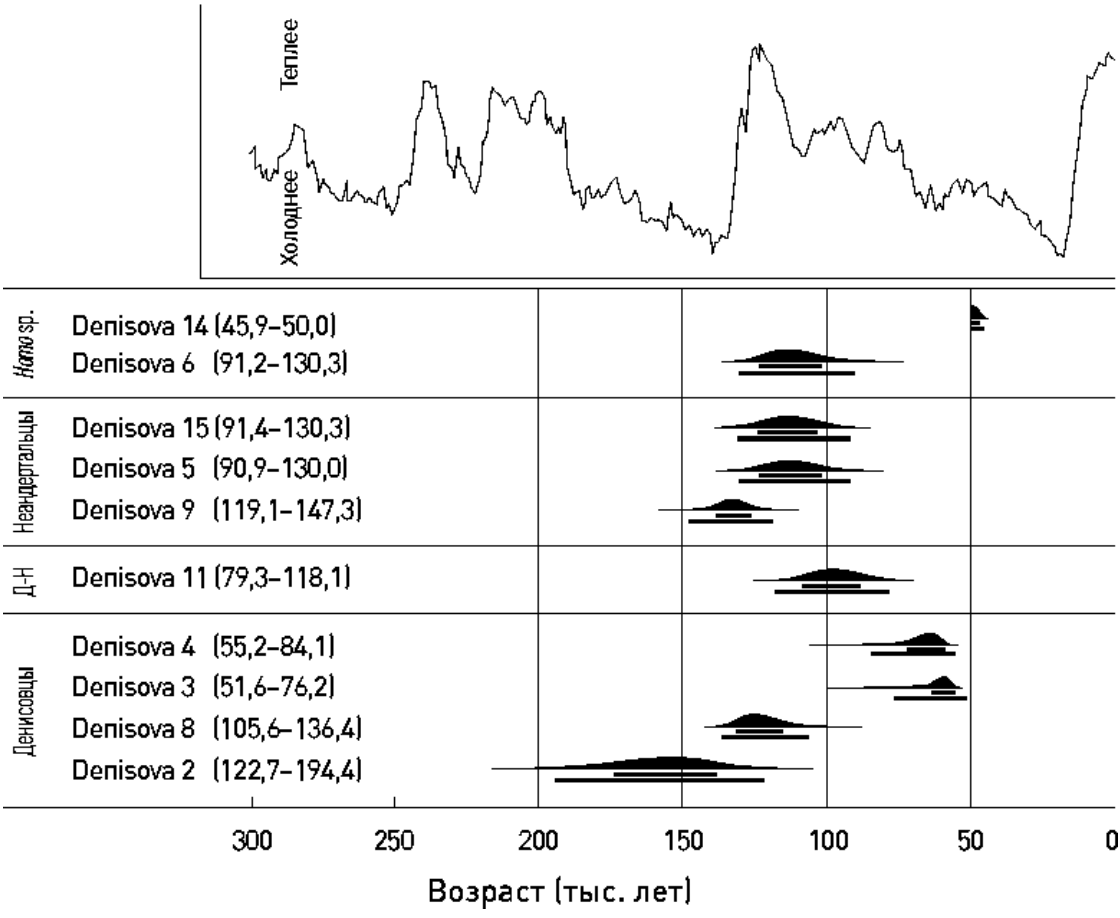


Рис. 4.1. *Наиболее вероятный возраст человеческих костных остатков, оцененный при помощи байесовского моделирования на основе всей совокупности имеющихся данных. Верхний график показывает колебания климата (максимумы соответствуют межледниковьям). Можно заметить, что следы присутствия в Денисовой пещере неандертальцев приурочены в основном к предпоследнему межледниковью. Денисовцы, по-видимому, жили здесь как до наступления этой теплой эпохи, так и после ее окончания. "Д-Н" – неандертальско-денисовский метис. По рисунку из* Douka et al., 2019.

Один из самых интригующих вопросов, связанных с хронологией денисовских находок, – это вопрос о том, кто же был создателем местных верхнепалеолитических артефактов.

По умолчанию принято считать, что верхний палеолит – это сапиенсы (см. раздел "Создателями протооринья́кской культуры были сапиенсы" в главе 7). В таком случае переход к "началу верхнего палеолита" в Денисовой пещере, скорее всего, отражает приход сапиенсов, вытеснивших местное

среднепалеолитическое население – денисовцев (перед этим они, возможно, немного поскрещивались).

Однако Анатолий Деревянко и его коллеги неоднократно указывали на плавность перехода от среднего к верхнему палеолиту в Южной Сибири. По их мнению, смена комплексов артефактов на этом рубеже демонстрирует элементы преемственности, как будто местная верхнепалеолитическая культура “выросла” из местной среднепалеолитической, а не была принесена в готовом виде какими-то пришельцами. В таком случае логичнее предположить, что создателями местного “верхнего палеолита” были денисовцы. С этим согласуется и тот факт, что в Денисовой пещере до сих пор не удалось обнаружить ДНК палеолитических сапиенсов. Да и во всем алтайском регионе нет свидетельств присутствия столь древних представителей нашего вида.

Так кто же были те древние сибиряки, мастерившие изысканные верхнепалеолитические изделия, в том числе швейные иглы и украшения из кости? К сожалению, новые датировки однозначного ответа не дают. С одной стороны, две денисовские косточки, *Denisova* 3 и 4, происходят из слоев “начала верхнего палеолита”. Однако вся совокупность данных указывает на то, что их возраст вряд ли меньше 50 тыс. лет (см. рис. 4.1). При этом самые древние костяные верхнепалеолитические изделия, которые удалось датировать радиоуглеродным методом, имеют более молодой возраст. Речь идет о двух костяных остроконечниках возрастом 42,6–48,1 и 41,6–45,7 тыс. лет и о подвесках из лосиных и оленьих зубов возрастом примерно 40–45 тыс. лет. Это, конечно, очень древние верхнепалеолитические изделия, даже рекордно древние для Северной Евразии. Но их возраст все-таки не пересекается с установленным интервалом присутствия в пещере денисовцев. Поэтому не исключено, что их создали сапиенсы, чьих остатков пока не удалось найти. Сапиенсы в те времена уже бродили по центральноазиатским просторам, о чем свидетельствует кость из Усть-Ишима (примерно в тысяче километров к северо-западу от Денисовой пещеры, см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” в главе 7). Возраст этой кости (45 тыс. лет) совпадает с возрастом древнейших верхнепалеолитических изделий из Денисовой пещеры.

Так или иначе, сегодня многие антропологи скорее поставили бы на то, что создателями верхнепалеолитических

артефактов Денисовой пещеры были все же пришлые сапиенсы. В конце концов, если бы денисовцам удалось самим создать столь высокую культуру, они бы вряд ли исчезли вот так, почти бесследно, оставив на память о себе лишь небольшую генетическую примесь в геномах папуасов и восточноазиатов.

Геном денисовского человека: от “черновика” к “чистовику”

В 2010 году первое прочтение ядерного генома денисовского человека было сделано на скорую руку, вчерне, с небольшой плотностью покрытия. Означает это вот что. Когда читают геном, его приходится складывать из тысяч и тысяч небольших кусочков, которые друг с другом перекрываются. За счет перекрытия последовательности удлиняются все больше и больше, и в результате получаются относительно длинные фрагменты или даже полная последовательность генома. Если кусочков в пробе мало, то и перекрываются они неплотно, а в каких-то участках генома и вовсе не сходятся концы с концами. Если данный кусочек генома удалось прочесть лишь один раз, то возможные ошибки секвенирования никак не выловишь.

Но если в ископаемом образце сохранилось много древней ДНК или ее удалось экстрагировать в полной мере, то каждый прочтенный кусочек генома будет перекрываться с несколькими другими фрагментами и на концах, и в средней части. Можно подсчитать, сколько перекрывающихся отрезков приходится в среднем на каждый нуклеотид, и это число будет служить показателем качества прочтения генома, или, по-другому, плотностью покрытия. Для денисовского генома, основанного на ДНК из фаланги мизинца девочки (*Denisova* 3), сначала удалось получить покрытие, равное 1,9, то есть каждый участок генома был прочтен в среднем 1,9 раза. Первый опубликованный неандертальский геном имел плотность покрытия около 1,3 и был составлен из фрагментов ДНК трех индивидов. Этого хватило, чтобы охарактеризовать геномы в самых общих чертах, а также понять, что предки внеафриканских сапиенсов скрещивались с неандертальцами, а предки австралийцев и новогвинейцев – еще и с денисовцами. Но вероятность ошибок при такой невысокой степени покрытия оставалась слишком большой для решения многих интересных задач. В частности, по такому “черновому” геному невозможно судить о генетическом разнообразии денисовцев и об их популяционной истории.

В августе 2012 года в журнале *Science* появилась долгожданная статья, в которой коллектив палеогенетиков,

возглавляемый Сванте Пэабо, сообщил, что удалось радикально повысить качество прочтения денисовского генома (*Meyer et al.,* 2012). Теперь он отсеквенирован со средним покрытием 31 (99,4 % нуклеотидов прочтено не менее 10 раз, 92,9 % – не менее 20) и не уступает по качеству отсеквенированным геномам ныне живущих людей. Правда, это относится лишь к наиболее “осмысленной” части генома, где преобладают уникальные последовательности (а не повторы). Эту часть составляют 1,86 миллиарда пар нуклеотидов из примерно трех миллиардов. Дело в том, что в древних костях ДНК сохраняется в виде коротеньких обрывков длиной в несколько десятков нуклеотидов (а если длина фрагмента больше, то это, скорее всего, современное загрязнение – и для верности такой фрагмент лучше выкинуть из рассмотрения). Если последовательность нуклеотидов в крохотном древнем обрывке не уникальна, то есть встречается в геноме много раз, ее нельзя “картировать” – привязать к какому-то конкретному месту в геноме.

Тем не менее содержательная часть денисовского генома, к которой принадлежат практически все белок-кодирующие гены и важнейшие регуляторные участки, теперь реконструирована с поразительной точностью. Этого удалось добиться благодаря новой методике работы с древней ДНК, которую изобрел первый автор статьи Маттиас Майер. По его словам, “никто не ожидал, что удастся получить такой высококачественный геном древнего человека. Все, включая и меня самого, были поражены результатом”.

Ископаемые кости обычно сильно загрязнены современной ДНК, в основном бактериальной, так что доля подлинной человеческой древней ДНК составляет всего несколько процентов. В фаланге из Денисовой пещеры содержание древней ДНК исключительно высокое (70 %), однако в распоряжении исследователей был лишь крошечный фрагмент этой косточки, поэтому очень важно было ничего не потерять при экстракции.

Изначально палеогенетики пользовались технологиями секвенирования, разработанными для современных организмов. Эти методы ориентированы на работу с молекулами ДНК в их “стандартной” конфигурации, то есть в форме двойной спирали. Однако многие фрагменты древней ДНК, выделенные из ископаемых костей, частично или полностью распадаются на одиночные нити или же одна из нитей двойной спирали

оказывается повреждена. До 2012 года в ходе палеогенетических исследований такие фрагменты терялись. Разработанная Майером методика позволяет их поймать и отсеквенировать наряду с обычными, двухнитевыми фрагментами. Для этого к концам одноцепочечных фрагментов древней ДНК присоединяют особые молекулы – “адаптеры”[15]. Адаптер затем служит праймером (затравкой) для синтеза недостающей комплементарной цепи ДНК на матрице исходного одноцепочечного фрагмента, который в итоге становится двухцепочечным, после чего его можно секвенировать стандартными методами. Новая методика позволила на порядок увеличить количество древней ДНК, доступной для секвенирования, что и обеспечило успех предприятия.

Имея настолько качественно прочитанный геном, можно было, не боясь ошибок, сравнивать его с другими. Для сравнения выбрали геномы 11 современных людей (с покрытием от 24 до 33): пяти африканцев, двух европейцев, трех азиатов и южноамериканского индейца. Сравнение всех этих геномов между собой и с геномом денисовской девочки позволило исследователям заключить, что предки сапиенсов и денисовцев отделились друг от друга в промежутке от 700 до 170 тыс. лет назад. Столь низкая точность была связана с тем, что на тот момент имелись очень разные оценки скорости мутирования у людей, а не зная скорость мутирования, нельзя откалибровать “молекулярные часы”, используемые для вычисления времени расхождения популяций. Полной ясности нет и сегодня, хотя понятно, что дата 700 тыс. лет назад гораздо ближе к реальности, чем 170 тыс. лет назад.

Денисовский геном чуть больше похож на геном шимпанзе, чем геномы современных людей: между геномами денисовца и шимпанзе на 1,16 % меньше различий. Это объясняется тем, что у современных людей было больше времени для накопления нейтральных отличий от шимпанзе, чем у денисовской девочки, жившей десятки тысячелетий назад (по последним данным, она жила 76–52 тыс. лет назад, см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” выше).

Если скорость накопления изменений в ДНК принять примерно постоянной (допущение, лежащее в основе принципа “молекулярных часов”), то данную величину, 1,16 %, можно использовать для датирования денисовской фаланги. Если предки людей и шимпанзе разделились 6,5 млн лет назад и

от этого момента до рождения денисовской девочки прошло на 1,16 % меньше времени, чем до современности, то получается, что возраст находки – примерно 75 тыс. лет. Это была, пожалуй, первая серьезная попытка использовать палеогенетические данные для датировки ископаемых остатков, и на тот момент еще ничего нельзя было сказать о надежности такого метода. Дальнейшие исследования показали, что он работает неплохо.

Анализ подтвердил, что некоторые популяции древних сапиенсов, а именно предки современных папуасов, скрещивались с денисовцами и унаследовали от них до 6 % своей ДНК. В геномах других азиатских народов денисовских примесей тогда не обнаружили (позже выяснилось, что менее значительная, но все же существенная примесь денисовской ДНК есть в геномах жителей Восточной Азии, в том числе китайцев и японцев, а также коренных американцев).

А вот еще один факт, важный с эволюционной точки зрения. Выяснилось, что в геноме папуаса участки денисовского происхождения на Х-хромосоме встречаются реже, чем на остальных хромосомах (аутосомах). Этот факт можно объяснить по-разному. Он может означать, что в гибридизации принимали участие со стороны сапиенсов в основном женщины, а со стороны денисовцев – мужчины. Или же что между двумя популяциями в то время уже существовала частичная генетическая несовместимость и поэтому естественный отбор впоследствии удалил из папуасского генофонда значительную часть денисовских фрагментов Х-хромосомы (известно, что внутригеномные конфликты сильнее проявляются и потому “заметнее” для отбора, если конфликтующие гены сидят на Х-хромосоме, которая у мужчин присутствует в единственном экземпляре – и поэтому все проблемы, какие в ней есть, немедленно проявляются в фенотипе). Последующие исследования подтвердили именно вторую версию.

Итак, в 2012 году стал известен геном одного представителя странной популяции, о которой не было практически никаких дополнительных сведений. Что можно узнать о неведомых людях по одному тщательно прочтенному геному? Как выяснилось, не так уж мало.

Например, удалось оценить численность популяции, родной для той девочки. Для этого нужно было понять, насколько близки по геномам были ее родители. Если родители

генетически мало отличались друг от друга, то у их дочери аллели большинства генов окажутся одинаковыми, а если они различались сильно, то их родительский генетический вклад был более разнообразным – и тогда многие аллели в парных хромосомах девочки должны различаться (это называют высоким уровнем гетерозиготности).

Уровень гетерозиготности денисовской девочки оказался впятеро ниже, чем у современных африканцев, вчетверо ниже, чем у современных европейцев и азиатов, и почти втрое ниже, чем у южноамериканских индейцев каритиана, которые отличаются крайне низким уровнем гетерозиготности. Иными словами, родители денисовской девочки генетически мало отличались друг от друга.

Теоретически это может означать одно из двух. Либо родители девочки приходились друг другу очень близкими кровными родственниками, чуть ли не братом и сестрой, и унаследовали большие идентичные участки генома от недавних общих предков. Второй вариант – они происходили из разных семей и не имели недавних общих предков, но вся популяция, к которой они принадлежали, была такой маленькой, что ее члены волей-неволей должны были в течение многих поколений скрещиваться с не очень дальними родственниками. Общий уровень генетического разнообразия в такой популяции должен быть низким.

Как различить эти две ситуации? Имея качественный геном, это сделать нетрудно. В первом случае в геномах родителей девочки должны были присутствовать очень длинные абсолютно идентичные участки, а у самой девочки – длинные участки полной гомозиготности. Во втором случае идентичные участки в родительских геномах должны были быть многочисленными, но короткими (потому что они были получены от довольно давних общих предков и успели искрошиться из-за кроссинговера). Соответственно, у девочки во втором случае не должно быть очень длинных непрерывных участков полной гомозиготности, а немногочисленные гетерозиготные сайты должны быть рассеяны по геному более или менее хаотично.

В геноме денисовской девочки нет длинных гомозиготных фрагментов. Следовательно, дело тут не в браке между членами одной семьи (как в случае “алтайского неандертальца” *Denisova* 5, см. раздел “Геном алтайского неандертальца” в главе 3), а

в *крайне низком уровне генетического разнообразия популяции денисовцев.* Отсюда следует, что популяция была малочисленной.

Но это еще далеко не все, на что способна современная сравнительная геномика. Существуют статистические методы, позволяющие на основе анализа одного-единственного генома оценить изменения численности популяции в прошлом (*Li, Durbin,* 2011). Идея состоит в следующем. Взяв геном любого человека, состоящий из материнской и отцовской половин, можно подсчитать число отличающих их мутаций. Так мы поймем, насколько геном матери отличался от генома отца. Ту же операцию можно проделать по отдельности для каждого небольшого фрагмента генома. Потом для каждого фрагмента по числу различий в двух половинах можно оценить время существования общего предка. Не предка “вообще”, а предка именно для данного фрагмента генома. То есть человека, от которого мать и отец обладателя изучаемого генома унаследовали именно этот фрагмент. Получится множество предковых фрагментов и у каждого свое время существования, так что в результате будет диапазон датировок плюс количество предков для каждого временного интервала. Чем больше общих предков в том или ином временном интервале, тем меньше в то время была популяция, и наоборот: чем меньше предковых фрагментов пришлось на какое-то время, тем больше была популяция в тот период. Ведь в маленькой популяции будет увеличена вероятность того, что два случайно выбранных генома являются близкими потомками одного и того же прародителя. Поэтому если на частотном распределении числа общих предков появляется пик, то есть наблюдается “сгущение” предков в какой-то период времени, то можно смело утверждать, что численность популяции тогда была совсем небольшой, популяция проходила через бутылочное горлышко. Например, у современных внеафриканских сапиенсов такой пик приходится на период 90–50 тыс. лет назад – в это время небольшая группа мигрантов из Африки выбралась на просторы Евразии, чтобы дать начало современному населению Евразии, Австралии и Америки.

Применив этот подход к геному денисовской девочки, ученые пришли к выводу, что численность предков современных людей и предков денисовцев в глубокой древности (более 500 тыс. лет назад) менялась синхронно. Очевидно, это была одна и та же, еще не разделившаяся популяция. Позже,

примерно 250–125 тыс. лет назад, численность сапиенсов (наших непосредственных предков, которые тогда еще жили только в Африке) стала быстро расти, а предков денисовцев – напротив, сократилась и оставалась небольшой вплоть до эпохи, когда жила денисовская девочка.

Есть и другой подход, позволяющий оценить численность популяции денисовцев. Если денисовцы действительно были малочисленнее древних сапиенсов, это должно было отразиться на эффективности действовавшего на них отбора. Известно, что в маленьких популяциях естественный отбор хуже справляется с отбраковкой слабовредных мутаций (об этом рассказано в нашей книге “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”). Слабовредных мутаций много среди значимых (несинонимичных) нуклеотидных замен в белок-кодирующих генах. Синонимичные замены, как правило, нейтральны. Поэтому эффективность очищающего отбора можно оценить по соотношению значимых и незначимых нуклеотидных замен. Слабый очищающий отбор должен приводить к ускоренному накоплению значимых замен. Следовательно, если денисовцы были малочисленнее сапиенсов, то у первых доля значимых замен (имеются в виду значимые отличия, например, от шимпанзе) должна быть выше, чем у вторых. Так и оказалось: у денисовцев отношение значимых замен к незначимым в белок-кодирующих последовательностях в 1,5–2,5 раза выше, чем у сапиенсов. Этот результат служит дополнительным свидетельством в пользу низкой численности популяции денисовцев.

Неандертальцы, судя по всему, тоже не были многочисленной расой, по крайней мере на поздних этапах своего существования. Похоже, предки неандертальцев и денисовцев, выйдя из Африки и расселившись по Старому Свету, не очень-то процветали. Их было мало, они жили мелкими разрозненными группами, женились на близких родственниках (как родители *Denisova* 5) и практиковали каннибализм (книга 1, глава 5, раздел “Людоеды”). Уже только за счет своей малочисленности неандертальцы и денисовцы проигрывали сапиенсам заочную эволюционную гонку. Ведь в маленьких популяциях отбор работает не так эффективно, как в больших: в маленьком генофонде полезные мутации накапливаются медленнее, а вредные – быстрее. Хуже того, в маленьких обществах нет условий для быстрой культурной эволюции. Полезные знания в них медленнее накапливаются и

чаще теряются (об этом мы поговорим подробнее в заключительной главе).

Тем временем предки сапиенсов в Африке плодились, набирались ума и культуры, развивали мозг. И когда они вышли оттуда и устремились на просторы Евразии, то и тут продолжали процветать. Быть может, они едва замечали жалкие группки “выродков”, попадавшихся им кое-где на новых территориях и вскоре исчезавших бесследно. Однако эпизодическая гибридизация все же случалась. Пожалуй, удивительно здесь не то, что она случалась, а то, что случалась столь редко. Это указывает на существование каких-то серьезных репродуктивных барьеров.

Денисовцы жили в Тибете 160 тысяч лет назад

Вплоть до 2019 года почти все, что было известно о денисовцах, основывалось на древней ДНК из немногочисленных зубов и мелких косточек, найденных в одном-единственном месте – в Денисовой пещере на Алтае. Многие специалисты предполагали, что денисовцы жили не только в окрестностях Денисовой пещеры, а были широко распространены. Иначе как объяснить значительную примесь денисовских генов у папуасов? Или присутствие в геномах современных восточноазиатов следов гибридизации как минимум с двумя генетически различающимися популяциями денисовцев, а в геномах папуасов – с одной из этих двух и еще с какой-то третьей (см. раздел “Предки азиатов скрещивались с несколькими разными популяциями денисовцев” в главе 6)? Кроме того, у денисовцев был обнаружен особый аллель (вариант гена *EPAS*1), указывающий на адаптацию к высокогорью и распространенный у современных тибетцев (которые его от денисовцев, по-видимому, и унаследовали; подробнее об этом см. в разделе “Зачем нам гены вымерших видов?” в главе 6). Но Денисова пещера находится лишь в 700 метрах над уровнем моря – это не повод для развития высокогорных адаптаций.

Тем не менее все аргументы в пользу широкого распространения денисовцев в разных регионах Азии, включая высокогорные области, оставались косвенными, а единственной точкой, где присутствие денисовцев было доказано точно, оставалась Денисова пещера.

Статья девятнадцати палеоантропологов и палеогенетиков из семи стран, опубликованная в 2019 году, радикально изменила эту ситуацию (*Chen et al.,* 2019). Был описан обломок нижней челюсти из карстовой пещеры Байшья, расположенной в уезде Сяхэ на северо-востоке Тибетского нагорья. Высота пещеры над уровнем моря – 3280 метров.

Правую половинку человеческой челюсти с двумя сохранившимися молярами, известную как “челюсть из Сяхэ” (илл. VIII на цветной вклейке), нашел в 1980 году некий буддийский монах. Он преподнес находку своему учителю,

“живому Будде”, а тот впоследствии передал ее в Университет Ланьчжоу.

В 2010 году китайские археологи начали изучать окрестности пещеры. Разрешение на раскопки в самой пещере, которая является буддийским святилищем, им удалось получить лишь в 2016 году, а широкомасштабные раскопки начались еще два года спустя. Вскоре были найдены каменные орудия и кости животных со следами обработки. Кроме того, стало ясно, что стоянки древних людей располагались не только в пещере, но и в ее окрестностях под открытым небом. По-видимому, доисторические люди долго жили в этом высокогорном районе и чувствовали себя там вполне вольготно.

Ученые так и не узнали, в какой именно точке пещеры была найдена челюсть. Но это не помешало определить возраст находки. Уран-ториевое датирование трех фрагментов отложившейся на челюсти карбонатной корки показало, что она сформировалась примерно 160 тыс. лет назад – в эпоху предпоследнего (рисского) оледенения. Надежность датировки подтверждается тем, что возраст трех проб, взятых с разных участков челюсти, оказался сходным (164,5 ± 6,2, 155 ± 15 и 163 ± ± 10 тыс. лет).

Таким образом, люди поселились на Тибетском нагорье как минимум на 120 тыс. лет раньше, чем считалось до сих пор[16].

Но кем были эти древнейшие горцы – неандертальцами, денисовцами, сапиенсами, реликтовыми эректусами или представителями какой-то доселе неизвестной ветви человеческого рода? Надежный ответ на этот вопрос могла бы дать древняя ДНК. Однако в челюсти из Сяхэ она не сохранилась (по крайней мере, в количестве, достаточном для обнаружения современными методами). Это общая проблема палеоантропологических находок, происходящих из районов с теплым климатом. В наши дни в Тибете даже на высоте 3300 метров гораздо теплее, чем на Алтае на высоте 700 метров, и эта разница, по-видимому, сохранялась в периоды оледенений.

К счастью, палеогенетики недавно усовершенствовали метод идентификации ископаемых костей по остаткам коллагенов – наиболее распространенных белков в человеческом организме, которые к тому же очень медленно разлагаются. Поэтому вероятность сохранения этих белков в костях крайне высока, выше, чем ДНК. С помощью этого метода в 2016 году было показано, что человеческие кости

из Грот-дю-Рен, ассоциированные с шательперонской культурой (книга 1, глава 5, раздел “А все-таки их мозг рос иначе”, подраздел “Неандертальская душа и дорога слез”), принадлежали неандертальцам (*Welker et al.,* 2016). Разработавшие этот метод ученые из Института эволюционной антропологии Общества Макса Планка в Лейпциге – Фридо Уэлкер, его научный руководитель Жан-Жак Юбле и их коллеги – присоединились к команде китайских археологов, изучающих челюсть из Сяхэ. С таким коллективом профессионалов стало возможным то открытие, о котором пойдет речь.

Из дентина зубов (но не из самой челюстной кости) удалось извлечь фрагменты молекул древнего коллагена. Точнее, восьми разных коллагенов: COL1α1, COL1α2, COL2α1, COL3α1, COL5α1, COL5α2, COL9α1 и COL11α2. Древние белки отделялись от современных загрязнений несколькими способами, в том числе – по характерным химическим изменениям, происходящим при деградации белков (таким как дезамидирование глутамина и аспарагина и спонтанный гидролиз, ведущий к фрагментации белковых молекул). Для выделенных древних коллагенов определялась аминокислотная последовательность.

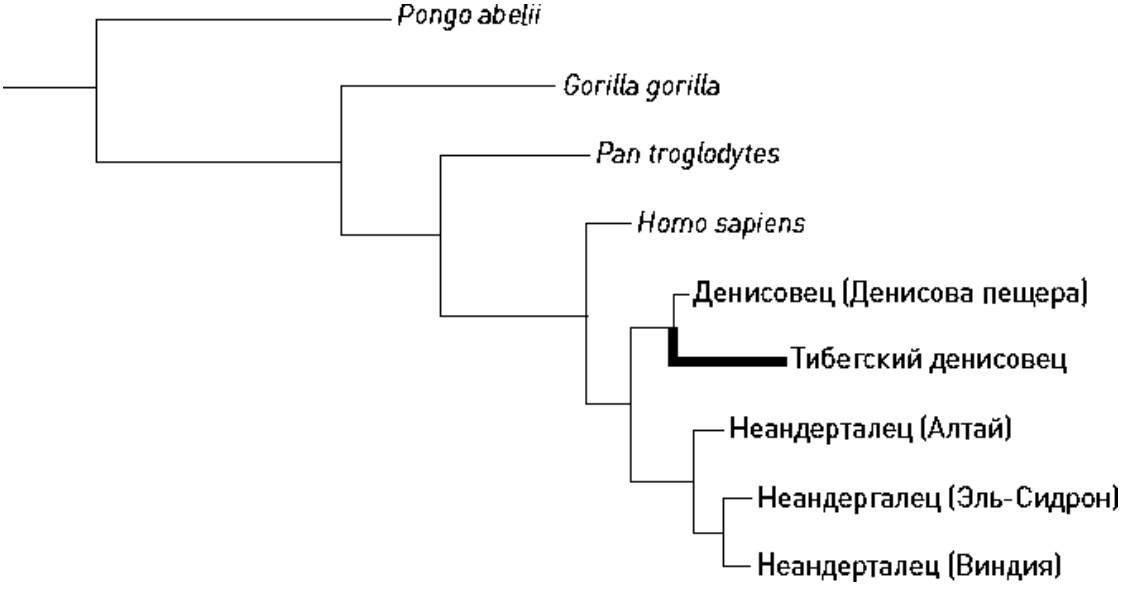


Рис. 4.2. *Филогенетическое дерево гоминид, основанное на аминокислотных последовательностях шести коллагенов. Видно, что древний тибетец ближе всего к денисовцам из Денисовой пещеры. Рисунок также показывает, что имеющихся коллагеновых фрагментов достаточно для правильной реконструкции родственных связей гоминид*

(потому что дерево, построенное по фрагментам шести коллагенов, имеет правильную топологию, подтверждаемую полногеномными данными). По рисунку из Chen et al., 2019.

В итоге удалось надежно реконструировать значительную часть (от 2 до 61 %) аминокислотной последовательности шести из восьми древних коллагенов. Этих данных оказалось достаточно, чтобы определить место обладателя челюсти из Сяхэ на филогенетическом дереве. Необходимые для построения дерева аминокислотные последовательности соответствующих коллагенов для других гоминид, в том числе ископаемых – неандертальцев и денисовцев, были вычислены на основе имеющихся геномных данных (рис. 4.2).

Оказалось, что древний обитатель Тибета образует на дереве единую ветвь с денисовским человеком из алтайской пещеры. Проще говоря, древний тибетец оказался денисовцем! Это главный результат исследования, из которого следует несколько важных выводов.

Во-первых, стало ясно, что популяции древних *Homo* уже в среднем плейстоцене могли адаптироваться к суровым условиям высокогорья. До сих пор считалось, что на такое способны только сапиенсы.

Во-вторых, наконец выяснилось, почему у денисовцев распространился вариант гена *EPAS*1, помогающий справляться с гипоксией и много позже пригодившийся проникшим в Тибет сапиенсам, – денисовцы действительно жили высоко в горах, так что этот генетический вариант был им полезен.

В-третьих, мы в одночасье получили больше информации о морфологии денисовцев, чем за предшествующие годы изучения находок из Денисовой пещеры. До сих пор мы мало что могли сказать по этому поводу сверх того, что у денисовцев были очень большие зубы. Теперь же в распоряжении антропологов оказалась целая половина нижней челюсти с двумя молярами – кладезь морфологической информации! Челюсть из Сяхэ отличается массивностью и архаична по своей форме. В частности, она лишена подбородочного выступа – яркой отличительной особенности *Homo sapiens*. По некоторым морфометрическим характеристикам она отличается от челюстей эректусов и неандертальцев. Исключительно крупные моляры со сложной окклюзионной (жевательной) поверхностью подтверждают близость человека из пещеры Байшья к

алтайским денисовцам. По форме зубной дуги тибетский денисовец напоминает некоторых ранних сапиенсов, а также поздних эректусов и гейдельбергских людей. При этом он сильно отличается от типичных эректусов, неандертальцев и поздних сапиенсов.

В-четвертых, новые данные по морфологии денисовцев позволяют переосмыслить некоторые находки, сделанные ранее. Из сопоставимых по возрасту восточноазиатских находок челюсть из Сяхэ больше всего похожа на недавно обнаруженную на Тайване челюсть *Penghu* 1 (*Chang et al.,* 2015). Возраст тайваньской челюсти определен лишь приблизительно, он лежит в интервале от 10 до 190 тыс. лет. Важный общий признак этих двух челюстей – полное отсутствие каких-либо намеков на третий моляр (“зуб мудрости”), для которого просто нет места (см. илл. VIII). Они сходны также по строению корней зубов и некоторым другим признакам. Естественно, напрашивается предположение, что тайваньская челюсть тоже принадлежит денисовскому человеку. Это может оказаться справедливым и для других спорных китайских находок, таких как фрагменты черепа из Суйцзияо (возраст 60–125 тыс. лет, объем мозга примерно как у современных сапиенсов).

Антропологи давно подозревали, что в коллекциях китайских археологов уже есть немало материала по денисовцам. Вот только доказать это до сих пор нельзя было, потому что, как уже говорилось, в находках из теплых стран ДНК обычно не сохраняется. Но теперь, вооружившись новым методом идентификации ископаемых костей по остаткам коллагенов, исследователи смогут проверить эту гипотезу. Так что в ближайшем будущем мы можем рассчитывать на новые интересные открытия, проливающие свет на историю заселения Азии различными видами людей. Это можно назвать пятым важным следствием обсуждаемой работы.

Данные по метилированию ДНК позволили воссоздать облик денисовского человека

Когда у ученых от всего денисовского племени была лишь одна косточка и один как следует прочитанный геном, то даже на таком более чем скудном материале были предприняты смелые попытки представить внешность этих людей. Как выглядела та девочка? Некоторые черты ее внешности удалось реконструировать. В геноме человека известны полиморфные нуклеотидные позиции (где у разных индивидов могут стоять разные нуклеотиды), по которым можно судить о таких фенотипических признаках, как цвет кожи, волос и глаз. Если соотношение между этими генетическими вариантами и внешними признаками у денисовцев было таким же, как у сапиенсов (что весьма вероятно, хотя и не известно наверняка), то девочка из Денисовой пещеры была брюнеткой с карими глазами и смуглой кожей без веснушек. Вот, пожалуй, и все. Но ученые на этом не остановились.

Научиться сколько-нибудь точно предсказывать фенотип по генотипу – важнейшая задача, стоящая перед современной биологией. Ее решение откроет прямо-таки фантастические перспективы перед медицинской генетикой, генной инженерией и другими дисциплинами – как теоретическими, так и самыми что ни на есть практическими. К сожалению, науке до этого еще далеко. Даже имея полный, качественно отсеквенированный геном, мы не так уж много можем сказать о фенотипе его обладателя.

Отдельные признаки, лежащие, что называется, на поверхности, – тот же цвет глаз, волос или кожи – еще кое-как можно реконструировать по характерным белок-кодирующим генам. Однако большинство интересных признаков (включая признаки скелета, такие как форма черепной коробки, размер зубов или пропорции костей таза) определяются не столько аминокислотными последовательностями отдельных белков, сколько нюансами регуляции активности (экспрессии) множества разных генов. Эти нюансы, в свою очередь, зависят от сложных сетей межгенных взаимодействий, чьи хитросплетения пока никто не умеет надежно расшифровывать, имея на руках лишь нуклеотидную последовательность генома.

Теоретически задача должна быть решаемой – и когда-нибудь наука, будем надеяться, к этому придет. Но не сегодня и не завтра.

Однако можно поискать окольные пути. Например, было бы просто прекрасно, если бы удалось измерить уровень экспрессии генов в той же фаланге мизинца *Denisova* 3, из которой извлекли полный геном. Ведь уровень экспрессии – это некое приближение к оценке итогового результата работы всего запутанного клубка регуляторных взаимодействий. Чтобы измерить экспрессию, нужно было бы выделить из мизинца древнюю РНК. Вот только РНК разрушается еще быстрее, чем ДНК, и поэтому у нее меньше шансов сохраниться в древних костях. А ведь для оценки уровней экспрессии генов необходимо сравнивать количества молекул РНК, считанных с разных генов. Так что напрямую оценить экспрессию генов у древних гоминид на данный момент невозможно. И вряд ли когда-нибудь будет возможно. Впрочем, кто знает, от этих палеогенетиков всего можно ждать.

Но и здесь есть окольный путь, который палеогенетики недавно начали разведывать. Один из способов регуляции активности генов – это метилирование, присоединение метильной группы к цитозинам в промоторных областях генов, то есть там, откуда начинается считывание. Как правило, если у гена к промотору присоединено много метильных групп, то активность гена резко снижается[17]. И мы можем посмотреть, какие цитозины в геноме метилированы, а какие нет. Это уже даст важную информацию об активности генов.

К счастью, метилирование цитозинов оставляет в древней ДНК различимые следы. Дело в том, что обычные, неметилированные цитозины в ходе посмертной деградации ДНК имеют обыкновение превращаться в урацилы, а метилированные – в тимины. На этой основе Давид Гохман из Еврейского университета в Иерусалиме и его коллеги из Израиля, Германии и Испании разработали метод реконструкции *метиломов* – профилей метилирования геномов ископаемых гоминид (*Gokhman et al.,* 2014).

В исследовании, результаты которого были опубликованы в сентябре 2019 года в журнале *Cell* (*Gokhman et al.,* 2019), ученые использовали метилом денисовского человека для реконструкции его облика (илл. IX на цветной вклейке). Метод, который они для этого разработали (рис. 4.3), основан на

допущении, что фенотипические изменения, вызываемые сильным метилированием промотора, похожи на те, что возникают в результате мутаций, нарушающих работу данного гена или вовсе выводящих его из строя. Это правдоподобное допущение, потому что в обоих случаях функциональность соответствующего белка резко снижается.

В работе использовались метиломы денисовца (все той же девочки *Denisova* 3), двух неандертальцев (алтайского из Денисовой пещеры и хорватского из пещеры Виндия), пяти древних сапиенсов, живших от 45 до 7,5 тыс. лет назад, а также метиломы *костей* (это важно, ведь в разных тканях профили метилирования различаются!) пяти шимпанзе и пятидесяти пяти современных людей.

Первый этап исследования состоял в выявлении участков генома, уровень метилирования которых четко различается у разных видов (DMR, *Differentially Methylated Regions*). Учитывались только те участки, уровень метилирования которых мало зависит от возраста, пола, состояния здоровья и типа кости, а зависит только от видовой принадлежности. Такие DMR с большой вероятностью отражают именно эволюционные (а не возрастные, половые, тканеспецифичные или средовые) изменения уровня метилирования. Кроме того, рассматривались только самые сильные изменения. Отобранные для анализа участки должны были включать не менее 50 цитозинов, подходящих для метилирования (метилируются обычно цитозины, стоящие в ДНК перед гуанинами), и различаться у разных видов как минимум на 50 процентных пунктов: например, 80 % метилированных цитозинов у одного вида и лишь 30 % у другого. Для сравнения: колебания параметров среды обычно меняют уровень метилирования тех или иных участков генома не более чем на 10 %. Наконец, из всех DMR, удовлетворяющих этим условиям, для дальнейшего анализа были выбраны те, что расположены в промоторных областях белок-кодирующих генов (на расстоянии от 1 до 5 тысяч пар оснований от точки начала транскрипции), поскольку известно, что метилирование цитозинов именно на этих участках сильнее всего коррелирует с экспрессией гена.

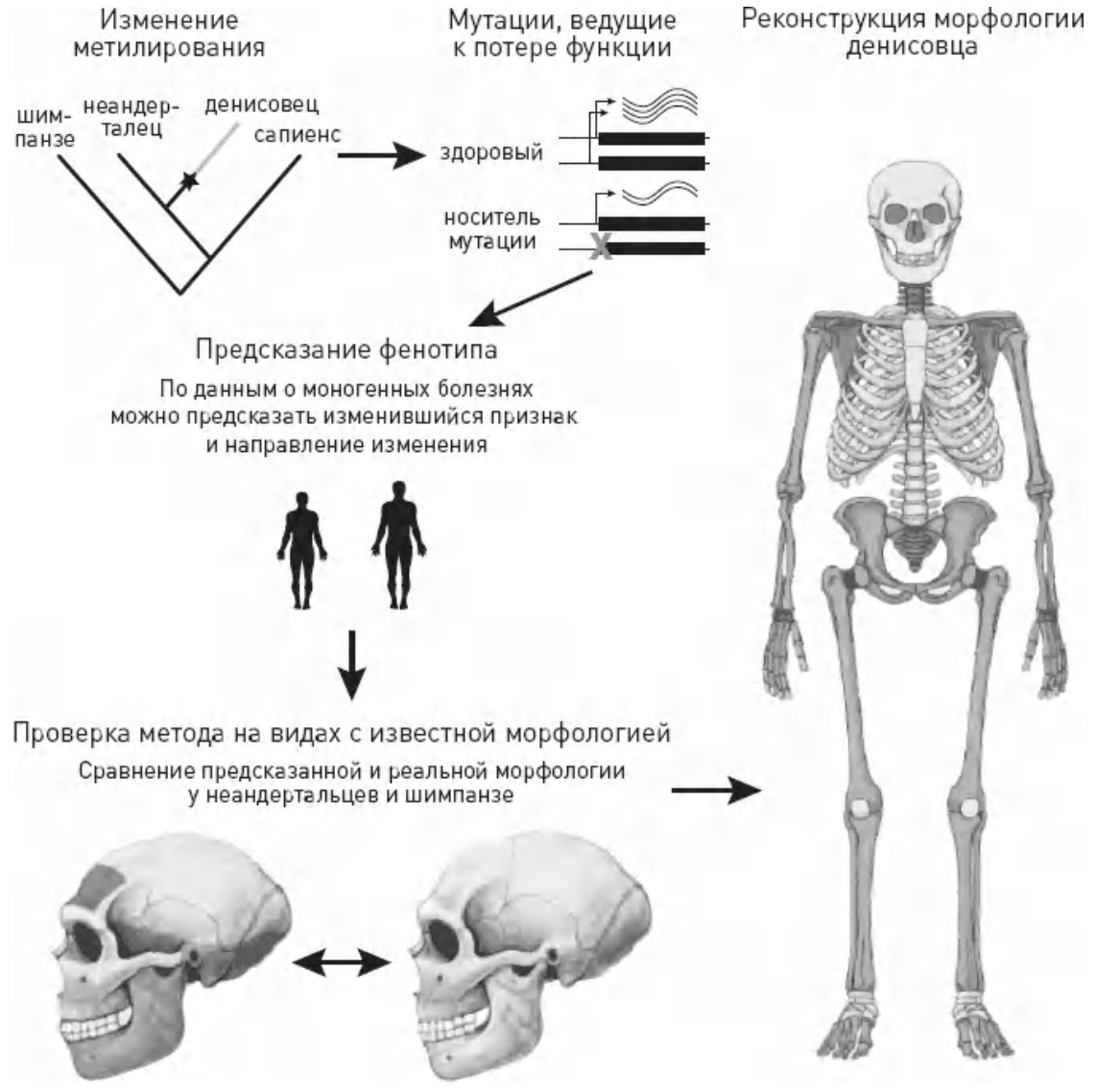


Рис. 4.3. *Метод реконструкции фенотипа по данным о метилировании промоторных областей генов. Сначала выявляются гены, в промоторных областях которых у интересующего нас вида – в данном случае у денисовца – сильно изменился уровень метилирования по сравнению с ближайшими родственниками (неандертальцами и сапиенсами). Затем на основании данных по современным людям – носителям мутаций, выводящих данный ген из строя, делаются выводы, к каким фенотипическим изменениям могло привести изменение метилирования. При этом учитывается, что гиперметилирование промотора обычно ведет к снижению экспрессии гена, поэтому фенотипический эффект может быть похож на эффект мутации, ведущей к потере функции. Разработанный метод испытывается на видах с известной морфологией (неандертальцах и шимпанзе) и, наконец,*

используется для реконструкции морфологии денисовца. По рисунку из Gokhman et al., 2019.

После применения всех фильтров в изучаемой выборке DMR осталось 154 участка, уникальных для современных людей (то есть метилирование которых изменилось у сапиенсов по сравнению с другими гоминидами), 171 – метилирование которых изменилось у общих предков неандертальцев и денисовцев после их отделения от сапиенсов, 113 – специфичных для неандертальцев, 55 – специфичных для денисовцев, а также 2031 – по которым шимпанзе отличаются от всех видов людей. Для подавляющего большинства генов, в промоторах которых находятся отобранные DMR и по которым есть данные о корреляции между метилированием и экспрессией, эта корреляция отрицательна, то есть гиперметилирование соответствует пониженной экспрессии или полному отключению гена, а гипометилирование – высокой активности гена. Исключения из этого правила существуют, и они учитывались исследователями при разработке метода.

Чтобы на основании данных по DMR предсказывать морфологию, ученые использовали базу данных HPO (*Human Phenotype Ontology*), где содержится самая надежная и полная на сегодняшний день информация о том, как вредные мутации, ведущие к потере функции белка, сказываются на фенотипе. Из базы HPO были выбраны только те фенотипические изменения, которые, во-первых, затрагивают скелет, а во-вторых, имеют направленность. Например, “нарушение развития тазовых костей” не подходит под это условие, потому что не имеет направленности, а “укороченные подвздошные кости” – подходят. Всего в базе HPO удалось найти данные по 815 направленным изменениям скелета, которые наблюдаются у людей при поломке того или иного гена.

Эти данные опробовали на “предсказании” фенотипов двух видов с уже известной морфологией – неандертальцев и шимпанзе. Казалось бы, метод просто не может работать, ведь он основан на невероятно смелых допущениях и упрощениях! Тем не менее реконструкции шимпанзе и неандертальцев получились удивительно похожими на реальные. Например, неандертальцы отличаются от сапиенсов, как подсчитали авторы, по 107 признакам строения скелета. По метилому удалось “предсказать” больше половины (62) из этих

отличительных признаков. В 46 случаях из 62 удалось предсказать не только сам признак, по которому неандертальцы отличаются от сапиенсов, но и направленность различий, причем в 36 случаях – правильно. Примерно такие же результаты получились и для шимпанзе.

Таким образом, метод оказался довольно эффективным, что вообще-то странно, учитывая, что метилирование промоторов – хотя и важный, но далеко не единственный способ регуляции активности генов. Отчасти успех может объясняться тем, что разные способы такой регуляции (включая метилирование ДНК, модификации гистонов и прикрепление регуляторных белков – факторов транскрипции – к регуляторным участкам ДНК) часто действуют согласованно, так что по одним признакам, указывающим на повышенную или пониженную активность гена, можно судить и о других. Иными словами, если мы видим, что у гена гиперметилирован промотор, то можно ожидать, что найдутся и другие признаки снижения активности гена, если их поискать.

Убедившись, что метод работает, ученые использовали его для реконструкции морфологии денисовского человека. Удалось выявить 56 отличий денисовцев (точнее, одного денисовца – все той же девочки *Denisova* 3) от неандертальцев и (или) современных людей. Направленность различий была предсказана в 32 случаях. Результаты по 18 признакам строения черепа (и 23 отличиям) суммированы на рисунке 4.4.

Получилось, что по большинству признаков, отличающих денисовца от современных людей, денисовцы были сходны с неандертальцами (мощные челюсти, низкий череп с широким основанием, низкий лоб, толстая зубная эмаль, широкий таз, крупная грудная клетка, расширенные кончики пальцев). При этом у денисовцев, в отличие от сапиенсов и неандертальцев, увеличен размер головки нижней челюсти, ширина черепа в теменной части и длина зубной дуги (последний факт согласуется с тем, что найденные денисовские зубы действительно очень крупные).

Когда это исследование было уже выполнено и статья проходила рецензирование, стали известны новые данные о тибетской челюсти, которая, как выяснилось, принадлежала денисовскому человеку (см. раздел “Денисовцы жили в Тибете 160 тысяч лет назад” выше). До этого момента из морфологически информативных денисовских образцов в

распоряжении ученых имелись только зубы. Тибетская находка дала возможность проверить предсказания, связанные с четырьмя признаками нижней челюсти. Поскольку денисовец сравнивался по этим признакам с двумя другими видами (неандертальцами и сапиенсами), всего получается восемь предсказаний. Из них подтвердилось семь, что можно считать очень хорошим результатом. Единственное неподтвердившееся предсказание касается ширины “подбородка” (нижней челюсти в ее передней части): по метилому получилось, что денисовцы по этому признаку не отличаются от неандертальцев, а тибетская находка показала, что у денисовцев челюсть шире. Конечно, нужно иметь в виду, что тибетский денисовец имел полное право чем-то отличаться от денисовской девочки – как-никак он жил в другом регионе и на целую сотню тысячелетий раньше.

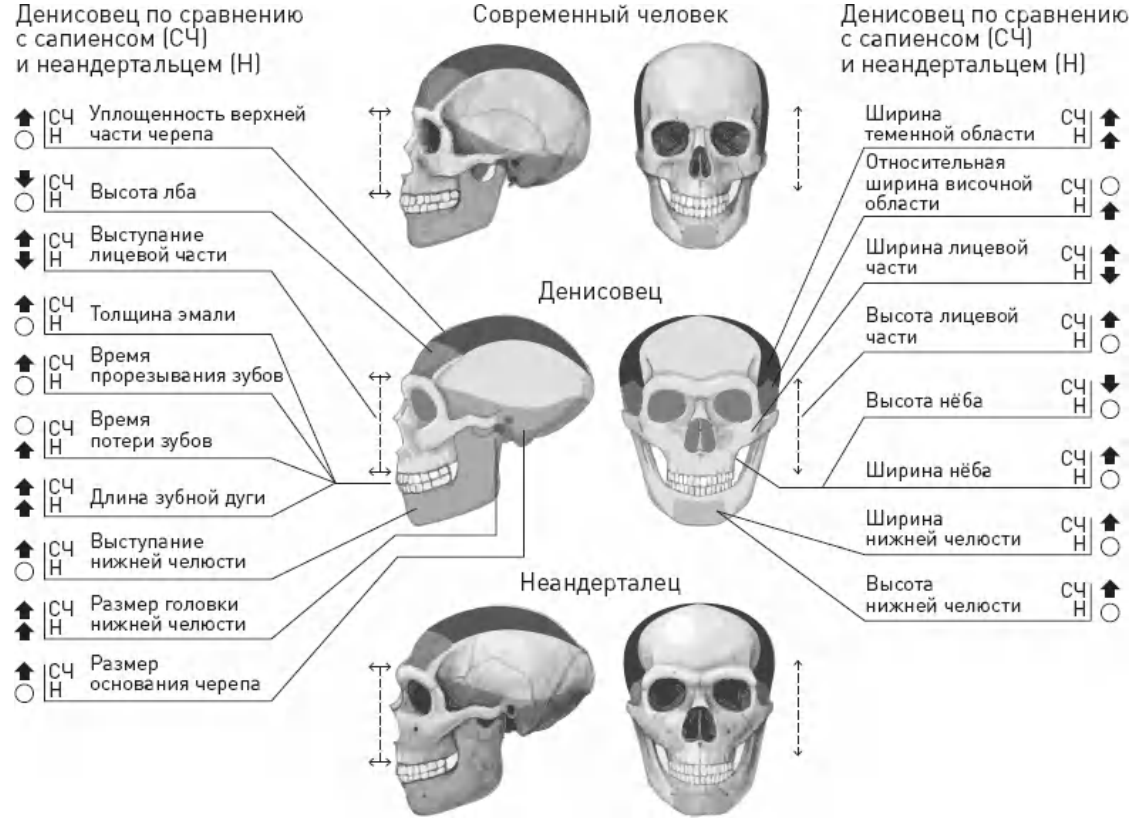


Рис. 4.4. *Реконструкция черепа денисовского человека. Оттенками темно-серого цвета показаны реконструированные участки черепа и соответствующие им части черепов современного человека и неандертальца. Толстые стрелки, направленные вверх, означают, что данный признак у денисовца развит сильнее, чем у сапиенсов или неандертальцев (для прорезывания и утраты зубов это*

означает более раннее время), а направленные вниз – наоборот. Кружки означают отсутствие различий. Например, лоб у денисовца был ниже, чем у сапиенса, а от неандертальца по этому признаку отличий не было. По рисунку из Gokhman et al., 2019.

Получившаяся реконструкция особенностей скелета денисовского человека сильно напоминает некоторые спорные находки из Китая. Особенно много “денисовских” признаков у двух описанных в 2017 году черепов из Сюйчана возрастом от 100 до 130 тыс. лет (*Li et al.,* 2017). Для тех частей черепа, которые сохранились у экземпляров из Сюйчана, по метилому предсказано семь отличий денисовцев от сапиенсов. Все эти семь отличительных особенностей (включая ширину теменной области, большую, чем у сапиенсов и неандертальцев) наличествуют у черепов из Сюйчана. Так что эти черепа с большой вероятностью принадлежат денисовцам.

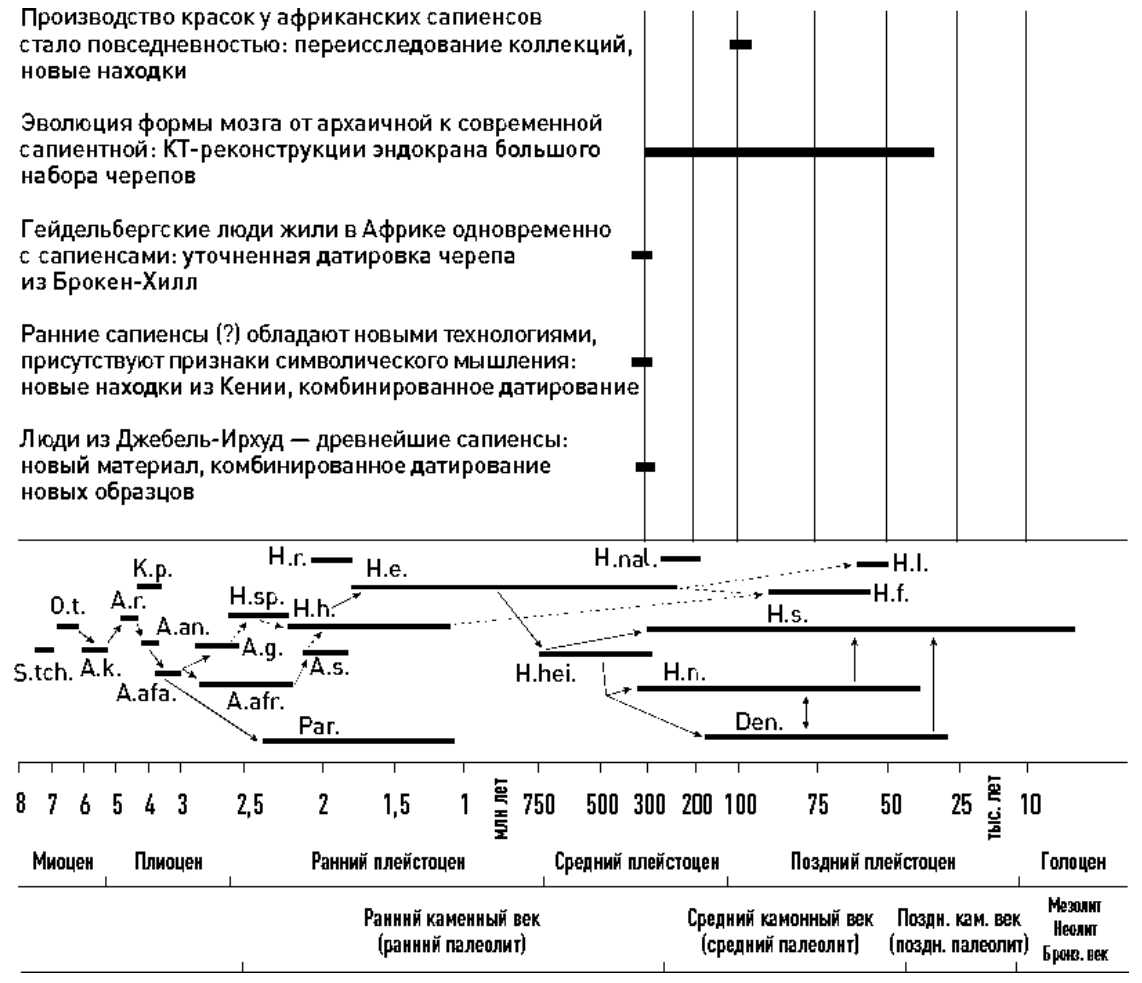
Существенным ограничением предложенного метода реконструкции фенотипа по метилому является то, что он дает только качественные, но не количественные предсказания: можно предсказать, что какой-то признак будет выражен сильнее или слабее, но нельзя сказать насколько. Кроме того, во многих случаях даже направленность различий не удается предсказать, потому что метилирование разных генов, влияющих на один и тот же признак, направляет изменения в разные стороны – и никто не знает, какой из эффектов сильнее. Ничего нельзя сказать и о тех признаках, для которых пока нет данных о связи с какими-либо конкретными генами.

Что касается достоверности реконструкции денисовской морфологии, нужно помнить, что данные по метилому есть пока только для одного денисовца. Поэтому нельзя сказать наверняка, какие из реконструированных особенностей скелета характеризуют только девочку *Denisova* 3, а какие – всю денисовскую популяцию. Но все же есть основания полагать, что кое-какие предсказания справедливы для всех денисовцев. Во-первых, известно, что если мы возьмем случайно выбранного неандертальца и найдем у него какой-нибудь признак, по которому он отличается от всех сапиенсов, то в большинстве случаев этот признак позволит отличить от сапиенсов и всех остальных неандертальцев. Во-вторых, анализ был основан на участках генома, уровень метилирования

которых в костях современных людей практически не зависит от возраста, пола, состояния здоровья и внешних воздействий и примерно одинаков у всех сапиенсов. Поэтому мы вправе надеяться, что степень метилирования этих участков у денисовцев тоже не зависела от всего перечисленного и что у других денисовцев она была примерно такой же, как у *Denisova* 3.

Еще одно интересное наблюдение состоит в том, что среди генов, чьи мутации связаны с известными наследственными болезнями человека, обнаруживается неожиданно много таких, которые как-то влияют на фенотипические признаки, недавно подвергавшиеся эволюционным изменениям. Показательно, что для морфологических отличий сапиенсов от неандертальцев в медицинских базах данных удалось найти “подходящие” гены в 70 % случаев (для 75 признаков из 107), тогда как для отличий человека от шимпанзе – только в 41 % случаев (для 83 признаков из 201). Возможно, это значит, что сбои в работе генов, недавно подвергавшихся действию отбора, с большей вероятностью приводят к медицинским проблемам по сравнению с генами, которые давно не подвергались эволюционным изменениям. Это согласуется с идеей о том, что стабилизирующему отбору нужно время, чтобы обеспечить устойчивость работы систем, подвергшихся действию движущего отбора. Те наши части и свойства, что развились недавно, – самые хрупкие.

Глава 5
Тем временем в Африке



Две предыдущие главы мы посвятили неандертальцам и денисовцам – древним обитателям Евразии, нашим дальним-предальним кузенам. Пора нам вернуться на родину человечества, в Африку, где тем временем происходили события, для нас еще более важные: там шло становление нашего вида, *Homo sapiens*. Уже 300 тыс. лет назад наши африканские предки напоминали нас внешне и проявляли признаки символического мышления. Их мозг, как и мозг неандертальцев, увеличивался в размерах, однако его развитие пошло в другом направлении. Если у ранних сапиенсов мозг сохранял удлиненную форму, свойственную общим предкам, то у поздних сапиенсов он округлился за счет роста теменных долей и мозжечка, а у неандертальцев тем временем удлинялась затылочная часть. Эволюционные пути африканского и

евразийского человечества разошлись. При этом культурное развитие у сапиенсов, похоже, шло чуть быстрее. Неандертальцы были, наверное, выносливыми и холодоустойчивыми охотниками, а сапиенсы, вероятно, быстрее оттачивали социальные навыки и художественный вкус. Неандертальцы ни 300, ни 100 тыс. лет назад, насколько мы знаем, еще не помышляли ни о музыке, ни о красках: знаменитая неандертальская “дудочка” из Дивье-Бабе, которая, возможно, все-таки дудочка (*Turk et al.,* 2020), появляется позже, как и первые признаки использования красок. Африканские сапиенсы использовали охру и обменивались ценными предметами уже 300 тыс. лет назад, а 100 тыс. лет назад открывали мастерские по производству красок. Одновременно с ранними сапиенсами, мало отличавшимися от нас сегодняшних, по Африке бродили племена совсем других, странных людей с архаичными чертами – *Homo naledi* с мозгом, как у хабилиса, и родичи родезийского человека, по морфологии тоже годящегося нам с неандертальцами в далекие предки.

Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии Homo sapiens

Местонахождение Джебель-Ирхуд в Марокко было открыто случайно при проведении горных работ. В 1961 году там нашли хорошо сохранившийся череп Ирхуд-1, сочетающий современные (сапиентные) черты с рядом архаичных признаков (илл. X на цветной вклейке). Так, форма мозговой коробки у него удлиненная, низкая – скорее как у неандертальцев и других древних людей, чем как у сапиенсов. Но в лицевой части признаки строения черепа, наоборот, скорее сапиентные, да и картина роста зубов такая же, как у сапиенсов, – с более медленным, чем у других *Homo*, темпом. В ходе последующих раскопок был найден неполный череп Ирхуд-2, пара нижних челюстей, фрагменты посткраниального скелета и каменные орудия, характерные для африканского среднего каменного века. Напомним, что средний каменный век в Африке – это аналог среднего палеолита в Евразии (книга 1, глава 3, раздел “«Анатомически современные люди»”).

Точно определить возраст находок долго не удавалось. Предположительные оценки варьировали от 40 до 160–170 тыс. лет. Между тем он имеет ключевое значение для интерпретации находок. Возраст 40 тыс. лет указывал бы на архаичную, “отсталую” популяцию – скорее всего, тупиковую реликтовую ветвь вроде *Homo naledi*. Однако сопутствующая фауна все же свидетельствовала о более древнем, среднеплейстоценовом времени. Возраст порядка 100–170 тыс. лет поставил бы образцы из Джебель-Ирхуд в один ряд с такими находками, как черепа Омо-1 и Херто, чьи обладатели многими антропологами трактуются как древнейшие из надежно датированных “анатомически современных людей” (книга 1, глава 3). Другие специалисты считают, что черепа из Херто и Омо правильнее относить не к *Homo sapiens*, а к отдельным видам или подвидам (*Homo helmei, Homo sapiens idaltu*), промежуточным между гейдельбергскими людьми и настоящими сапиенсами. Например, Станислав Дробышевский на сайте “Антропогенез.ру” относит и людей из Омо, и людей из Джебель-Ирхуд к виду *H. helmei*.

Впрочем, по ряду признаков люди из Джебель-Ирхуд выглядели архаичнее, чем предположительно одновозрастные или даже более древние Омо и Херто, поэтому их иногда интерпретировали как гибридов древних сапиенсов с неандертальцами либо как архаичную, “пережившую свое время” североафриканскую ветвь ранних сапиенсов.

Исследование большого международного коллектива антропологов, результаты которого были опубликованы в 2017 году в журнале *Nature*, представило людей из Джебель-Ирхуд в принципиально ином свете (*Hublin et al.,* 2017; *Richter et al.,* 2017). Главное достижение состояло в надежном определении возраста находок. Это удалось сделать благодаря новым раскопкам, в ходе которых был обнаружен дополнительный костный материал, находящийся в неповрежденном археологическом слое и включающий еще один фрагментарный череп, почти целую нижнюю челюсть, верхнюю челюсть, несколько костей посткраниального скелета и многочисленные зубы. В том же слое найдены обгорелые кремневые орудия (люди из Джебель-Ирхуд, несомненно, владели огнем), которые удалось датировать термолюминесцентным методом (он позволяет понять, как давно образец в последний раз подвергался сильному нагреву). Возраст орудий получился равным 315 ± 34 тыс. лет. Похожий результат (286 ± 32 тыс. лет) дал комбинированный метод урановых серий и электронного спинового резонанса, который удалось применить к одному из зубов (что несколько менее надежно, чем термолюминесцентное датирование множества кремневых орудий).

Таким образом, люди из Джебель-Ирхуд оказались намного старше, чем считалось. Это придает совершенно другой смысл как их современным чертам, так и архаичным. Теперь эти люди выглядят уже не рядовыми (или скорее слегка отсталыми) современниками других древних сапиенсов или “пресапиенсов”, а самыми древними из надежно датированных представителей *сапиентной эволюционной линии.* В генеалогии неандертальцев такую же позицию занимают люди из Сима-де-лос-Уэсос (см. разделы “Пращуры неандертальцев из Ямы Костей” и “Люди из Ямы Костей в свете палеогенетики” в главе 3).

Этот вывод подтверждается морфологическим анализом костей из Джебель-Ирхуд с учетом новых находок. Анализ подтвердил мнение о мозаичности их морфологии, в которой

примитивные признаки перемешаны с продвинутыми (сапиентными). По строению лицевой части черепа люди из Джебель-Ирхуд полностью попадают в диапазон изменчивости современных людей и сильно отличаются от неандертальцев и гейдельбергских людей, чьи лица были значительно крупнее. Что касается формы мозга (о которой судят по эндокранам), то она у людей из Джебель-Ирхуд довольно архаична и напоминает скорее гейдельбергских людей и эректусов: их мозг удлинен в передне-заднем направлении и не имеет выраженной округлой (глобулярной) формы, характерной для сапиенсов (см. раздел “Важен не только размер мозга, но и его форма” ниже). Получается, что в ходе эволюции наши предки сначала приобрели современные черты лица, а лишь затем – современную форму мозга.

Форма мозга, в свою очередь, отражает относительное развитие его частей. Округлая форма мозга сапиенсов связана с разрастанием теменных и височных долей неокортекса, а также мозжечка. В неандертальской линии после ее отделения от общих с сапиенсами предков тоже имело место разрастание неокортекса, но распределялось по отделам коры оно иначе – и мозжечок не увеличился так заметно, как у сапиенсов. Это может отражать какие-то различия в эволюции когнитивных и моторных функций.

Любопытно, что в неандертальской линии прогрессивные (в данном случае – неандертальские) черты лица тоже, по-видимому, сформировались раньше, чем продвинутые неандертальские особенности мозга (см. раздел “Пращуры неандертальцев из Ямы Костей” в главе 3).

В целом новые данные говорят о том, что люди из Джебель-Ирхуд вполне могут претендовать на роль предков людей, подобных людям из Омо и Херто. Иными словами, их можно рассматривать как переходную форму между *H. heidelbergensis* и ранними сапиенсами. Относить ли их при этом к виду *H. sapiens* или к особому промежуточному виду *H. helmei* – дело вкуса. Эволюция наших предков шла постепенно, как в общем-то и положено эволюции. В книге Дарвина “Происхождение человека и половой отбор”, написанной еще до появления палеоантропологии, есть удивительно точное высказывание на эту тему:

> В ряду форм, нечувствительно переходящих одна в другую от какого-либо обезьянообразного существа

> до человека в его современном состоянии, было бы невозможно точно указать, которой именно из этих форм следует впервые дать наименование “человека”. Но это вопрос весьма маловажный[18].

Впрочем, даже сегодня не все антропологи готовы согласиться с утверждением о “маловажности этого вопроса”, судя по продолжающимся энергичным спорам о видовой принадлежности той или иной косточки. Четкие границы между сменяющими друг друга во времени видами (их называют хроновидами) легко проводятся, пока в палеонтологической летописи много пробелов. А чем пробелов меньше, тем плавнее переходы и тем труднее и неблагодарнее работа таксономиста.

Значение датировки для людей из Джебель-Ирхуд состоит, конечно же, не в том, что “человек разумный стал старше на 100 тыс. лет”, как поспешили сообщить некоторые журналисты. Оно в том, что мы теперь лучше представляем ход эволюции нашей линии после ее отделения от предков неандертальцев. Например, появились основания полагать, что наше лицо приобрело свое нынешнее строение раньше, чем мозг. Кроме того, стало ясно, что процесс эволюционного становления людей современного типа не был приурочен только к Восточной Африке, а захватывал более обширные пространства Африканского континента.

Важен не только размер мозга, но и его форма

Мозг современных людей приобретает свою характерную округлую форму в последние месяцы внутриутробного развития и в первый год после рождения младенца. В развитии нашего мозга есть особая “фаза глобуляризации”, которой нет у человекообразных обезьян и неандертальцев. Глобуляризация сопровождается быстрым ростом объема мозга и ускоренным формированием нейронных связей. По-видимому, именно в это время формируются важнейшие структурные и функциональные особенности мозга, определяющие наши отличия от других гоминид (книга 1, глава 5, раздел “А все-таки их мозг рос иначе”). Поэтому для понимания эволюции нашего вида важно разобраться в том, как и когда мозг наших предков приобрел свою округлую форму (илл. XI на цветной вклейке).

Этот вопрос стал особенно актуальным, когда удалось датировать находки из Джебель-Ирхуд (см. раздел “Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии *Homo sapiens*” выше). Как мы помним, черепа из Джебель-Ирхуд оказались неожиданно древними (им около 300 тыс. лет), хотя по своей морфологии они мало отличаются от современных, особенно в своей лицевой части. Главное отличие затрагивает как раз форму мозга: у людей из Джебель-Ирхуд мозг не глобулярный, а вытянутый в передне-заднем направлении, примерно как у неандертальцев, гейдельбергских людей и эректусов. По-видимому, люди из Джебель-Ирхуд являются ранними представителями сапиентной эволюционной линии, у которых лицевая часть черепа уже приобрела современный вид, а черепная коробка еще сохраняла архаичные черты. Считать ли их уже “настоящими сапиенсами” или только “предками сапиенсов” – вопрос договоренности, интересный только узким специалистам.

Ученые из Института эволюционной антропологии Общества Макса Планка в Лейпциге, ранее изучавшие и черепа из Джебель-Ирхуд, и рост мозга у сапиенсов и неандертальцев, решили подробнее разобраться в последовательности эволюционных событий, которые привели к становлению современных пропорций мозговой коробки у *Homo sapiens* (*Neubauer et al.,* 2018).

Помимо новых данных по Джебель-Ирхуд, особую актуальность этой теме придают открытия сотрудников того же института – палеогенетиков во главе со Сванте Пэабо. Изучение неандертальских и денисовских геномов показало, что в сапиентной эволюционной линии (после ее отделения от предков неандертальцев и денисовцев более 500 тыс. лет назад) под действием отбора изменились многие гены, влияющие на развитие и работу мозга. В частности, у сапиенсов закрепились мутации в генах *NOVA*1*, SLITRK*1*, KATNA*1*, LUZP*1*, ARHGAP*32*, ADSL, HTR*2*B* и *CNTNAP*2. Функции этих генов связаны с ростом аксонов и дендритов и с передачей сигналов в синапсах. Кроме того, у сапиенсов под действием отбора изменился важный регуляторный элемент в интроне знаменитого “гена речи” *FOXP*2 (книга 1, глава 4, раздел “Изменения белков”; *Maricic et al.,* 2013). По-видимому, это значит, что у сапиенсов после их отделения от предков неандертальцев и денисовцев происходили какие-то важные эволюционные изменения, связанные с развитием и работой мозга. На анатомическом уровне это вполне могло проявиться в изменении формы мозга.

Исследователи детально изучили форму эндокрана (слепка мозговой полости) у 20 хорошо сохранившихся разновозрастных черепов, относящихся к сапиентной эволюционной линии (к сапиенсам и “пресапиенсам”, начиная от людей из Джебель-Ирхуд и Омо-2; книга 1, глава 3, раздел “«Анатомически современные люди»”), у восьми неандертальцев, двух гейдельбергских людей и восьми эректусов. Для сравнения были взяты 89 современных черепов со всего мира. От прежних подобных исследований работа отличается, во-первых, внушительным размером выборки, во-вторых, намного большим числом “опорных точек” на поверхности эндокрана, что позволяет детальнее охарактеризовать сложную форму мозга. Основные результаты показаны на иллюстрации XII на цветной вклейке.

Форма мозга менялась направленно в ряду “древние эректусы – поздние эректусы – неандертальцы”. Черепа гейдельбергских людей (ромбы на илл. XII) укладываются в этот тренд, сопряженный с постепенным увеличением объема мозга (темно-красная стрелка). Можно сказать, что неандертальцы продолжили эволюционную тенденцию, заданную еще эректусами и гейдельбергскими людьми: если происходившие у них изменения формы мозга экстраполировать на будущее, то получится как раз мозг неандертальца.

В сапиентной линии эволюция мозга пошла в другую сторону. Древнейшие представители сапиентной линии (300–200 тыс. лет назад) по форме мозга занимали промежуточное положение между эректусами и неандертальцами (синяя область 1 на илл. XII). Что логично, поскольку эти “пресапиенсы” не успели еще далеко уйти от общих предков сапиенсов и неандертальцев. Второй четкий хронологический тренд (темно-синяя стрелка) связывает древнейших сапиенсов (“пресапиенсов”) с более поздними (синие области 2 и 3, временные интервалы 130–100 и 35–10 тыс. лет назад соответственно) и с современными людьми (светло-синяя область). В этом ряду форма мозга тоже менялась направленно, но направление было иным. Кроме того, в данном случае изменение формы не было сопряжено с выраженным увеличением объема (по объему мозга древнейшие известные представители сапиентной линии практически не уступают поздним).

Как видно на иллюстрации, сапиенсы, жившие от 300 до 100 тыс. лет назад (синие области 1 и 2), по форме мозга отличаются от современных людей и только позднепалеолитические сапиенсы, жившие 35–10 тыс. лет назад (синяя область 3), полностью укладываются в диапазон современной изменчивости. Это значит, что мозг наших предков приобрел свои нынешние очертания, скорее всего, где-то между 100 и 35 тыс. лет назад.

Эволюционный переход от исходного (условно говоря, джебель-ирхудского) состояния к современному был постепенным. Хронологический тренд, показанный темно-синей стрелкой на иллюстрации XII, соответствует постепенной глобуляризации мозга: лобная часть становилась более вертикальной, теменная – более выпуклой, боковые поверхности – более параллельными, затылочная область – округлой и менее “нависающей”, мозжечок увеличивался. Все эти тенденции характерны только для сапиентной линии. Они мало связаны с географией: одновозрастные сапиенсы из разных регионов более сходны друг с другом по форме мозга, чем обитатели одного региона, жившие в разные эпохи.

Получается, что у ранних представителей сапиентной линии мозг был уже современного объема, но форму имел архаичную – не глобулярную, а удлиненную, примерно как у поздних эректусов и неандертальцев. Это справедливо не только для двух черепов из Джебель-Ирхуд, но и для более молодого

(195 тыс. лет) черепа Омо-2 (череп Омо-1, по мнению исследователей, недостаточно хорошо сохранился, а череп из Херто возрастом 160 тыс. лет оказался для них тогда недоступен).

Таким образом, глобулярная форма мозга – недавнее эволюционное приобретение, уникальное для поздних сапиенсов[19]. Или просто для сапиенсов, если считать ранних представителей сапиентной линии не настоящими сапиенсами, а “пресапиенсами”, – суть дела от этого не меняется. Кроме того, исследование показало, что глобуляризация шла постепенно: чем ближе по времени к современности, тем больше форма мозга похожа на современную.

Характер и последовательность изменений формы мозга в сапиентной линии не согласуются с предположением о том, что эти изменения были побочным результатом перестроек других частей черепа (лица, челюстей) или шеи при формировании прямой осанки. По-видимому, форма мозга менялась не потому, что перекраивались другие части тела, а потому, что сам мозг подвергался реорганизации.

Как говорилось выше, фаза глобуляризации приурочена к последним месяцам внутриутробного развития и первому году после рождения младенца. Следовательно, эволюционные изменения мозга взрослых особей, прослеженные в ряду от Джебель-Ирхуд до современности, отражают перестройку перинатальных этапов развития мозга, когда закладываются его важнейшие структурные и функциональные характеристики. Мозг не просто изменил свою форму у взрослых людей – он стал по-другому расти у младенцев, а это уже серьезно.

В свете новых данных предположение о том, что поздние сапиенсы приобрели какие-то важные когнитивные отличия от других *Homo*, становится правдоподобнее. Тем более что временной интервал глобуляризации мозга – примерно от 100–200 до 35 тыс. лет назад – совпадает с важными вехами культурного развития сапиенсов: от ранних свидетельств “подлинно человеческой культуры” в Африке (книга 1, глава 3) до великой позднепалеолитической культурной революции (книга 1, глава 6). Оба процесса шли постепенно и параллельно: по мере того как мозг приобретал все более округлые очертания, поведение наших предков становилось все более “современным”. Возможно, в этот же период последовательно закреплялись под действием отбора и упомянутые интересные

мутации в генах, влияющих на развитие мозга. Хотя, с другой стороны, серьезные генетические и культурные изменения у наших предков могли начаться и раньше – до того, как мозг начал округляться (см. раздел “Триста тысяч лет назад люди пользовались красками и переносили предметы на большие расстояния” ниже).

С какими когнитивными изменениями могла быть связана глобуляризация? Исследователи попытались порассуждать на эту тему, отталкиваясь от того, что два самых заметных морфологических изменения в ходе глобуляризации – это выступание теменной области и рост мозжечка.

Теменные доли неокортекса в чем только не задействованы: от ориентации, внимания, орудийной деятельности и разных аспектов чувственного восприятия до интеграции сенсорной информации в целостную картину мира и себя в нем[20], самосознания, рабочей и долговременной памяти и операций с количествами. Впрочем, исследователи полагают, что выступание теменной области скорее было связано с увеличением не поверхностных зон коры, а скрытых в глубине – таких, например, как предклинье. Это может иметь отношение опять-таки к самосознанию, эпизодической памяти и цельной картине окружающего мира.

Что касается мозжечка, то его функции у человека, как теперь известно, не ограничиваются координацией движений, равновесием и мышечным тонусом (хотя это, вероятно, его первичные функции). Мозжечок стал у нас чем-то вроде многофункционального бортового компьютера, специализирующегося на коррекции всевозможных ошибок (когда то, что было задумано, не совпадает с тем, что получилось). Мозжечок задействован в рабочей памяти, эмоциях, речи и социальном поведении. У человеческих детей в первые три месяца после рождения мозжечок растет быстрее всех остальных частей мозга и за 90 дней удваивается в объеме. Наверное, это что-нибудь да значит.

Это исследование получило любопытное продолжение в 2019 году (*Gunz et al.,* 2019). Ученые попытались найти среди генов, унаследованных современными европейцами от неандертальцев, такие, которые хоть немного влияли бы на форму мозга. Для этого пришлось разработать “индекс глобулярности” – количественную меру округлости мозга, которая затем была сопоставлена с наличием тех или иных

неандертальских аллелей в выборке из 4468 современных европейцев. В итоге в регуляторных областях генов *UBR*4 и *PHLPP*1 удалось найти два неандертальских аллеля, наличие которых коррелирует с чуть менее глобулярным мозгом и слегка замедленным ростом мозжечка. Функции этих генов связаны с нейрогенезом и миелинизацией аксонов.

Это, конечно, логично и ожидаемо: у неандертальцев мозг был вытянут в передне-заднем направлении, вот и их гены, попавшие в генофонд сапиенсов, чуть-чуть меняют форму мозга в “неандертальскую” сторону у тех сапиенсов, которым они достались. О влиянии этих неандертальских аллелей на когнитивные способности не сообщается. Можно предположить, что оно пренебрежимо мало, поскольку на когнитивные способности влияют сотни разных генов (*Goriounova, Mansvelder,* 2019), но вклад каждого из них по отдельности очень мал.

В целом новые данные генетики и археологии постепенно укрепляют позиции тех исследователей, которые считают, что преимущества, позволившие поздним сапиенсам вытеснить всех прочих людей и стать хозяевами планеты, были не только культурными, но и грубо биологическими. Похоже, наши предки к началу позднего палеолита приобрели такой уникальный сплав из множества культурных и генетических инноваций, что у всех остальных людей попросту не осталось шансов.

Триста тысяч лет назад люди пользовались красками и переносили предметы на большие расстояния

Одним из важнейших рубежей в археологии палеолита является переход от раннепалеолитической ашельской культуры, которая изнурительно медленно развивалась в течение полутора миллионов лет (илл. XIII на цветной вклейке) и была связана с эректусами и гейдельбергскими людьми, к более продвинутым и динамичным “среднепалеолитическим” культурам поздних *Homo*: неандертальцев, сапиенсов, денисовцев.

В Европе ашель сменяется *европейским средним палеолитом* (мустьерской культурой неандертальцев), а в Африке – так называемым *африканским средним каменным веком*, культурой примерно такого же уровня, но созданной ранними представителями сапиентной линии (книга 1, глава 3, раздел “«Анатомически современные люди»”). Древнейшие комплексы орудий среднего каменного века ассоциированы с ранними представителями “анатомически современных” (или почти современных) людей, таких как люди из Джебель-Ирхуд. Что касается культуры азиатского среднего палеолита, то к ее созданию, скорее всего, приложили свою крепкую руку денисовцы, хотя и неандертальцы тоже могли принять в этом участие (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4).

Для африканского среднего каменного века характерны небольшие аккуратные лезвия и остроконечники, изготовленные путем откалывания от специально подготовленных ядрищ при помощи леваллуазской техники[21] с последующим ретушированием. Для этого периода также характерно отсутствие или редкость крупных режущих орудий, подобных показанным на иллюстрации XIII ашельским рубилам.

Очень важно понять, насколько согласуются нововведения технологические со становлением нового, символического поведения. У людей верхнего палеолита уже имеется в полной мере развитый комплекс символического поведения: живопись, фигуративное искусство (то есть изображения каких-то

реальных объектов – в отличие от геометрических узоров и прочих абстракций), украшения и ритуальные погребения. Но где и когда шло формирование такого поведения? Это вопрос даже не исторический, а философский. Представим, что новое, подлинно человеческое, или, как его еще называют, “современное”, поведение (книга 1, глава 3) появилось лишь в верхнем палеолите после 60–50 тыс. лет назад, когда люди вышли из Африки и начали осваивать широкие просторы Евразии. Тогда, наверное, именно с этими мигрантами и с евразийской эволюционной ареной нужно связывать происхождение всего, что мы в себе так ценим. А если признаки символического поведения зародились еще в Африке, в среднем палеолите, то финальные этапы нашей культурно-биологической эволюции выглядят относительно медленным, постепенным, сбалансированным процессом. Поэтому любые свидетельства символического поведения в среднем палеолите будут исключительно ценным ориентиром в дискуссиях о нашем происхождении. Что же нам сегодня известно на этот счет?

Есть свидетельства существования сложных технологических и культурных традиций у людей со стоянки Твин-Риверс (Замбия), возраст которой – где-то между 300 и 200 тыс. лет. Те люди уже умели обкалывать и оформлять каменные молотки и остроконечники, предназначенные для крепления на деревянной рукоятке. На стоянке найдены куски природных пигментов разных цветов – и местного происхождения, и доставленные издалека. Красный пигмент (гематит) мог иметь сугубо практическое назначение, скажем, использоваться для обработки шкур, скрепления частей инструментов или даже для защиты от насекомых, но мог служить и каким-то символическим целям. Нельзя не упомянуть и про местонахождение Пиннакл-Пойнт на побережье Южной Африки с датировками около 160 тыс. лет. Там нашли примерно шестьдесят кусков красного пигмента. Некоторые из них находились рядом с объектами, служившими, возможно, частями составных орудий. Как и в случае с Твин-Риверс, назначение пигмента – практическое или символическое – неизвестно. Там же, в Пиннакл-Пойнт, найдены свидетельства использования морских ресурсов (моллюсков).

В целом данные, указывающие на существование сложных культуры и поведения в начале среднего каменного века (ранее 200 тыс. лет назад), крайне скудны и фрагментарны. Это

придает особое значение работе американских археологов из Смитсоновского института, детально изучивших слои среднего каменного века в районе Олоргесейли в южной части Кении (*Potts et al.,* 2018; *Brooks et al.,* 2018; *Deino et al.,* 2018).

Местонахождение Олоргесейли изучается уже 75 лет, но основные исследования были сосредоточены на ашельских артефактах и костных остатках *Homo erectus*. Иными словами, ученых интересовал ранний палеолит – слои возрастом от 499 тыс. до 1,2 млн лет. И вот теперь дошел черед до более молодых слоев, относящихся к самому началу среднего каменного века. Их возраст, установленный при помощи метода урановых серий и аргон-аргонового, составляет от 295 до 320 тыс. лет. В этих слоях найдено множество каменных орудий. Судя по их размерному распределению и пространственной ориентации, а также по наличию многочисленных пар подходящих друг к другу отщепов и ядрищ, скопления каменных изделий сохранились примерно в таком виде, в каком их оставили древние мастера (нет признаков переноса бурными потоками, какой-либо сортировки или избирательной сохранности). В комплексах отсутствуют характерные для ашеля большие рубила, зато имеются многочисленные леваллуазские изделия, в том числе наконечники, явно предназначенные для прикрепления к древкам. Так что это бесспорные технологии среднего каменного века. Более того, это одна из его самых древних точно датированных находок.

Некоторые орудия изготовлены из базальта, за которым мастерам не надо было далеко ходить – его выходы есть в шаговой доступности, в пределах 2–3 километров. Но все же материал выбирали, а не хватали первые попавшиеся куски базальта – предпочитали мелкозернистый, из которого проще делать аккуратные орудия небольшого размера. Кроме того, археологи нашли множество обсидиановых орудий, материал для которых происходит из нескольких точек в радиусе от 25 до 50 километров. Судя по многочисленным мелким осколкам и наличию подходящих друг к другу отщепов и ядрищ, обсидиан приносили в виде сырого материала, а орудия из него изготавливали уже на месте.

Группы современных африканских охотников-собирателей (например, в пустыне Калахари) обычно кочуют в радиусе не более 20 километров, однако межплеменной обмен позволяет ценным предметам перемещаться на расстояния

до 100 километров. Возможно, древние обитатели Олоргесейли тоже практиковали такой обмен. Это предполагает сложную структуру общества и развитые социальные навыки.

Кроме того, ученые обнаружили в Олоргесейли явные признаки производства красок. Рядом с каменными орудиями нашлись обломки черных и красных минералов, которые больше нигде поблизости не встречаются. Очевидно, их скребли, чтобы из крошек делать красители. На одном камне с ярко-красными прожилками сохранились две глубокие ямки, высверленные более прочным каменным инструментом.

Примечательно, что на более древних, ашельских, стоянках в том же районе нет ни красок, ни признаков регулярного переноса камней на большие расстояния – орудия почти всегда делались из того, что было под рукой. Таким образом, оба продвинутых поведенческих признака появились после 500, но до 300 тыс. лет назад (499 тыс. лет – возраст самых поздних ашельских находок в Олоргесейли, а потом идет двухсоттысячелетний перерыв в археологической летописи).

К сожалению, человеческих костей в слоях среднего каменного века в Олоргесейли пока не нашли. Поэтому вывод о том, что следы продвинутой материальной культуры оставлены ранними представителями сапиентной эволюционной линии, похожими на людей из Джебель-Ирхуд или Омо, делается просто по принципу “ну а кем же еще?”. В данном случае такая логика выглядит уместной, потому что, насколько нам известно, вроде бы действительно больше некому (однако см. раздел “Гейдельбергские люди жили в Африке одновременно с ранними сапиенсами” ниже).

Ученые реконструировали изменения природной среды, на фоне которых в Олоргесейли происходил переход от раннего к среднему каменному веку. К сожалению, из-за перерыва в отложениях о самых интересных переходных этапах информации нет, но можно хотя бы сравнить природные условия в ашельскую эпоху (до 499 тыс. лет назад) и в среднем каменном веке (начиная с 320 тыс. лет назад).

Со временем климат в регионе становился более засушливым и переменчивым. Уже начиная с 800 тыс. лет назад стали усиливаться колебания уровня озера, которое здесь когда-то было. Кроме того, стало больше прослоев со следами пожаров. Это говорит о сильных засухах, чередовавшихся с более влажными периодами. Интересно, что к концу ашельской

эпохи местные жители, похоже, начали менять свои обычаи: средние размеры каменных орудий уменьшились и даже стали появляться изделия не из местных материалов.

После 320 тыс. лет назад климатические колебания резко усилились, а климат в целом стал засушливым. Деревья и кусты постепенно уступили место траве (это видно, в частности, по росту $\delta^{13}C$ в палеопочвах, см. раздел “Пищевая революция эректусов: прощание с лесами” в главе 2). Фауна тоже претерпела резкую перестройку. По сравнению с ашельской эпохой в среднем каменном веке в Олоргесейли стало меньше крупных животных и больше мелких. Видовой состав млекопитающих обновился на 85 %.

Табл. 2. Этапы развития человеческого мозга и культуры.

Этал	Время начала	Развитие культуры	Размер мозга	Форма мозга
Нижний лалеолит	Больше 2 млн лет назад	Изнурительно медленное	Быстро растет	Удлиненная
Средний лалеолит (средний каменный век)	Около 300 тыс. лет назад	Чуть более быстрое	Достигает современных значений	Удлиненная; постеленное округление у предков современных людей
Верхний палеолит	45–40 тыс. лет назад	Очень быстрое, ускоряюшееся	Немного уменьшается	Округлая

По-видимому, люди среднего каменного века в этом районе жили в намного менее предсказуемых условиях, чем их ашельские предшественники. Они не могли знать заранее, когда случится очередная засуха или наводнение, когда добычи будет много, а когда мало. Это могло способствовать выработке поведенческих адаптаций, снижающих риски, связанные с жизнью в непредсказуемой среде. К числу таких адаптаций относится и использование более эффективного охотничьего оружия, и умение доставлять ресурсы издалека, и налаживание взаимовыгодного обмена с соседями. Для этого, вероятно, требовались хорошие социальные навыки, символическое

поведение и что-то вроде племенной самоидентификации (тут и краски могли пригодиться).

Таким образом, уже в самом начале среднего каменного века, 300 тыс. лет назад, в поведении жителей Восточной Африки присутствовали “современные” черты. Возможно, это означает, что ускорение культурного прогресса у наших африканских предков началось сразу после того, как объем их мозга достиг современного уровня. Форма мозга, как мы помним, стала современной несколько позже (см. раздел “Важен не только размер мозга, но и его форма” выше).

Можно сформулировать и так: когда объем мозга достиг современных значений, начался средний каменный век, а когда форма мозга тоже стала современной, начался верхний палеолит. Такая схема, связывающая две важные вехи в эволюции мозга с ключевыми этапами культурного развития, выглядит логичной и привлекает своей простотой. Хотя дальнейшие исследования обязательно покажут, что “в действительности все сложнее и не так однозначно”. Это неизбежная судьба всех красивых теорий. Что ни в коем случае не делает их менее важными для развития науки. Ну а пока все складывается в интересную картинку (см. табл. 2).

Гейдельбергские люди жили в Африке одновременно с ранними сапиенсами

Череп родезийского человека – одна из самых известных палеоантропологических находок, отличающаяся исключительно хорошей сохранностью. Он был найден в пещере у города Брокен-Хилл (ныне Кабве) в Северной Родезии (ныне Замбия) при разработке свинцово-цинкового рудника.

Изначально череп отнесли к новому виду *Homo rhodesiensis*, но сейчас его обычно относят к гейдельбергским людям. Объем мозговой коробки родезийского человека (1230–1270 см^3) мало отличается от средних значений для современных человеческих популяций, но в морфологии черепа много архаичных черт. Специалисты “альтернативных” наук любят порассуждать о “пулевом” отверстии в левой височной кости человека из Брокен-Хилл, хотя антропологи считают, что это просто след какой-то прижизненной травмы с признаками заживления по краям.

Место родезийского человека на эволюционном дереве рода *Homo* долго оставалось спорным, прежде всего из-за проблем с датировкой. Пещера, где нашли череп, давно уничтожена рудокопами вместе со всеми слоями пещерных отложений и вообще всем, что ее окружало. Сохранились лишь старые фотографии, рисунки и описания, а также коллекция собранных в пещере каменных орудий, костей и костных фрагментов разнообразных млекопитающих, в том числе людей. При этом в большинстве случаев неизвестно, как эти кости и орудия связаны с черепом – были ли они захоронены в пещере намного раньше или позже него. Неудивительно, что предположительные датировки для черепа из Брокен-Хилл варьируют в широких пределах. Например, Станислав Дробышевский на сайте “Антропогенез. ру” указывает в качестве самого правдоподобного возраст 110–300 тыс. лет, а по другим оценкам черепу не менее 490 тыс. лет (*Millard,* 2008). Более древние датировки позволяли родезийскому человеку претендовать на роль переходной формы между поздними эректусами и ранними сапиенсами, что в принципе согласуется с морфологическими данными.

В 2020 году коллектив исследователей из Австралии, Великобритании, Ирландии, Франции и Южной Африки во

главе с британским антропологом Крисом Стрингером опубликовал результаты датирования черепа из Брокен-Хилл, полученные с помощью уже упоминавшегося нами сложного, но надежного комбинированного метода урановых серий и электронного спинового резонанса.

Для начала исследователи, как и многие их предшественники, попытались использовать классический биостратиграфический подход, то есть оценить возраст черепа по комплексу сопутствующих крупных и мелких млекопитающих. Как и раньше, это не дало однозначного результата. По-видимому, кости млекопитающих накапливались в пещере на протяжении многих сотен тысячелетий. При этом фауна крупных зверей в целом выглядит почему-то архаичнее, чем мелких. История формирования пещерных отложений явно была сложной, а поскольку они уничтожены, к ним нельзя применить современные методы стратиграфического анализа (как, например, к отложениям Денисовой пещеры, см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4). Некоторые косточки мелких млекопитающих находились непосредственно внутри черепа, но как и когда они туда попали – неизвестно. Судя по результатам уран-ториевого анализа, не исключено, что они значительно моложе черепа. Не сохранилось даже сведений о том, был ли череп в момент обнаружения заполнен породой целиком или только частично.

Метод урановых серий основан на том, что в кость после захоронения может попасть с грунтовыми водами некоторое количество урана (но не тория). Время, прошедшее с момента проникновения урана в кость, можно оценить по соотношению изотопов ^{234}U, ^{238}U и ^{230}Th. Проблема в том, что результат зависит от хронологии привноса урана. Например, если уран начал поступать в кость не сразу, а лишь спустя тысячи лет после захоронения, то возраст получится заниженным. Поэтому считается, что данный метод дает лишь *минимальную* оценку возраста, особенно если нет надежных данных об условиях захоронения.

Метод электронного спинового резонанса позволяет оценить дозу радиации, полученную подходящим для такого анализа объектом (например, фрагментом зубной эмали, состоящей в основном из гидроксиапатита) за время его существования. Если известны условия захоронения (в том числе содержание радиоактивных элементов в окружающей

породе), то метод можно использовать для датирования ископаемой кости или черепа. Особенно хорошо он работает в сочетании с методом урановых серий. Но в данном случае ученые не знали, какой породой был окружен череп. Его слишком тщательно отпрепарировали еще в 1920-х годах, удалив всю прилегающую породу до последней крупинки. Вот вам яркий пример вреда от излишней аккуратности и дотошности!

Впрочем, дотошность и упорство Стрингера и его коллег в итоге привели к успеху. Ученые несколько лет рылись в запасниках Музея естественной истории в Лондоне, чтобы в конце концов обнаружить там две старые пробирки с породой и аккуратными этикетками, гласящими, что эту породу соскребли непосредственно с черепа родезийского человека в 1921 году. Благодаря этой находке (а также ряду правдоподобных допущений и сложному моделированию, призванному восполнить пробелы в исходных данных) к черепу удалось применить тот самый комбинированный метод (*Grün et al.,* 2020). Получилось, что возраст черепа находится в интервале от 274 до 324 тыс. лет.

Новая датировка заставляет по-новому взглянуть на историю африканских *Homo*. Родезийский человек – представитель вида *H. heidelbergensis* – жил во времена, когда на юге Африки еще водились крайне примитивные представители человеческого рода, такие как *H. naledi* (чьи кости тоже не сразу удалось датировать, см. раздел “Человек из Диналеди – еще один вид примитивных людей” в главе 2).

В то же самое время на севере Африки (а возможно, и в других районах) уже жили люди, мало отличавшиеся от современных, – базальные представители сапиентной линии, такие как люди из Джебель-Ирхуд (см. раздел “Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии *Homo sapiens*” выше). Таким образом, человек из Брокен-Хилл не является “промежуточным звеном” между эректусами и сапиенсами. Он был не предшественником, а современником первых сапиенсов.

Каменные орудия, найденные в той же пещере вместе с черепом, относятся к ранним этапам африканского среднего каменного века (см. раздел “Триста тысяч лет назад люди пользовались красками и переносили предметы на большие расстояния” выше). Такие орудия стали входить в обиход как

раз около 300 тыс. лет назад, и их принято связывать с ранними сапиенсами или их ближайшими предками (подобно тому как среднепалеолитическую мустьерскую культуру в Европе традиционно связывают с неандертальцами). Если бы череп оказался значительно старше, можно было бы считать, что его обладатель почти наверняка не имел отношения к этим орудиям. Тем более что в пещере были найдены и другие человеческие кости, с большой вероятностью менее древние (не слишком надежные уран-ториевые датировки этих костей лежат в диапазоне от 120 до 180 тыс. лет). Однако новая датировка черепа показывает, что все-таки нельзя полностью исключить возможность изготовления орудий среднего каменного века гейдельбергскими людьми.

Получается, что видовое разнообразие среднеплейстоценовых *Homo* в Африке было сопоставимо с таковым в Евразии, где в те времена жили неандертальцы, денисовцы и поздние эректусы (по последним данным, эректусы жили на Яве еще 117–108 тыс. лет назад, то есть дотянули даже до позднего плейстоцена). Если добавить к этому списку островных хоббитов с Флореса и Лусона (см. разделы “Новые данные о хоббитах с острова Флорес” и “Больше хоббитов, хороших и разных” в главе 2), то получается уже целых восемь одновременно существовавших разновидностей людей! Все они отличались друг от друга сильнее, чем любые современные человеческие популяции (рис. 5.1). По морфологии (а там, где есть палеогенетические данные, и по генетике тоже) они вполне заслуживают статуса самостоятельных видов. Впрочем, это не препятствовало эпизодической межвидовой гибридизации.

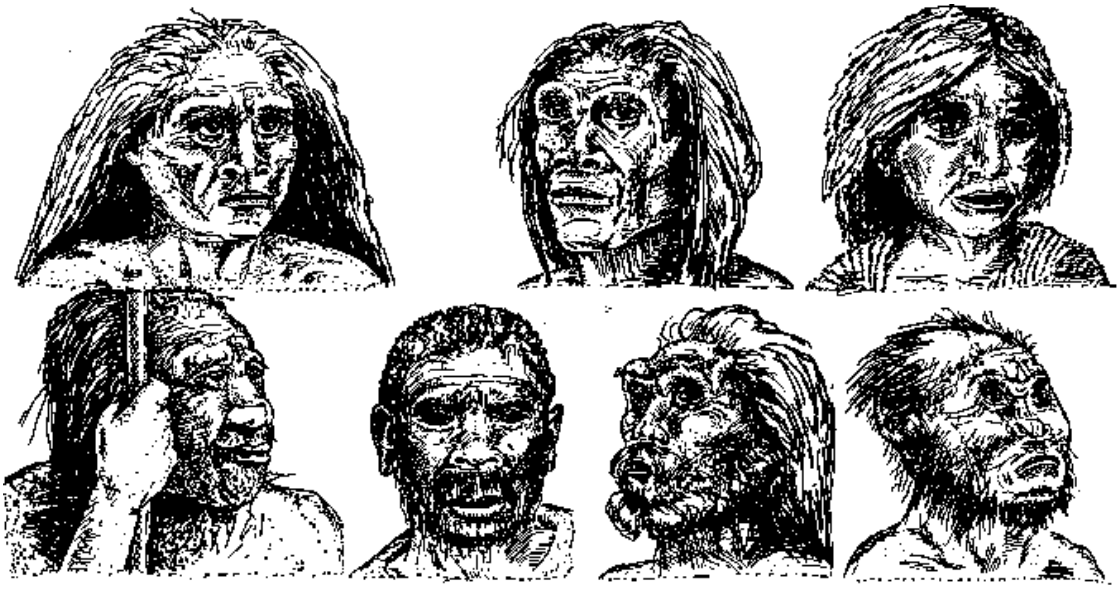


Рис. 5.1. *Реконструкции средне– и позднеплейстоценовых* Homo *(слева направо и сверху вниз):* H. floresiensis, H. erectus, *денисовец, неандерталец, базальный сапиенс из Джебель-Ирхуд,* H. heidelbergensis, H. naledi. *Реконструкций облика* H. luzonensis *нет, поскольку от этого вида найдены пока только отдельные зубы и кости конечностей, из которых к тому же еще не удалось выделить древнюю ДНК.*

Здесь уместно вспомнить об уже упоминавшихся (см. раздел “Денни, дочь неандерталки и денисовца” в главе 3) загадочных примесях, недавно обнаруженных в геномах некоторых африканских народов (*Hsieh et al.,* 2016; *Durvasula, Sankararaman,* 2020). Судя по генетическим данным, древние африканские люди, ставшие источником этих примесей, отделились от сапиенсов довольно давно – возможно, еще до разделения линий сапиенсов, неандертальцев и денисовцев. Архаичная морфология человека из Брокен-Хилл согласуется с гипотезой о том, что его предки отделились от наших тоже достаточно давно. Судя по новой датировке, родезийские люди могли встречаться с ранними сапиенсами. Не исключено, что родичи человека из Брокен-Хилл просуществовали достаточно долго, чтобы оставить свой генетический след в геномах современных африканцев после их отделения от предков европейцев и азиатов.

Древнейшая мастерская по производству красок

Пещера Бломбос – один из самых известных археологических памятников африканского среднего каменного века. В верхних слоях пещерных отложений, приблизительный возраст которых составляет 68–78 тыс. лет, найдены ожерелья из ракушек, костяные орудия, куски охры и кости с выцарапанными геометрическими узорами, а также обоюдоострые каменные наконечники, характерные для стилбейской культуры (книга 1, глава 3). В более древних слоях признаки высокой культуры менее очевидны, однако и здесь найдены кострища, раковины съеденных моллюсков, каменные орудия и куски охры со следами обработки.

В 2011 году археологи из Южной Африки, Франции, Норвегии и Австралии сообщили об удивительной находке, сделанной ими в самой нижней части отложений среднего каменного века в пещере Бломбос – в слое возрастом около 100 тыс. лет (*Henshilwood et al.,* 2011). Возраст слоя определен при помощи двух независимых методов: оптико-люминесцентного датирования кристаллов кварца и датирования известковых конкреций методом урановых серий.

Исследователи обнаружили в 16 сантиметрах друг от друга два набора инструментов для изготовления и хранения красок из желтой и красной охры. Первый набор включает контейнер – раковину морского брюхоногого моллюска *Haliotis* (“морское ухо”) – с сохранившимся пятимиллиметровым слоем готового красителя темно-красного цвета, несколько кусков твердого кварцита разной формы, которые использовались для растирания охры (об этом свидетельствуют частицы охры и микроскопические следы износа, сохранившиеся на камнях), испачканную охрой тюленью лопатку, обломок локтевой кости млекопитающего из семейства псовых с остатками краски на обоих концах (этой костью, по-видимому, краску перемешивали) и кусочек красной охры, стертый с одной стороны.

Второй набор состоит из еще одной раковины морского уха со следами охры на внутренней стороне и небольшого обломка кварцита, которым древние люди растирали минеральные красители как минимум дважды: сначала им измельчали желтый

гётит, а потом, после того как от камня отбилось несколько мелких осколков, растирали красную охру. На внутренней поверхности раковины сохранились царапинки, свидетельствующие о том, что краску аккуратно помешивали каким-то твердым предметом – возможно, обломком кости.

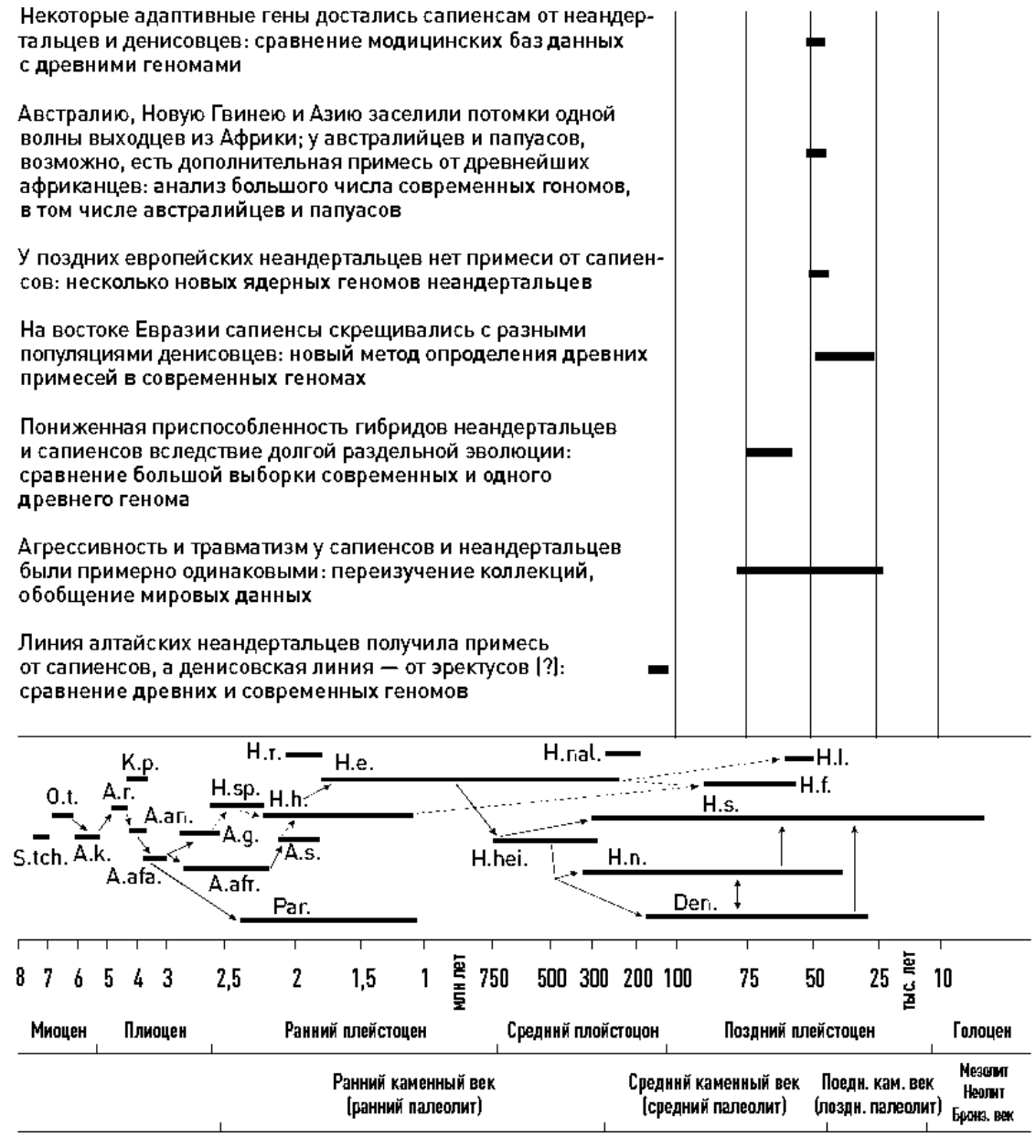
Вмещающая порода не содержит охры, ее древние люди могли найти лишь в нескольких километрах от пещеры Бломбос. Раковины *Haliotis* принесены с берега океана, который находился в те времена в нескольких сотнях метров от пещеры, а камни для растирания охры были подобраны прямо на месте.

В составе краски, сохранившейся на дне первой раковины, обнаружены, помимо растертой охры, еще и частицы угля, а также толченые губчатые кости млекопитающих. Эти кости должны были содержать много костного мозга и жира, поэтому их, возможно, добавляли в краску для придания ей вязкости. Перед тем как истолочь кости, древние люди нагревали их – вероятно, для лучшей экстракции жира. Уголь, скорее всего, тоже добавлялся в краску целенаправленно, поскольку во вмещающей породе частицы угля отсутствуют.

По-видимому, доисторические обитатели юга Африки сначала измельчали желтые и красные минералы при помощи твердых камней, затем собирали полученный порошок в раковины *Haliotis*, добавляли толченых подогретых мозговых костей, угля, какой-нибудь жидкости и размешивали все это костяными палочками.

Кроме предметов, связанных с изготовлением красок, в слое почти нет следов человеческой деятельности. Похоже, в те времена пещеру использовали только в качестве мастерской по производству красок. Для чего те служили – для художественного творчества или, скажем, для защиты кожи от кровососущих насекомых, – пока не известно. Тем не менее находка явно говорит о том, что уже 100 тыс. лет назад древние южноафриканские сапиенсы обладали немалыми познаниями о свойствах природных материалов и были способны к планированию и последовательным целенаправленным действиям. Находку можно рассматривать и как еще один аргумент в пользу того, что некоторые группы африканских сапиенсов среднего каменного века опережали по уровню культурного развития своих современников – европейских неандертальцев.

Глава 6
Три вида, не забывшие родства



Три человечества, долгое время жившие порознь, – неандертальцы, денисовцы и сапиенсы – в какой-то момент начали встречаться на просторах Евразии. Неандертальцы, расселяясь на восток, встречались с денисовцами, возможно, еще 200 тыс. лет назад. Когда сапиенсы начали выходить из Африки, они встречались с неандертальцами на Ближнем Востоке (первые встречи происходили, вероятно, 130 или даже 200 тыс. лет назад). В дальнейшем контакты продолжались:

на Ближнем Востоке, в Южной Азии, в Европе. На Новой Гвинее сапиенсы жили бок о бок с денисовцами, может быть, всего 30–15 тыс. лет назад. Какими бы ни были взаимоотношения этих племен, обладавших разными биологическими свойствами, разной внешностью и культурой, две вещи мы знаем наверняка: неандертальцы и денисовцы вымерли вскоре после прихода сапиенсов, но от их встреч оставалось потомство. Возможно, не слишком “качественное” и не слишком многочисленное, потому что к моменту сватовства три человечества жили по отдельности уже слишком долго – около полумиллиона лет. Так что женихи и невесты, наверное, смотрели друг на друга с большим удивлением, а их гены не слишком хорошо сочетались. Тем не менее мы получили от этих вымерших человечеств генетическое наследие, а недавно еще и научились находить его в своих геномах. В каждом из жителей Евразии в среднем около 2 % генов от неандертальцев и еще чуть-чуть от денисовцев. В геномах африканцев этих примесей нет или очень мало, зато есть другие, полученные от каких-то неизвестных вымерших африканских людей. Где, когда и от кого именно были получены все эти примеси? Что они нам дали? Над этими увлекательными вопросами продолжают биться палеогенетики и специалисты по сравнительной геномике.

Черепные травмы у неандертальцев и кроманьонцев встречаются с одинаковой частотой

Считается, что жизнь у неандертальцев была крайне тяжелой и опасной (книга 1, глава 5). Это мнение основано на многочисленных патологиях и следах травм, обнаруженных на неандертальских костях. Высокий травматизм связывают либо с общей суровостью жизни кочевых охотников, либо с более конкретными причинами: частыми конфликтами, неумением сдерживать буйный нрав, примитивными и опасными методами охоты (считается, что неандертальцы не использовали метательного оружия и нередко вступали в схватку с крупными зверями).

В основе этих гипотез лежит убежденность антропологов в том, что уровень травматизма у неандертальцев был значительно выше, чем у сапиенсов. Однако серьезных попыток обосновать это утверждение при помощи корректной статистики было не так уж много. Причем неандертальцев часто сравнивали не с палеолитическими популяциями сапиенсов, а с более поздними и даже современными (*Berger, Trinkaus,* 1995). Кроме того, во многих исследованиях рассматривалось лишь численное соотношение повреждений разных частей тела (головы, шеи, туловища, конечностей), а нетравмированные индивиды при этом вообще не учитывались. Такой подход помогает понять особенности жизни древних людей, но мало что говорит об общем уровне травматизма.

Антропологи из Тюбингенского университета в Германии попытались исправить это упущение, составив по данным из научной литературы полную сводку всей имеющейся информации по черепам и отдельным черепным костям неандертальцев и палеолитических сапиенсов (*Beier et al.,* 2018). Учитывались черепные кости взрослых (умерших в возрасте не менее 12 лет) индивидов, живших от 80 до 20 тыс. лет назад. При этом в анализ были включены все кости – как травмированные, так и неповрежденные. Исследователи сосредоточились на черепных травмах по двум причинам. Во-первых, травмы черепа обычно оставляют следы на всю жизнь, тогда как на костях посткраниального скелета повреждения могут сглаживаться со временем. Во-вторых, именно черепные

травмы часто рассматриваются как главный аргумент в пользу агрессивности неандертальцев или схваток с крупными зверями.

Расчеты проводились двумя способами: на уровне индивидов и на уровне отдельных “скелетных элементов”. Ученые выделили 14 “скелетных элементов”, соответствующих главным черепным костям: лобной, затылочной, левой теменной, правой теменной и так далее. Это разумно, потому что от одних индивидов до нас дошли целые или почти целые черепа, а от других – лишь фрагменты. Понятно, что отдельная затылочная кость без следов травм и целый неповрежденный череп несут разное количество информации о травматизме, и это необходимо учитывать.

В общей сложности получившийся массив данных включает 114 неандертальцев (из них с травмами черепа 9, или 7,9 %) и 90 верхнепалеолитических сапиенсов (из них травмированных 12, или 13,3 %); неандертальских скелетных элементов там 295 (из них со следами травм 14, или 4,7 %), кроманьонских – 541 (из них с травмами 25, или 4,6 %). Казалось бы, эти числа говорят сами за себя: сразу видно, что у неандертальцев частота встречаемости черепных травм не выше, чем у сапиенсов. Но первое впечатление может быть обманчивым. Например, не исключено, что все дело в худшей сохранности неандертальских костей. Ведь почти все они – более древние, чем кости кроманьонцев. Поэтому исследователи обрушили на собранные данные всю мощь современных статистических методов.

Для каждого образца учитывались следующие параметры:

1) наличие или отсутствие следов травмы (ученые не пытались классифицировать травмы по степени тяжести, ограничившись бинарной классификацией: есть или нет),

2) видовая принадлежность (неандерталец или сапиенс),

3) степень сохранности (каждая кость была отнесена к одной из четырех групп: сохранилось менее 25 % кости, 25–50 %, 50–75 %, более 75 %),

4) возраст смерти (всех индивидов поделили на “молодых” – не доживших до 30 лет, – “старых” и с неопределимым возрастом),

5) пол (мужской, женский или неизвестный),

6) географический регион.

Всего было применено восемь статистических моделей, производящих расчеты на уровне индивидов или скелетных элементов, включающих разные наборы параметров и либо учитывающих, либо не учитывающих образцы, информация по которым неполна. Это позволило оценить связь травматизма с различными факторами по отдельности и в разных комбинациях.

Значимых различий по общей частоте встречаемости черепных травм у неандертальцев и сапиенсов обнаружить не удалось, несмотря на все ухищрения. Это главный результат исследования: вопреки распространенной точке зрения, общий уровень травматизма у двух видов палеолитических охотников-собирателей оказался практически одинаковым. Это ставит под сомнение привычную идею о том, что жизнь у неандертальцев была более суровой и опасной, чем у пришедших им на смену верхнепалеолитических сапиенсов.

У обоих видов черепные травмы намного чаще встречаются у мужчин, чем у женщин. Это согласуется с представлениями о поведенческих и психологических различиях между полами: предполагается, что мужчины больше времени посвящали опасным видам деятельности, таким как охота на крупных животных, войны и просто драки с сородичами.

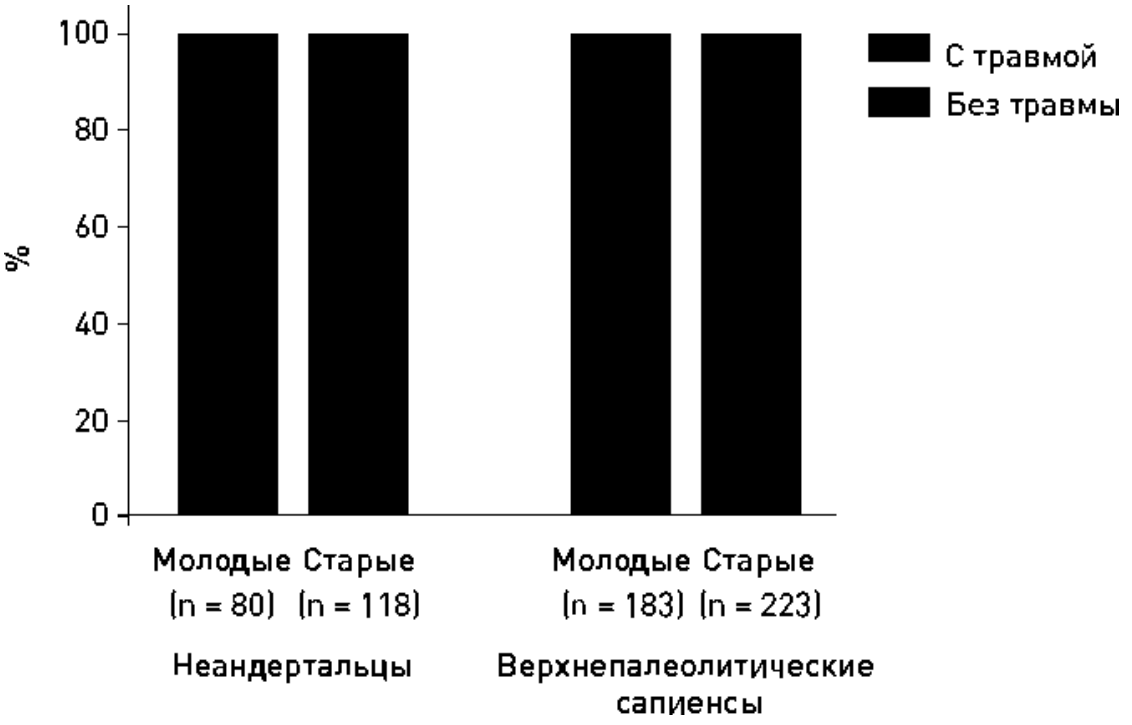


Рис. 6.1. *Доля черепных костей со следами травм у “молодых” и “старых” неандертальцев и верхнепалеолитических сапиенсов, без учета образцов неопределенного пола или возраста. По рисунку из* Beier et al., 2018.

Также выявилась ожидаемая связь между сохранностью костей и частотой встречаемости травм: чем лучше сохранилась кость, тем больше шансов, что на ней обнаружатся следы повреждений. На это не удается списать отсутствие различий по уровню травматизма между видами, но из этого следует, что при оценке травматизма необходимо учитывать фактор сохранности.

Единственное значимое различие между неандертальцами и сапиенсами, которое удалось обнаружить, связано с возрастным распределением черепных травм. У неандертальцев, умерших молодыми (в возрасте от 12 до 30 лет), черепные травмы встречаются чаще, чем у переваливших за 30-летний рубеж. У сапиенсов прослеживается обратная тенденция (рис. 6.1). Что это может означать?

Нужно учитывать, что, судя по имеющимся признакам заживления, большинство травм в изученной выборке не были непосредственной причиной смерти. Некоторые из них могли быть получены задолго до смерти. Следы сколько-нибудь серьезных черепных травм обычно сохраняются на всю жизнь,

и после того, как рана зажила, уже невозможно определить, когда она была получена. Поэтому в принципе можно ожидать, что следы повреждений будут постепенно накапливаться с возрастом. С этой точки зрения картина, наблюдаемая у сапиенсов (больше травм у умерших в позднем возрасте), выглядит более естественной, чем то, что мы видим у неандертальцев. Обнаруженная закономерность может говорить о том, что неандертальцы чаще, чем сапиенсы, получали травмы в юности и реже – в зрелости. Или же уровень травматизма был сходным для обоих возрастов, однако травмированные в юности неандертальцы имели меньше шансов дожить до 30 лет по сравнению с травмированными молодыми сапиенсами. О причинах всего этого можно пока лишь гадать.

Данное исследование отличается от предыдущих рекордным объемом выборки и скрупулезностью статистического анализа. Но все же, по-видимому, нельзя утверждать, что оно полностью перечеркивает все прежние рассуждения о суровой жизни неандертальцев. Во-первых, претензия авторов на полноту охвата имеющегося материала не вполне соответствует реальности. Например, в выборку почему-то не попали неандертальцы из испанской пещеры Эль-Сидрон (книга 1, глава 5, раздел “Людоеды”), хотя там есть и нижние челюсти, и фрагменты черепных коробок. Во-вторых, не учитывался характер травм и степень их тяжести. В-третьих, у неандертальцев (как, впрочем, и у сапиенсов) помимо черепных травм описано множество других патологий, которые в данной работе не рассматривались. Есть и другие указания на то, что неандертальская жизнь была тяжелой. Например, недавно появились данные о том, в каких нелегких условиях росли неандертальские дети. Похоже, они сильно мерзли, голодали и болели зимой (*Smith T. M. et al.,* 2018). Так что “миф” о суровой неандертальской жизни рано объявлять развенчанным.

Между сапиенсами и неандертальцами существовала частичная репродуктивная изоляция

Мы уже упоминали о том, что вышедшие их Африки сапиенсы, по-видимому, были генетически не вполне совместимы с неандертальцами и денисовцами (см. разделы “Денни, дочь неандерталки и денисовца” в главе 3 и “Геном денисовского человека: от «черновика» к «чистовику»” в главе 4). Эти виды людей слишком долго жили порознь, и поэтому в их генофондах успели накопиться аллели, плохо сочетающиеся друг с другом (потому что отбор не проверяет на совместимость аллели, распространяющиеся в разделенных популяциях). Подробнее об этом механизме формирования *постзиготической репродуктивной изоляции* рассказано в нашей книге “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”.

Первые указания на частичную генетическую несовместимость сапиенсов с денисовцами были получены в 2012 году – сразу после того, как удалось с высоким покрытием прочесть денисовский геном (*Denisova* 3, см. раздел “Геном денисовского человека: от «черновика» к «чистовику»” в главе 4). Дальнейшее развитие эта тема получила в 2014 году, когда был прочтен с высоким покрытием геном алтайского неандертальца (*Denisova* 5, см. раздел “Геном алтайского неандертальца” в главе 3).

Спеша использовать новые возможности, открывшиеся в связи с появлением качественного неандертальского генома, Сванте Пэабо, Дэвид Райх и их коллеги просканировали геномы 1004 современных людей в поисках неандертальских примесей (*Sankararaman et al.,* 2014). Для этого пришлось разработать специальную компьютерную программу, оценивающую вероятность неандертальского происхождения для любого выбранного участка генома.

Использовалось несколько подходов. Можно анализировать отдельные нуклеотидные позиции. Берем четыре генома: шимпанзе, неандертальца и двух современных людей (например, африканца и европейца). Затем выбираем такие нуклеотидные позиции, в которых у шимпанзе и одного из современных людей стоит один нуклеотид (скорее всего, это

исходный, “примитивный” аллель, раз он есть у шимпанзе), а у неандертальца и второго современного человека – другой (это, скорее всего, “продвинутый” аллель, то есть производный, возникший позже). Найдя все такие позиции, смотрим, у каких современных популяций больше общих с неандертальцами продвинутых аллелей. Оказалось, что у всех внеафриканских сапиенсов доля таких аллелей резко повышена по сравнению с африканцами. Именно на этом наблюдении изначально и был основан вывод, что предки внеафриканского человечества после своего выхода из Африки, но до широкого расселения по Евразии гибридизовались с неандертальцами (книга 1, глава 5, раздел “Геном неандертальца”).

Есть и другие подходы. Можно оценивать не отдельные нуклеотиды, а целые участки ДНК. Если, например, у современного китайца или француза сходство того или иного фрагмента ДНК с неандертальским аналогом больше, чем с африканским, то это довод в пользу неандертальского происхождения фрагмента.

Программа учитывала и другие данные, такие как длина участка, предположительно унаследованного от неандертальцев. Дело в том, что за 50–60 тыс. лет, прошедших с момента гибридизации, неандертальские участки ДНК, проникшие в генофонд внеафриканских сапиенсов, должны были благодаря кроссинговеру искрошиться на кусочки с вполне определенным распределением длин.

В итоге удалось составить реестр неандертальских вкраплений в 1004 современных геномах. Это дало много новой информации и о самом неандертальском генетическом наследии, и о его эволюционной судьбе.

Во-первых, подтвердился вывод, что у азиатов чуть больше неандертальских примесей, чем у европейцев (*Wall et al.,* 2013).

Во-вторых, оказалось, что неандертальские примеси распределены по геномам внеафриканских сапиенсов довольно неравномерно. В некоторых участках хромосом азиатов и европейцев неандертальский вклад достигает 62–64 %, тогда как в других он полностью отсутствует.

Ученые попытались найти какие-то общие особенности у тех участков генома, где доля неандертальских примесей особенно высока. Ведь это, скорее всего, указывает на действие положительного отбора, поддержавшего те заимствованные у неандертальцев аллели, что оказались для сапиенсов

полезными. Выяснилось, что сапиенсам пригодились некоторые неандертальские гены, влияющие на строение волос и кожи. Это могло быть связано с адаптацией теплолюбивых выходцев из Африки к местным более прохладным условиям. Кроме того, отбор в популяциях сапиенсов поддержал ряд неандертальских генов, связанных с иммунной системой.

Это ожидаемые результаты, логичные и не слишком удивительные.

Главное достижение состояло в том, что ученые обнаружили четкие указания на *частичную репродуктивную несовместимость неандертальцев и сапиенсов.* Судя по всему, бóльшая часть привнесенного неандертальского генетического материала оказалась для сапиенсов не полезной, а вредной. Чужеродные гены не вписались в сапиентный генетический контекст и снизили приспособленность гибридного потомства. Естественный отбор в последующие эпохи постепенно отбраковывал эти неудачные заимствования. По расчетам ученых, сразу после гибридизации доля неандертальских генов у внеафриканских сапиенсов составляла от 3 до 6 % (*Fu et al.,* 2016). К настоящему времени она снизилась под действием очищающего отбора примерно до 2 %. У азиатов это “очищение” протекало медленнее – вероятно, из-за различий в численности популяций. Генетики предполагают, что в глубокой древности предки современных европейцев были многочисленнее, чем предки современных азиатов, а в больших популяциях очищающий отбор работает эффективнее. Впрочем, не исключена вероятность повторных эпизодов гибридизации предков азиатов с неандертальцами.

Пониженную приспособленность гибридов называют еще частичной постзиготической репродуктивной изоляцией. Имеется в виду, что после успешного оплодотворения (поэтому “постзиготическая”) получившийся гибридный потомок имеет не нулевые (поэтому “частичная”), но все же пониженные шансы оставить здоровое потомство. Это затрудняет обмен генами между двумя популяциями, даже если их представители скрещиваются друг с другом вполне охотно. Формирование частичной презиготической изоляции – ключевой этап видообразования. Иногда даже удается найти конкретные конфликтующие друг с другом гены, вносящие значительный вклад в пониженную приспособленность гибридов. Их называют генами видообразования (*Марков, Наймарк,* 2014).

На чем же основан вывод о частичной репродуктивной несовместимости неандертальцев и сапиенсов?

Во-первых, у современных европейцев, азиатов и коренных американцев доля сохранившихся неандертальских фрагментов оказалась максимальной в самых *ненужных* участках генома, то есть там, где меньше всего работающих генов и регуляторных последовательностей. А в самых важных участках генома, наоборот, неандертальских примесей меньше всего. Такая картина в точности соответствует тому, чего следует ожидать при скрещивании популяций, разделенных постзиготическим репродуктивным барьером.

Из некоторых участков генома неандертальские заимствования были вычищены отбором полностью. Один из таких участков, где у современных людей вообще нет неандертальских примесей, включает знаменитый ген *FOXP*2, повреждения которого приводят к проблемам с речью (книга 1, глава 4, раздел “Изменения белков”). Этот ген многофункционален, и, конечно же, с ним “не все так однозначно”. Тем не менее есть серьезные основания полагать, что в ходе антропогенеза он менялся под действием отбора (может быть, еще на стадии гейдельбергских людей или раньше) и что отбор этот был связан не с чем иным, как с развитием членораздельной речи.

Белок, кодируемый геном *FOXP*2, у неандертальцев был таким же, как у нас (и не таким, как у шимпанзе и других обезьян). Но вот в регуляторной области этого гена у сапиенсов закрепилась мутация, которой не было у неандертальцев. Это повлияло на что-то важное, судя по тому, как тщательно вычистил отбор неандертальские аллели из данного участка генома внеафриканских сапиенсов. Поэтому вполне возможно, что неандертальцы действительно владели речью (как уже говорилось в первой книге, в главе 4). Но вот то, *как* (или *что*) они говорили, кажется, плохо сочеталось с представлениями сапиенсов о прекрасном.

Во-вторых, неандертальских заимствований в Х-хромосоме оказалось намного меньше, чем в аутосомах. Возможно, читатели помнят, что точно такая же картина была выявлена и при анализе денисовских вкраплений в геномах папуасов (см. раздел “Геном денисовского человека: от «черновика» к «чистовику»” в главе 4). Дело в том, что при отдаленной (в том числе межвидовой) гибридизации конфликт между двумя

несовместимыми генами особенно сильно проявляется в том случае, если один из них находится на X-хромосоме. Как правило, такой конфликт снижает приспособленность гибридных самцов, имеющих только одну X-хромосому. Это справедливо для млекопитающих и других животных, у которых самцы имеют две разные половые хромосомы (XY), а самки – две одинаковые (XX). Если же гетерогаметным полом (имеющим две разные половые хромосомы) является женский, как у птиц и бабочек, то все наоборот: в этом случае отдаленная гибридизация угрожает в первую очередь здоровью гибридных дочерей, а не сыновей.

Пониженная доля неандертальских фрагментов в X-хромосомах современных людей указывает на то, что мужчины смешанного, сапиентно-неандертальского происхождения, по-видимому, обладали низкой приспособленностью, то есть оставляли в среднем меньше жизнеспособного потомства по сравнению с чистокровными конкурентами.

Снижение приспособленности могло проявляться в нарушениях сперматогенеза, как это часто бывает при межвидовой гибридизации у животных. Чтобы проверить эту гипотезу, ученые сравнили количество неандертальских заимствований в генах, экспрессирующихся в разных тканях человеческого организма. В полном соответствии с ожиданиями, неандертальских аллелей оказалось меньше всего в генах, экспрессирующихся в семенниках. Стало быть, гибридизация действительно ударила по мужской репродуктивной функции, а отбор впоследствии вычистил из генофонда внеафриканских сапиенсов неандертальские примеси, негативно влияющие на производство сперматозоидов.

Таким образом, пока сапиенсы и неандертальцы жили изолированно в Африке и Евразии в течение сотен тысячелетий (примерно от 500–800 до 50–60 тыс. лет назад), у них успели накопиться несовместимые аллели – “гены видообразования”. В результате последующая гибридизация оказалась делом трудным и – буквально – малоперспективным. Считать ли такие разошедшиеся и уже не очень генетически совместимые популяции разными видами, подвидами или расами – это, в принципе, дело договоренности и принимаемого специалистами определения вида (а единого, общепринятого определения нет и быть не может, потому что виды эволюционируют постепенно). Но если ориентироваться на традиции зоологической

систематики, то сапиенсы и неандертальцы – все-таки скорее виды, чем подвиды.

Этот результат резко контрастирует с полным отсутствием каких бы то ни было признаков генетической несовместимости между современными человеческими популяциями, даже разошедшимися довольно давно, – например между европейцами и черными африканцами. Если бы генетическая несовместимость между разобщенными популяциями нарастала с постоянной скоростью, то число конфликтующих аллелей у европейцев и африканцев составляло бы не менее 10–20 % от их числа у неандертальцев и сапиенсов. Такой уровень несовместимости легко обнаруживался бы современными генетическими методами, однако специальные исследования ничего подобного не выявили. Репродуктивная совместимость у черных африканцев с европейцами практически полная. Очевидно, дело в том, что несовместимость нарастает не равномерно, а с ускорением, подобно снежному кому – в полном соответствии с гипотезой, высказанной еще 70 лет назад великими генетиками Феодосием Добжанским и Германом Мёллером[22].

Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами

В 2016 году в журнале *Nature* появилась важная статья группы Сванте Пэабо, посвященная поиску “посторонних”, в том числе сапиентных, примесей в геномах денисовцев и неандертальцев (*Kuhlwilm et al.,* 2016). У нас – людей современных – имеются кое-какие их гены, а вот найдутся ли наши гены у вымершей дальней родни? По идее, что-то должно найтись, раз уж мы с ними скрещивались. Обнаружение таких примесей помогло бы уточнить историю древних миграций сапиенсов.

В распоряжении ученых уже имелись надежно прочитанные геномы нескольких географически удаленных представителей неандертальского племени – южно– и североевропейских, а также алтайского. У разных групп неандертальцев, очевидно, была своя эволюционная и демографическая судьба. Они могли в разное время встречаться с разными группами сапиенсов, и в их геномах могли остаться следы этих встреч.

Ученые анализировали продвинутые аллели (см. раздел “Между сапиенсами и неандертальцами существовала частичная репродуктивная изоляция” выше) у сапиенсов из разных регионов, у неандертальцев (тоже из разных регионов) и у денисовской девочки *Denisova* 3. Оказалось, что алтайский неандерталец имеет больше общих продвинутых аллелей с современными африканцами, чем денисовец.

Этот любопытный факт можно объяснить по-разному. Он может быть следствием привноса в генофонд денисовцев порции примитивных аллелей от какой-то вымершей популяции. Например, от азиатских эректусов. Другая возможная причина – привнос в генофонд алтайских неандертальцев продвинутых сапиентных аллелей в результате гибридизации с какими-то древними сапиенсами. Какой из сценариев реалистичнее? Последующий анализ показал, что, скорее всего, имели место *оба* события.

Оказалось, что те участки генома денисовца, которые сильнее других отличаются от соответствующих участков

современных африканцев, демонстрируют также и повышенный уровень отличий от неандертальского генома. Это согласуется с предположением о том, что многие генетические отличия денисовца от сапиенсов и неандертальцев *имеют общий источник.* Таким источником мог быть привнос генов какой-то *четвертой* популяции людей – например эректусов.

А вот с геномом алтайского неандертальца все наоборот: в нем повышен уровень отличий от денисовца в тех участках, что более всего *сходны* с современными африканскими геномами. Это значит, что предки алтайского неандертальца получили генетическую примесь, которая одновременно повысила уровень сходства с сапиенсами и снизила – с денисовцами. Наиболее вероятным источником такой примеси являются, конечно, древние сапиенсы. Это могли быть, например, ранние выходцы из Африки, близкие к людям из пещеры Схул. Ведь они, скорее всего, встречались с неандертальцами на Ближнем Востоке во времена предпоследнего межледниковья, примерно 130–100 тыс. лет назад (книга 1, глава 6).

Обе гипотезы (о привносе генов “четвертой популяции людей” в геном денисовцев и генов древних сапиенсов в геном алтайского неандертальца) подтверждаются также распределением гетерозиготных участков. У денисовца гетерозиготных аллелей больше в участках генома с высоким уровнем отличий от сапиенсов, а у алтайского неандертальца, наоборот, гетерозиготность повышена в участках с минимальными отличиями от сапиенсов. Так и должно быть, потому что при занесении чужеродных аллелей они с большой вероятностью окажутся в гетерозиготных позициях. Поэтому и у денисовца, и у алтайского неандертальца гетерозиготность максимальна в тех участках генома, где повышена доля чужих примесей.

Гипотеза о привносе сапиентных генов в геном алтайского неандертальца была подтверждена еще двумя дополнительными способами. Первый – с помощью моделирования. В одном случае смоделировали только привнос генов эректусов в генофонд денисовцев, а в другом – привнос с двух сторон: и от эректусов к денисовцам, и от сапиенсов к алтайским неандертальцам. Мерой правдоподобия служило то, насколько результаты моделирования близки к реально наблюдаемому распределению сходств и различий в анализируемых геномах. Выиграл вариант с двусторонним обогащением геномов.

Второй подход – проверить, как обстояли дела у неандертальцев из других регионов. Если окажется, что примесь продвинутых сапиентных аллелей была только у алтайских неандертальцев, то это с высокой вероятностью будет указывать именно на скрещивание мигрантов-сапиенсов с предками алтайских неандертальцев, а все альтернативные объяснения сразу станут менее правдоподобными. Так и оказалось: повышенная доля продвинутых сапиентных аллелей характеризует именно алтайского неандертальца, но не неандертальцев из Хорватии (пещера Виндия, возраст 44 тыс. лет) или Испании (пещера Эль-Сидрон, возраст 49 тыс. лет).

Общий сценарий этой новой главы в истории людей выглядит следующим образом. Из Африки 130–100 тыс. лет назад выдвинулась волна мигрантов-сапиенсов. Эта волна оставила материальные следы своего пребывания в Палестине и Аравии, достигнув, возможно, и более далеких восточных рубежей (книга 1, глава 6, раздел “Первые шаги”). Скорее всего, где-то в Западной Азии мигранты встретили предков алтайских неандертальцев. Неизвестно, насколько мирными были те встречи, но в результате в неандертальских семьях остались метисы, несущие в своих геномах примесь сапиентных генов, которые сохранились на протяжении последующей истории выживания на пути к Алтаю. Доставшиеся неандертальцам гены говорят кое-что и о сапиенсах той миграционной волны. Они, вероятно, были близки к общим предкам всех современных африканцев. Это определили путем попарного сравнения продвинутых аллелей алтайских неандертальцев с аллелями разных народов Африки (йоруба, сан, мбути, динка, мандинка). Во всех парах уровень сходства оказался одинаковым. Значит, приток генов к алтайцам шел не от какой-то уже обособившейся части африканской популяции, а от людей, близких к общим предкам всех африканских народов. Удивительная история: генетические следы древнейших выходцев из Африки, не оставивших следа в геномах современных жителей Евразии, нашлись тем не менее в геноме неандертальской женщины из Денисовой пещеры, той самой, чьи родители были близкими родственниками (см. раздел “Геном алтайского неандертальца” в главе 3).

Тут, правда, была одна нестыковка. Архаичные ближневосточные сапиенсы, представители древней волны выходцев из Африки (книга 1, глава 6), вроде бы жили поздновато для того, чтобы оставить свой след в геноме

женщины *Denisova* 5. Ведь она жила 130–90 тыс. лет назад (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4), а те – самое большее 130 тыс. лет назад. Предкам *Denisova* 5 надо было очень быстро бежать с Ближнего Востока на Алтай, чтобы все сошлось. Разгадка нашлась в 2018 году, когда израильские археологи обнаружили в пещере Мислия в районе горы Кармель обломок челюсти сапиенса возрастом 177–194 тыс. лет (*Hershkovitz et al.,* 2018). Так что отдельные группы сапиенсов выбирались из Африки намного раньше, чем мы привыкли думать, – и это отлично согласуется с генетическими данными.

Предки азиатов скрещивались с несколькими разными популяциями денисовцев

Сегодня любому школьнику известно, что поздние представители рода *Homo* – сапиенсы, неандертальцы и денисовцы, – скитаясь по просторам Старого Света, то и дело скрещивались друг с другом. Данные об этих скрещиваниях продолжают уточняться и детализироваться. Постоянно обнаруживаются новые эпизоды гибридизации. Следить за этим интересно, вот только не запутаться все труднее.

Перечислим основные эпизоды, о которых мы уже рассказывали:

1) “неизвестные архаичные люди” (скорее всего, азиатские эректусы) с общими предками неандертальцев и денисовцев – “неандерсовцами” (см. раздел “Предки неандертальцев и денисовцев скрещивались с потомками древних евразийских эректусов” в главе 3),

2) те же или слегка другие “архаичные люди” (тоже, видимо, эректусы) с денисовцами (см. раздел “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” в главе 6),

3) древние сапиенсы с предками алтайских неандертальцев (см. раздел “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” в главе 6),

4) неандертальцы с денисовцами, причем не менее двух раз (см. раздел “Денни, дочь неандерталки и денисовца” в главе 3),

5) неандертальцы с вышедшими из Африки сапиенсами около 60–50 тыс. лет назад, благодаря этому эпизоду в геномах внеафриканских сапиенсов присутствует около 2 % неандертальской ДНК (книга 1, глава 5, раздел “Геном неандертальца”),

6) денисовцы с предками современных жителей Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании (книга 1, глава 5, раздел “Люди из Денисовой пещеры”).

А вот эпизоды, о которых мы либо упоминали вскользь, либо вообще не говорили, потому что к слову не пришлось:

7) Происходили неоднократные повторные скрещивания европейских и азиатских сапиенсов с неандертальцами (*Fu et al.,* 2015; *Vernot et al.,* 2016).

8) В геномах некоторых африканских народов, таких как пигмеи, хадза и сандаве, обнаружены следы гибридизации с неизвестной популяцией, отделившейся от предков сапиенсов примерно тогда же, когда разделились линии сапиенсов и “неандерсовцев”, – около 750–500 тыс. лет назад (*Lachance et al.,* 2012; *Hsieh et al.,* 2016).

9) В геномах жителей Западной Африки обнаружена значительная генетическая примесь от неизвестной африканской популяции, обособившейся, скорее всего, еще до разделения предков неандертальцев и сапиенсов (*Durvasula, Sankararaman,* 2020).

Поиск следов древних межвидовых скрещиваний интересен не только сам по себе – он дает бесценную информацию и о вымерших человечествах, и об истории наших предков. Например, пункты 8 и 9 из приведенного списка сообщают нам о том, что в Африке еще относительно недавно (уже после разделения некоторых современных африканских народов) водились какие-то неведомые люди, родственные сапиенсам не более, чем неандертальцы. Археологи их пока не нашли. Кем они были? Потомками человека из Брокен-Хилл (см. раздел “Гейдельбергские люди жили в Африке одновременно с ранними сапиенсами” в главе 5)? Или какой-то вовсе неизвестной нам веточкой человеческого рода?

Кроме того, анализируя неандертальские и денисовские примеси в геномах современных людей, мы можем узнать много нового о неандертальцах и денисовцах. Например, именно таким способом удалось выяснить, что денисовцы были разными: по-видимому, существовало не менее трех ветвей денисовцев, сильно отличавшихся друг от друга. Денисовская девочка *Denisova* 3 – представительница лишь одной из них. Откуда же мы узнали о двух других? Их “вычислили”,

анализируя денисовские примеси в геномах современных жителей Восточной Азии и Новой Гвинеи.

Искать следы межвидовой гибридизации можно разными способами, и ученые постоянно изобретают новые. Можно просто искать в современных геномах фрагменты ДНК, совпадающие с известными неандертальскими и денисовскими последовательностями. Но таким способом нельзя обнаружить примеси, доставшиеся нам от вымерших популяций, по которым нет палеогенетических данных. Чтобы найти такие примеси, используют другие статистические методы, позволяющие даже и вовсе не принимать во внимание данные по древним геномам. Эти методы основаны на том, что привнесенные (интрогрессированные) фрагменты ДНК должны иметь определенное распределение длин: чем больше времени прошло с момента гибридизации, тем меньше их средняя длина[23]. Кроме того, они должны содержать наборы тесно сцепленных, то есть расположенных по соседству, редких полиморфизмов. Если речь идет о гибридизации, происходившей уже после того, как предки разных рас и народов начали разбредаться по миру, то привнесенные участки должны встречаться только у некоторых, но не у всех современных популяций. Например, неандертальские примеси есть у всех внеафриканских сапиенсов, но отсутствуют у африканцев. Этот статистический подход, известный под названием “S*-статистика”, разрабатывается и совершенствуется уже довольно давно (*Plagnol, Wall,* 2006; *Vernot, Akey,* 2014).

В 2018 году американские генетики разработали новую, улучшенную версию S*-статистики, которую они назвали *Sprime*. Метод *Sprime* позволяет анализировать вместо последовательного обсчета коротких фрагментов сразу большие участки генома, а вместо попарных сравнений – данные сразу по множеству геномов. Кроме того, *Sprime*, в отличие от прежних версий, успешно справляется с таким осложняющим обстоятельством, как ограниченная миграция носителей интрогрессированных фрагментов ДНК в районы, населенные людьми без таких фрагментов. Например, этот метод позволил бы найти неандертальские примеси у неафриканцев, даже если бы некоторое (не слишком большое) число носителей этих примесей в далеком прошлом вернулось в Африку и скрестилось с местным населением. Конечно, без привлечения палеогенетических данных *Sprime* не определил бы, что это

именно неандертальские примеси, но он бы показал, что это привнесенные фрагменты ДНК.

Проверив новый метод на виртуальных (сгенерированных компьютером) геномах с известной историей, исследователи убедились, что он обладает повышенной надежностью и чувствительностью по сравнению с прежними версиями. Так, если две популяции разошлись сотни тысяч лет назад, период гибридизации был десятки тысяч лет назад и при этом в генофонд изучаемой популяции попало 3 % чужих генов, метод *Sprime* позволит обнаружить половину интрогрессированных фрагментов (остальные окажутся слишком короткими или содержащими слишком мало полиморфизмов, уникальных для второй популяции), а доля ложноположительных результатов будет не более 7 %.

Убедившись, что метод работает, ученые применили его к 5639 полным геномам современных людей со всех концов Евразии, включая и папуасов (*Browning et al.,* 2018). Количество и суммарная длина идентифицированных чужеродных фрагментов в геномах людей из разных популяций совпали с полученными ранее оценками доли неандертальской и денисовской ДНК в этих популяциях. В частности, подтвердилось, что у восточноазиатов примесей больше, чем у европейцев и южноазиатов.

Напомним, что все эти чужеродные фрагменты были выявлены при помощи метода *Sprime без использования палеогенетических данных*. Теперь, конечно, нужно было сравнить их с известными древними геномами. Ученые так и поступили, взяв для сравнения два наиболее качественно прочтенных генома – алтайского неандертальца (*Denisova* 5) и денисовской девочки (*Denisova* 3). Анализировались только те интрогрессированные участки, в пределах которых и у неандертальца, и у денисовца есть не менее десяти однонуклеотидных отличий от современных африканцев (у них, как считается, нет неандертальских и денисовских примесей). Для каждого такого участка определили степень его сходства, с одной стороны, с геномом алтайского неандертальца, а с другой – с геномом денисовца.

Результаты представлены на рисунке 6.2. Диаграммы, построенные для 20 внеафриканских популяций, отражают частоту встречаемости интрогрессированных фрагментов ДНК, характеризующихся разным уровнем сходства с геномами

алтайского неандертальца и денисовца. Изолинии на диаграммах соединяют точки, обозначающие одинаковое количество фрагментов, для которых характерно то или иное сходство с двумя древними геномами. Эти диаграммы заслуживают внимательного разглядывания.

На всех диаграммах мы видим маленькую компактную область в левом нижнем углу. Это фрагменты, которые были определены программой *Sprime* как интрогрессированные, но они при этом имеют мало общего как с неандертальской, так и с денисовской ДНК. Скорее всего, это ложноположительный сигнал, то есть фрагменты, которые на самом деле интрогрессированными не являются и были определены программой ошибочно. Судя по результатам предварительного моделирования, программа должна давать 5–7 % ложноположительных результатов, что и подтверждается.

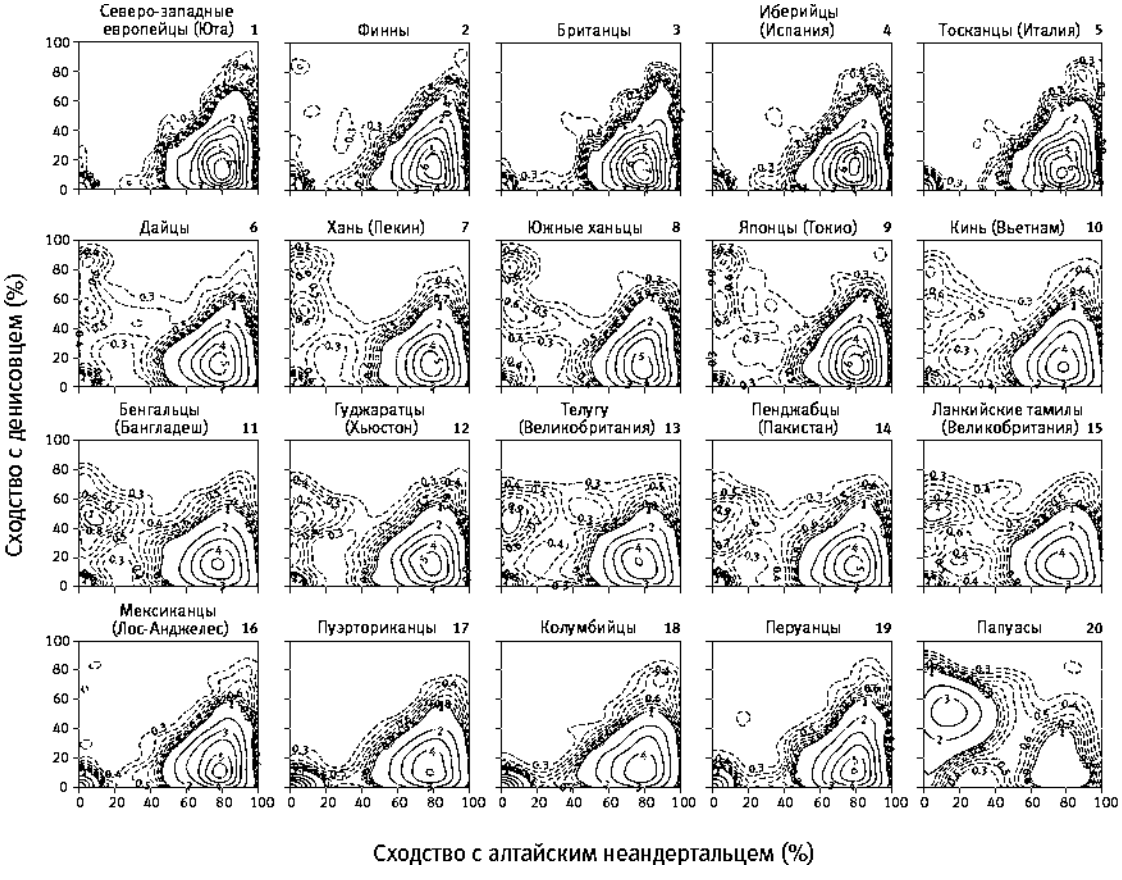


Рис. 6.2. *Изолинии, отражающие частоту встречаемости интрогрессированных фрагментов ДНК с определенным уровнем сходства с геномами алтайского неандертальца и денисовца для геномов* 20 *внеафриканских популяций. Популяции, представленные на диаграммах* 16–19 *(от*

мексиканцев до перуанцев), – это не индейцы, а люди смешанного, преимущественно европейского происхождения. Прочие пояснения в тексте. По рисунку из Browning et al., 2018.

На всех диаграммах мы также видим внушительный подъем в правом нижнем углу. Это наше неандертальское наследие. Фрагменты, унаследованные от неандертальцев, сходны с геномом алтайского неандертальца в среднем на 80 %. При этом сходство с геномом денисовца у них низкое – порядка 10–20 %. Здесь нужно вспомнить, что по ядерному геному денисовцы ближе к неандертальцам, чем к сапиенсам, а это значит, что общие предки денисовцев и неандертальцев успели накопить какое-то количество общих отличий от сапиенсов еще до того, как разделились. Именно поэтому сходство неандертальских фрагментов с денисовским геномом достоверно отличается от нуля.

Денисовских примесей среди исследованных популяций больше всего у папуасов (диаграмма 20). Средний уровень сходства денисовских включений в папуасских геномах с известным геномом денисовца – около 50 %, а с геномом алтайского неандертальца – те же 10–20 %. То, что сходство этих включений с геномом *Denisova* 3 составляет лишь 50 %, а не больше, означает, что те денисовцы, которые оставили свой след в геномах папуасов, были довольно дальней родней девочки из Денисовой пещеры. Они представляли другую популяцию денисовцев, которая обитала, возможно, далеко от Алтая.

В геномах современных жителей Южной Азии (бенгальцев, индусов и других, диаграммы 11–15) тоже есть денисовская примесь, хоть и не такая большая. Причем уровень сходства привнесенных участков с геномом денисовской девочки такой же, как у папуасов, – около 50 %. Это значит, что источником примеси, вероятно, была та же самая популяция денисовцев, не слишком близкая к алтайской.

В геномах европейцев (диаграммы 1–5) денисовских примесей практически нет, за исключением финнов (диаграмма 2), у которых есть немножко денисовской ДНК. Скорее всего, эта примесь попала к финнам вместе с порцией азиатских генов (*Sikora et al.,* 2014).

Самый интересный и неожиданный результат связан с восточноазиатами (три китайских выборки и одна японская,

диаграммы 6–9). Их денисовская примесь состоит из двух разнородных частей: одни денисовские фрагменты сходны с геномом алтайской девочки на 50 % (как у папуасов и южноазиатов), а другие – примерно на 80 %. Двугорбость распределения статистически значима. Следовательно, у общих предков китайцев и японцев, скорее всего, было два эпизода гибридизации с денисовцами. Один раз они скрещивались с той же популяцией, что оставила след в геномах папуасов и южноазиатов, а второй – с другими денисовцами, более близкими к алтайской популяции.

Эпизод с участием “50-процентных” денисовцев мог быть тем же самым, что и у предков папуасов и южноазиатов. Иными словами, в этом эпизоде могли участвовать еще общие предки папуасов и жителей Южной и Восточной Азии. Или, может быть, собственно с денисовцами скрещивались только предки папуасов, представлявшие одну из древнейших волн миграции сапиенсов на юго-восток Азии, а уже потом от них получили денисовскую примесь предки индусов, китайцев и японцев. Что же касается эпизода с участием “80-процентных” денисовцев, то в нем были задействованы *только* предки восточноазиатов (китайцев и японцев).

Определить временную последовательность эпизодов гибридизации в принципе можно по длине интрогрессированных фрагментов. В геномах восточноазиатов неандертальские фрагменты в среднем чуть короче, чем “50-процентные” денисовские, а те, в свою очередь, короче, чем “80-процентные” денисовские. Это указывает на возможную последовательность событий: сначала скрещивание с неандертальцами, потом с “50-процентными” денисовцами и, наконец, с “80-процентными” денисовцами. Однако исследователи честно отметили, что различия по длине фрагментов не являются статистически значимыми – и поэтому делать какие-то выводы на их основе преждевременно.

Новые данные поставили под сомнение идею о множественных эпизодах гибридизации предков современных европейцев и азиатов с неандертальцами. Неандертальские фрагменты ДНК не распадаются ни на какие кластеры, а это значит, что либо эпизод был только один, либо повторные скрещивания происходили с неандертальскими популяциями, очень близкими к той, с которой предки внеафриканских сапиенсов гибридизовались изначально около 55 тыс. лет назад. Второй вариант более вероятен, потому что у азиатов

достоверно больше неандертальской ДНК, чем у европейцев, и это на сегодняшний день не удается полностью объяснить действием отбора (то есть тем, что у предков европейцев отбор эффективнее вычищал неандертальскую примесь). Скорее всего, предки азиатов повторно скрещивались с неандертальцами, являвшимися близкой родней тех, с которыми ранее скрещивались общие предки всех внеафриканских сапиенсов.

Даже не надейтесь, что на этом изучение вклада денисовцев в генофонд современных людей завершилось или что нам уже все ясно по данному вопросу! В 2019 году были опубликованы результаты нового исследования, показавшие, что предки папуасов на самом деле тоже скрещивались не с одной, а как минимум с двумя разными популяциями денисовцев. Одна из них (получившая условное название D1) оставила свой генетический след только в геномах папуасов, а другая (D2) – папуасов и восточноазиатов. Обе эти популяции довольно далеки от алтайских денисовцев. И была, как мы уже знаем, третья популяция (D0), самая близкая к алтайским денисовцам, которая оставила свой след в геномах восточноазиатов, но не папуасов (рис. 6.3).

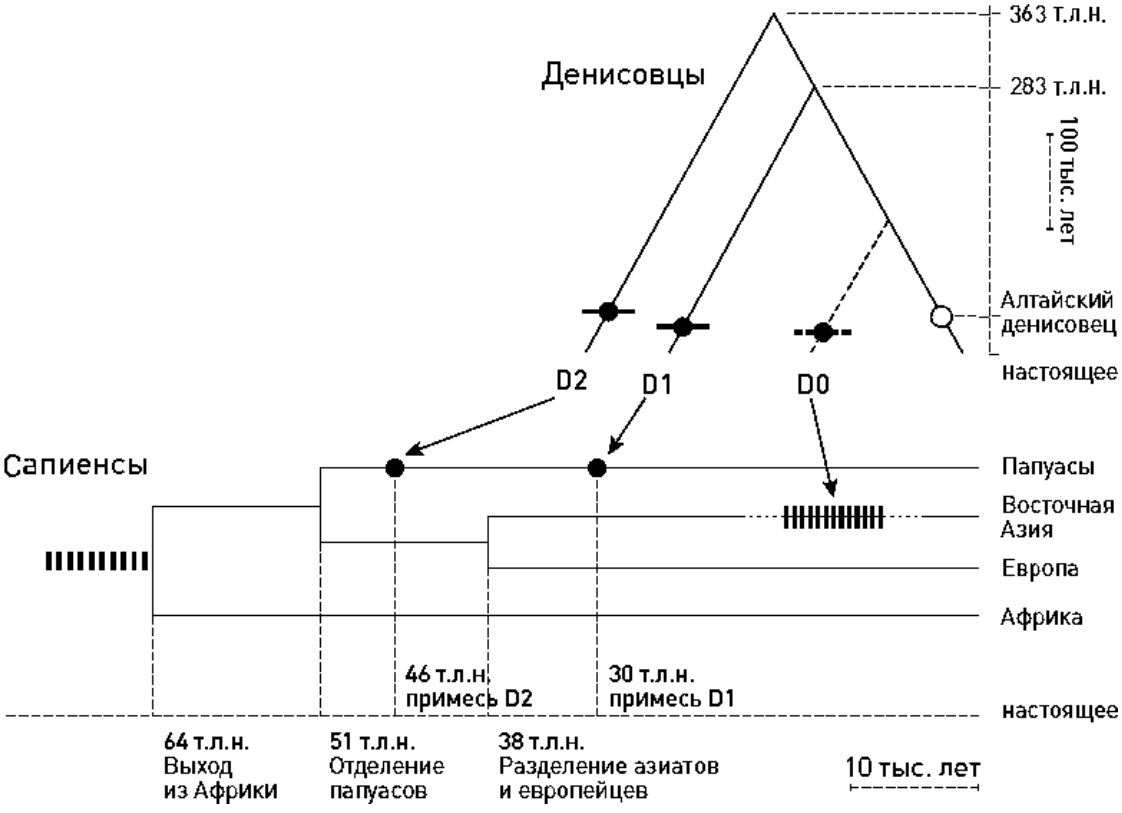


Рис. 6.3. *Схема, отражающая последовательность скрещиваний разных групп сапиенсов с тремя группами денисовцев. По рисунку из* Jacobs G. S. et al., 2019.

Пожалуй, самое интересное в этой истории то, что популяция D1, отделившаяся от предков алтайских денисовцев без малого 300 тыс. лет назад, скрещивалась с предками папуасов, по-видимому, прямо на Новой Гвинее, да еще и совсем недавно – всего 30–15 тыс. лет назад! На это указывает, в частности, распределение денисовских примесей D1 и D2 по территории Новой Гвинеи и близлежащих островов. Полученная раньше (46 тыс. лет назад) примесь D2 распределена равномерно, а более поздняя примесь D1 присутствует у жителей главного острова Новой Гвинеи в большем количестве, чем у аборигенов расположенной неподалеку Новой Британии, которые отделились от новогвинейцев, судя по генам, 15 тыс. лет назад. Все выглядит так, будто денисовцы жили на Новой Гвинее бок о бок с сапиенсами и продолжали скрещиваться с ними уже после того, как часть местных сапиенсов перебралась на Новую Британию (*Jacobs G. S. et al.,* 2019).

Если все это правда, то получается, что денисовцы, во-первых, были неплохими мореплавателями. Во-вторых, они продержались на этом свете дольше, чем все остальные виды людей, за исключением сапиенсов (неандертальцы вымерли, по последним данным, 40 тыс. лет назад, флоресские хоббиты – около 50 тыс. лет назад). Еще они могли как минимум *видеть* древние пещерные рисунки на Сулавеси и других островах, о которых мы, правда, еще не рассказали, но скоро расскажем (так и видишь туристическую группу денисовцев, прибывших поглазеть на современную живопись народов Юго-Восточной Азии). И еще: получается, что вытеснить или истребить флоресских хоббитов в принципе могли не сапиенсы, а денисовцы… В общем, простор для фантазий и дальнейших исследований открывается широкий.

В геномах поздних европейских неандертальцев не нашли следов гибридизации с сапиенсами

Стремительный прогресс палеогенетики во многом обусловлен совершенствованием методов извлечения ДНК из древних костей и дальнейшей ее очистки. Например, в 2015 году Сванте Пэабо и его коллеги из Института эволюционной антропологии Общества Макса Планка в Лейпциге обнаружили, что если древний костный материал обработать 0,5-процентным раствором гипохлорита натрия, то почти вся современная ДНК в пробе разрушается, а древняя страдает намного меньше. В результате доля древней ДНК в пробе может вырасти во много раз (*Korlević et al.,* 2015). Наряду с многочисленными хитростями, придуманными ранее, это позволяет извлечь бесценную генетическую информацию из костей, которые еще недавно казались совершенно безнадежными – так мало в них древней ДНК и так много современных загрязнений.

Именно из таких “бросовых” костей и зубов ученым удалось в 2018 году извлечь целых пять новых черновых (то есть прочтенных с невысоким покрытием) неандертальских ядерных геномов (*Hajdinjak et al.,* 2018). Точнее, новых геномов в итоге оказалось четыре, потому что косточка из хорватской пещеры Виндия, как выяснилось, принадлежала неандертальцу, чей ядерный геном уже успели прочесть раньше.

Все новые геномы принадлежат “поздним” европейским неандертальцам, жившим незадолго до вымирания вида, которое произошло, по современным данным, чуть менее 40 тыс. лет назад.

Напомним, что самый первый неандертальский ядерный геном был собран из фрагментов ДНК трех индивидов из Хорватии и имел небольшое покрытие (книга 1, глава 5). Затем были прочтены с высоким покрытием геномы неандертальской женщины из Денисовой пещеры, жившей 130–90 тыс. лет назад, и еще одной женщины из пещеры Виндия в Хорватии (Виндия-33.19), жившей немногим более 45 тыс. лет назад (именно ее геном случайно прочли еще раз в 2018 году). Кроме того, был вчерне прочтен геном неандертальца

из Мезмайской пещеры (Мезмайская-1), жившего 70–60 тыс. лет назад.

Таким образом, четыре новых ядерных генома: мужчины и женщины из Бельгии (Спи 94, Гойе Q56), женщины из Франции (Ле-Коте Z4) и еще одной особи мужского пола с Северного Кавказа (Мезмайская-2) – расширили базу для изучения генетического разнообразия неандертальцев примерно вдвое. Что касается неандертальских митохондриальных геномов, то их уже прочтено более двух десятков.

Одним из главных результатов работы стало филогенетическое дерево, основанное на семи неандертальских ядерных геномах (рис. 6.4). Все семь неандертальцев образуют на дереве единую кладу (ветвь), чуть более близкую к денисовцу, чем к современным людям. Это ожидаемый результат, подтверждающий сложившиеся представления о родственных связях неандертальцев, денисовцев и сапиенсов.

Внутри неандертальской ветви можно заметить разделение по возрасту: сильнее всех от остальных неандертальцев отличается самый древний индивид – женщина из Денисовой пещеры (“алтайский неандерталец”, *Denisova* 5), затем от общего ствола отделяется второй по древности индивид – Мезмайская-1.

Все пять поздних неандертальцев (Мезмайская-2, Виндия-33.19, два “бельгийца” и “француженка”) генетически близки друг к другу. Внутри этой группы соблюдается правило, характерное для современных людей: географическая близость коррелирует с генетическим родством.

На этом фоне примечательно то обстоятельство, что поздний неандерталец Мезмайская-2 оказался ближе к поздним неандертальцам из Хорватии, Франции и Бельгии, чем к более древнему индивиду из той же пещеры (Мезмайская-1). По-видимому, это говорит о миграциях поздних неандертальцев, происходивших незадолго до их окончательного вымирания. Имеющихся данных недостаточно, чтобы понять направление миграции: то ли особи из Западной Европы пришли на Северный Кавказ, то ли наоборот. В любом случае эти переселения приходятся на эпоху, когда климат в Европе был суровым и переменчивым. Сильные похолодания могли приводить к вымиранию локальных популяций неандертальцев, после чего обезлюдевшие районы вновь заселялись потомками уцелевших групп.

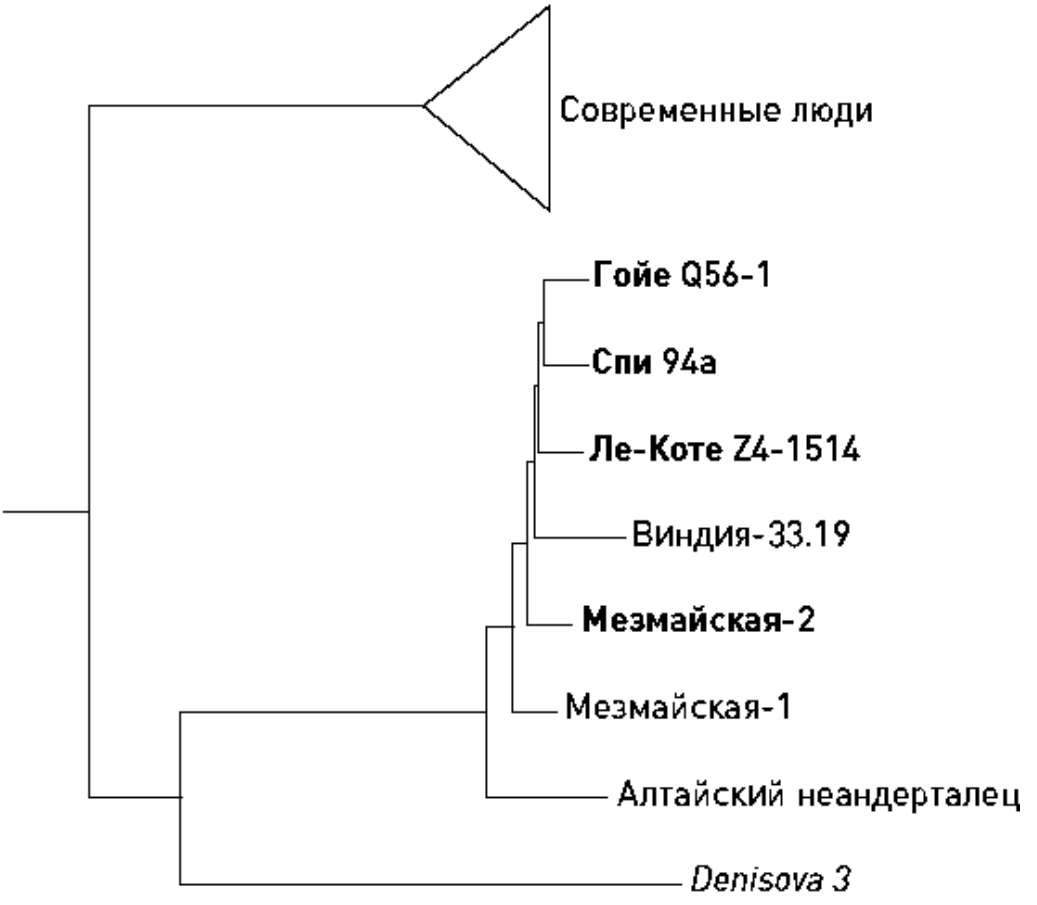


Рис. 6.4. *Филогенетическое дерево поздних* Homo*, построенное по ядерной ДНК. Жирным шрифтом выделены новые неандертальские геномы. По рисунку из* Hajdinjak et al., 2018.

Исследователи попытались найти в поздних неандертальских геномах сапиентные примеси, но ничего не обнаружили. Этот результат можно назвать неожиданным, потому что из пяти поздних неандертальцев четверо (все, кроме Виндия-33.19) жили уже после прихода сапиенсов в Европу. Между тем кроманьонец из румынской пещеры Оасе, живший 42–37 тыс. лет назад, имел предка-неандертальца в четвертом-шестом колене (*Fu et al.,* 2015). Это значит, что сапиенсы, придя в Европу, все-таки скрещивались с местными неандертальцами. Правда, генетическое наследие кроманьонца из Оасе (и других поздних европейских гибридов, ведь человек из Оасе вряд ли был единственным в своем роде) не дошло до современных европейцев. Может быть, потому, что гибриды имели пониженную приспособленность, а возможно, потому, что тем

племенам кроманьонцев, которые гибридизовались в Европе с неандертальцами, просто “не повезло”. На этом фоне полное отсутствие сапиентных примесей в геномах поздних неандертальцев выглядит довольно неожиданно. Для уверенных выводов данных явно недостаточно, но можно пофантазировать о том, что невесты из слабого и отсталого племени скорее будут переходить в племя сильное и процветающее, чем наоборот, а еще – о предполагаемой патрилокальности[24] поздних *Homo*. На патрилокальность указывает, в частности, характер внутригрупповых родственных связей у неандертальцев из Эль-Сидрон, у которых все мужчины в группе были кровной родней, а женщины – нет (книга 1, глава 5, раздел “Людоеды”).

Интересным получилось сравнение степени родства изученных неандертальцев с той неандертальской популяцией, что скрещивалась с вышедшими из Африки сапиенсами 55 тыс. лет назад и оставила свой двухпроцентный след в геномах внеафриканских сапиенсов. Понятно, что о ее генофонде можно судить по тем неандертальским фрагментам, которые сохранились в наших геномах. Оказалось, что эта популяция генетически дальше всего от алтайского неандертальца, зато всем остальным неандертальцам с известными геномами она родственна в одинаковой степени.

На основании новых генетических данных ученые попытались датировать точки ветвления дерева, показанного на рисунке 6.4. Вот что у них получилось:

1) Отделение предков сапиенсов от предков неандертальцев и денисовцев – 530 тыс. лет назад.

2) Разделение неандертальцев и денисовцев – 400 тыс. лет назад.

3) Отделение предков алтайского неандертальца от всех остальных неандертальцев с известными геномами – 150 тыс. лет назад.

4) Отделение той популяции, с которой скрещивались вышедшие из Африки сапиенсы, от остальных неандертальцев с известными геномами – после 150, но до 90 тыс. лет назад.

5) Отделение предков индивида Мезмайская-1 от поздних европейских неандертальцев – 90 тыс. лет назад.

Эти грубые, предварительные датировки наверняка еще не раз будут пересматриваться и уточняться.

Главное значение этого исследования в том, что оно показало: развитие методов палеогенетики продолжается ударными темпами. Полные ядерные геномы уже возможно извлекать из косточек, которые совсем недавно считались бесполезным археологическим балластом с крайне низким содержанием древней ДНК. Вероятно, не за горами тот день, когда станут реальностью масштабные популяционно-генетические исследования вымерших популяций.

Зачем нам гены вымерших видов?

Изучая геномы неандертальцев и денисовцев и сравнивая их с нашими, когда-нибудь мы приблизимся к пониманию того, почему они вымерли, а мы все еще здесь. Однако нужно помнить, что эти виды эволюционировали и вполне себе здравствовали в течение сотен тысяч лет. Они приспособились к таким условиям и заселили такие климатические зоны, о которых ни один примат до них и помыслить не смел. Следовательно, в их биологии были какие-то сильные стороны, позволившие им адаптироваться к жизни на широких, переменчивых и разнообразных ландшафтах Евразии. Поэтому сапиенсам, получившим в результате скрещиваний с денисовцами и неандертальцами часть их генетического материала, могли достаться и какие-то их адаптивные свойства. Если бы неандертальцы и денисовцы выжили, то такое же рассуждение можно было применить и к ним: какие адаптивные свойства сапиенсов достались им в наследство? Жаль, что игра теперь идет только в одни ворота – у нас слишком мало геномов, скажем, алтайских неандертальцев, чтобы судить о пользе или вреде тех генов, которые достались им от древних сапиенсов. А у европейских неандертальцев наших генов почему-то вообще не нашли (см. раздел “В геномах поздних европейских неандертальцев не нашли следов гибридизации с сапиенсами” выше). Так или иначе, поиск адаптивного наследия денисовцев и неандертальцев – это интригующая тема для исследований. И они были развернуты сразу же после опубликования черновых ядерных геномов – неандертальских и денисовского.

Например, уже в 2011 году было проведено исследование (*Abi-Rached et al.,* 2011), касающееся главного комплекса гистосовместимости (ГКГ). Гены ГКГ класса I играют у позвоночных ключевую роль в борьбе с вирусными инфекциями, а также с переродившимися клетками собственного организма. У человека этих генов три, называются они *HLA-A, HLA-B* и *HLA-C* и располагаются все вместе, единым кластером, на шестой хромосоме.

Чтобы стала понятнее суть исследования, скажем два слова о биологии белков ГКГ. Они необходимы для того, чтобы специализированные клетки иммунной системы – Т-лимфоциты и NK-лимфоциты – могли своевременно распознать

присутствие в клетках организма чужеродных белков, например вирусных. Все белки, имеющиеся в клетке, рано или поздно отправляются на переработку: специальные молекулярные “мясорубки” – протеасомы – режут их на короткие фрагменты. Некоторые из этих фрагментов – пептиды длиной по 8-10 аминокислот – присоединяются к белкам ГКГ и вместе с ними мигрируют на поверхность клетки. Сидящие на поверхности клетки комплексы из белков ГКГ и прикрепленных к ним коротких пептидов представляют собой что-то вроде биохимического паспорта клетки. Лимфоциты “ощупывают” их своими рецепторами, и если будет замечен чужеродный пептид, клетка может быть атакована и уничтожена.

Каждый белок ГКГ может прикрепить к себе не любой пептид из 8-10 аминокислот, а только принадлежащий к определенному классу, то есть с определенными аминокислотами в нескольких ключевых позициях. Поэтому от набора генов ГКГ зависит, от каких вирусов организм будет хорошо защищен, а от каких – не очень: если есть белок ГКГ со сродством к аминокислотной последовательности конкретного вируса, то защита сработает, а если нет, то увы. Поскольку вирусов много и они быстро эволюционируют, гены ГКГ находятся под действием так называемого балансирующего отбора, поддерживающего высокий уровень генетического полиморфизма[25]. И действительно, гены ГКГ класса I чрезвычайно полиморфны: каждый из них присутствует в генофонде в виде сотен вариантов (аллелей). Хотя у отдельно взятого человека в геноме может быть, конечно, только по два аллеля каждого из трех генов.

Не исключено, что полиморфизм генов ГКГ дополнительно поддерживается половым отбором, поскольку многие позвоночные выбирают партнеров на основе индивидуального запаха, который во многом определяется набором пептидов ГКГ, причем предпочтение часто отдается запаху, несхожему со своим собственным[26]. Такой алгоритм выбора партнера дает преимущество редким аллелям ГКГ, и в том же направлении действует отбор, осуществляемый эпидемиями вирусных заболеваний.

Логично предположить, что среди неандертальских и денисовских генов, попавших в генофонд внеафриканских сапиенсов, нашим предкам могли особенно пригодиться какие-то аллели ГКГ. Ведь вышедшие из Африки сапиенсы наверняка были хуже приспособлены к местным инфекциям, чем

коренные обитатели Евразии, поэтому такое заимствование могло оказаться для них полезным.

Чтобы проверить эту гипотезу, ученые сопоставили набор аллелей генов *HLA-A, HLA-B* и *HLA-C* у трех неандертальцев из пещеры Виндия в Хорватии (у всех них, кстати, набор аллелей ГКГ класса I оказался одинаковым, что свидетельствует об очень близком родстве) и у девочки из Денисовой пещеры с разнообразием аллелей этих генов у нынешнего человечества.

Почти все аллели ГКГ класса I, обнаруженные у неандертальцев и денисовской девочки, встречаются в генофонде современного человечества, причем многие из них распространены исключительно за пределами Тропической и Южной Африки. Это согласуется с гипотезой о том, что такие аллели были заимствованы нашими предками у неандертальцев и денисовцев – иначе трудно объяснить, почему их нет у коренных африканцев. Есть и другие статистические аргументы в пользу заимствования.

Некоторые аллели ГКГ, предположительно заимствованные внеафриканскими сапиенсами у денисовцев и неандертальцев, оказались полезными и были поддержаны отбором. Это видно по высокой частоте их встречаемости. Так, суммарная частота встречаемости всех предположительно заимствованных аллелей *HLA-A* кое-где в Восточной Азии превышает 60 %, а в горных районах Новой Гвинеи приближается к 100 %. Один из широко распространенных заимствованных аллелей (он называется *HLA-A**11) обеспечивает эффективную защиту от вируса Эпштейна – Барр. В чем состоит специфика остальных неандертальских и денисовских аллелей, пока не известно.

В 2014 году команда генетиков из двадцати научных лабораторий пяти стран под руководством Расмуса Нильсена из Калифорнийского университета в Беркли изучила еще один яркий пример удачного (поддержанного отбором) заимствования чужого аллеля предками современных людей (*Nielsen et al.,* 2014). Мы уже упоминали об этой истории в главе 4, в разделе “Денисовцы жили в Тибете 160 тысяч лет назад”, посвященном тибетскому денисовцу. Да, речь идет о гене *EPAS*1. Этот ген кодирует транскрипционный фактор, который помогает людям адаптироваться к пониженному уровню кислорода. Он регулирует давление в сосудах, а также развитие и работу сердечной мышцы.

Исследование показало, что у современных тибетцев распространены особые аллели этого гена, которые увеличивают количество гемоглобина в эритроцитах. Число эритроцитов остается при этом прежним. Носители “тибетских” вариантов имеют повышенный уровень гемоглобина, где бы они ни жили. Для этих аллелей характерен ряд специфических нуклеотидных замен в гене *EPAS*1. Ясно, что тибетские варианты распространились под действием отбора как приспособление к высокогорным условиям. Другой путь адаптации к нехватке кислорода – увеличение числа самих эритроцитов – чреват осложнениями, так как при этом возрастает риск тромбозов.

Встречаются ли эти “высокогорные” аллели у других народов? К тибетцам наиболее близки (и территориально, и исторически) китайцы. Поэтому ученые сравнили участок ДНК с геном *EPAS*1 у 40 китайцев и 40 тибетцев. Разница между наборами нуклеотидных замен у китайцев и тибетцев оказалась значительной, а один характерный тибетский нуклеотидный мотив не был встречен ни у одного из 40 китайцев. Результат удивительный при такой большой выборке! Тогда ученые взяли данные по этому гену из мировых коллекций по представителям разных рас (1000 *Genomes Project* и *The Sequence Read Archive*). Тут улов был хоть и ненулевым, но ничтожным: из всех имеющихся последовательностей только в двух (у северного и южного китайцев) обнаружился уникальный тибетский мотив. Больше он ни у кого не нашелся. Хотя нет – нашелся, и тут нужно бы поставить большой восклицательный знак. Геном с четкой тибетской росписью принадлежал не современному человеку, а денисовцу, той самой девочке из Денисовой пещеры. Таким образом, у современных тибетцев и древних денисовцев была общая адаптация к высокогорной гипоксии.

Как получилось, что денисовский вариант *EPAS*1 достался только тибетцам? Есть несколько возможностей. Например, этот аллель мог быть наследием общего предка денисовцев и сапиенсов, которое у всех сапиенсов, кроме тибетцев, по тем или иным причинам потерялось. Или же денисовцы могли скрещиваться с общими предками китайцев и тибетцев, но у китайцев денисовский аллель впоследствии почти исчез, сохранившись в качестве крайне редкого варианта. Для этих и других возможных сценариев были рассчитаны ожидаемые распределения частот встречаемости тибетских аллелей у современных народов, в разной степени родственных тибетцам.

Тут учитывались данные по общей величине денисовской примеси у разных народов и оценочное время их расхождения. Расчеты показали, что наиболее вероятен такой сценарий: денисовцы скрещивались с предками китайцев и тибетцев и оставили смешанное потомство, в одной из ветвей которого в силу адаптивного преимущества распространились денисовские аллели гена *EPAS*1, а в другой эти аллели были почти полностью утрачены за ненадобностью. Не исключено, что в генофонд китайцев небольшая примесь тибетских аллелей была привнесена уже в исторические времена – все же два народа не отделены друг от друга глухим репродуктивным барьером.

Зачем самим денисовцам понадобились “высокогорные” варианты *EPAS*1, сначала было непонятно. Этот вопрос прояснился с открытием тибетского денисовца, когда обнаружилось, что некоторые денисовцы на самом деле жили высоко в горах (см. раздел “Денисовцы жили в Тибете 160 тысяч лет назад” в главе 4).

В геномах современных людей обнаружены и другие неандертальские и денисовские аллели, влияющие (слабо, но достоверно) на наше здоровье. О некоторых из них рассказано в нашей книге “Перспективы отбора” (*Марков, Наймарк,* 2019). Например, известны неандертальские аллели, наличие которых чуть-чуть повышает риск депрессии у современных европейцев (*Simonti et al.,* 2016). Любопытно, что эти неандертальские полиморфизмы, по-видимому, влияют на активность генов, функции которых связаны с циркадными (суточными) ритмами. Можно предположить, что сапиенсам в свое время пригодились эти неандертальские аллели, ведь сапиенсы пришли из Африки в места с иным режимом освещенности, где зимой дни короче, а летом – длиннее, чем на их исторической родине. Наверное, заимствованные у неандертальцев гены помогли пришельцам перенастроить свои “биологические часы”. Ну а потом, с развитием цивилизации и электрического освещения, то, что было полезно охотникам-собирателям, могло не подойти к новым условиям жизни и стать немного вредным – например, повысить риск депрессии. Ведь известно, что вероятность развития депрессии связана в том числе с режимом освещенности – и, должно быть, со способностью организма под него подстраиваться.

В 2020 году, в разгар коронавирусной эпидемии, генетики нашли участок человеческого генома, нуклеотидные вариации в котором значимо влияют на шансы заболеть тяжелой формой

COVID-19. Этот фрагмент третьей хромосомы длиной около 50 тыс. пар оснований включает в себя шесть генов и встречается у современных людей в нескольких вариантах, один из которых повышает шансы попасть в больницу с тяжелой формой COVID-19 примерно в 1,6 раза. Палеогенетики Сванте Пэабо и Хуго Зеберг показали, что этот “аллель риска” имеет неандертальское происхождение (*Zeberg, Pääbo,* 2020). Вместе с другими неандертальскими генами он попал в генофонд внеафриканских сапиенсов в результате гибридизации 60–50 тыс. лет назад. Частота встречаемости “аллеля риска” сильно варьирует в зависимости от региона: в Африке и Восточной Азии она близка к нулю, в Европе составляет 8 %, в Южной Азии – 30 % (максимум отмечен в Бангладеш – 38 %). Объяснить столь большие различия, особенно между Восточной и Южной Азией, можно только сильным отбором, который в разных регионах действовал по-разному. Логично предположить, что главным фактором отбора были какие-то патогены. Может быть, неандертальский аллель, снижающий сопротивляемость новой коронавирусной инфекции, в Китае подвергался отрицательному отбору во время каких-то прежних эпидемий, вызванных другими коронавирусами, а в дельте Ганга на него действовал положительный отбор, потому что он обеспечивал защиту от каких-то других патогенов. Но пока все это лишь домыслы, поскольку неизвестно, какие именно особенности неандертальского фрагмента ДНК ответственны за повышенный риск тяжелого протекания COVID-19 и каков механизм их действия. Когда-нибудь, возможно, мы узнаем, от каких патогенов защищал этот аллель неандертальцев (а также предков нынешнего населения Южной Азии), но пока говорить об этом рано. Одно можно сказать наверняка: в 2020 году с некоторыми нашими современниками неандертальское наследие сыграло злую шутку.

Чужие гены и заселение Австралии

Благодаря стремительному развитию палеогенетики и методов секвенирования и анализа геномов уже к середине 2010-х годов каждый школьник знал, что все современное человечество родом из Африки, что население остальных континентов происходит от небольшой группы выходцев с африканской прародины, которые сначала немного поскрещивались с неандертальцами, а затем заселили Евразию, Австралию и, наконец, Америку. А еще – что предки папуасов и австралийских аборигенов успели вдобавок поскрещиваться с денисовцами. Это всем известно, этим никого не удивишь. Даже трудно поверить, что вплоть до конца 2000-х ни о каких денисовцах никто и слыхом не слыхивал!

По мере накопления геномных данных история древних миграций *Homo sapiens* быстро уточняется и детализируется. И в этом ученым очень помогают неандертальские и денисовские примеси, служащие своеобразными маркерами происхождения и родственных связей современных человеческих популяций.

Однако для дальнейшего продвижения требуются всё большие объемы данных. Еще недавно важные новые выводы делались на основе качественного прочтения одного-единственного современного генома. Так, в 2011 году анализ генома австралийского аборигена показал, что заселение Восточной Азии сапиенсами проходило в два этапа, причем представители первой миграционной волны скрещивались с денисовцами и дали начало папуасам и австралийцам, а современное население Восточной Азии состоит в основном из потомков второй волны, которая отчасти смела, а отчасти ассимилировала предшественников (*Rasmussen et al.,* 2011).

Но к середине 2010-х годов для внесения уточнений в имеющуюся картину требовались уже многие десятки, а лучше сотни новых геномов, принадлежащих представителям человеческих популяций со всего мира, особенно из его самых глухих уголков. Добыть, обработать и осмыслить такой объем данных под силу только огромным международным коллективам.

В сентябре 2016 года в журнале *Nature* была опубликована статья 75 ученых из 16 стран. В ней приведены результаты анализа геномов 83 австралийских аборигенов и 25 папуасов из

горных районов Новой Гвинеи (*Malaspinas et al.,* 2016). Исследование прояснило историю заселения Сахула – древнего материка, который во время последнего оледенения, закончившегося около 10 тыс. лет назад, объединял Австралию, Новую Гвинею, Тасманию и прилегающие участки шельфа. Новейшие уточненные датировки археологических находок свидетельствуют о том, что люди заселили Сахул примерно 50–45 тыс. лет назад[27]. Для этого им пришлось переправиться через морские проливы, отделявшие Сахул от материковой Азии, которая в то время соединялась с западными островами Малайского архипелага (Суматрой, Явой, Борнео), но никогда не составляла единого целого с Сахулом (см. раздел “Больше хоббитов, хороших и разных” в главе 2).

Один из самых спорных вопросов состоит в том, являются ли коренные обитатели Новой Гвинеи и Австралии потомками той же самой группы выходцев из Африки, которая дала начало всему остальному внеафриканскому человечеству, или они происходят от другой, более ранней волны мигрантов. Различие между этими версиями в действительности не так уж велико. Хорошо обоснованная гипотеза однократного исхода из Африки предполагает, что неандертальская примесь, присутствующая в геномах европейцев, азиатов и австралийцев, имеет единое происхождение. Предковая популяция вышла из Африки, поскрещивалась с неандертальцами где-то на Ближнем Востоке 60–50 тыс. лет назад, а затем от нее стали расходиться в разные стороны волны переселенцев. Одна группа, первой отправившаяся на юго-восток Азии, скрещивалась с денисовцами и заселила Новую Гвинею и Австралию. Другая группа подразделилась на предков современных европейцев и предков азиатов. Последние достигли Восточной Азии, вытеснив оттуда предшественников, но до Австралии не добрались. Они, вероятно, тоже скрещивались с денисовским населением. Вторая версия (два исхода из Африки), поддерживаемая некоторыми археологами и генетиками, предполагает, что предки папуасов и австралийцев вышли из Африки раньше остальных и получили свою неандертальскую примесь независимо от предков европейцев и азиатов.

Анализ геномов австралийцев и папуасов проводился при помощи разнообразных статистических методов и изощренного моделирования. В частности, наблюдаемые спектры частот аллелей сравнивались с теми, которые получаются в моделях

при тех или иных допущениях об истории изучаемых популяций. Имея в своем распоряжении качественно отсеквенированные геномы неандертальцев, денисовца, а также многочисленных современных европейцев и азиатов, ученые смогли уверенно идентифицировать в австралийских и новогвинейских геномах “чужеродные” участки, полученные как в глубокой древности от неандертальцев и денисовцев, так и в недавнем прошлом от европейских и азиатских сапиенсов.

Выводы сводятся к следующему. В первую очередь – коренное население Австралии и Новой Гвинеи явно происходит от единой предковой популяции, заселившей Сахул примерно 50 тыс. лет назад (95-процентный доверительный интервал: 54–35 тыс. лет назад). Предки папуасов и австралийцев отделились друг от друга около 37 (40–25) тыс. лет назад – до того, как началась дивергенция современных племен и народов Австралии и Новой Гвинеи, и задолго до отделения этих массивов суши друг от друга. Центральные районы Австралии, подвергшиеся резкому опустыниванию во времена последнего ледникового максимума (27–20 тыс. лет назад), стали серьезной преградой на пути свободного обмена генами между популяциями северо-востока и юго-запада Австралии. Кроме того, в геномах аборигенов, населяющих австралийские пустыни, обнаружены следы действия отбора на ряд генов. Это гены, связанные, во-первых, с адаптацией к холоду (по ночам в австралийских пустынях бывает прохладно), а во-вторых, к недостатку питьевой воды. Выяснилось также, что у современных австралийских аборигенов европейские варианты Y-хромосомы встречаются примерно в 15 раз чаще, чем европейские варианты митохондриальной ДНК, что недвусмысленно указывает на асимметричный характер межрасовых связей в колониальный период. Типичную родительскую пару в те времена составляли мужчина-европеец и женщина-австралийка.

Подтвердились данные о том, что коренное население Новой Гвинеи и Австралии превосходит все остальные человеческие популяции по доле ДНК, унаследованной от денисовцев. Четырехпроцентная денисовская примесь была получена предками папуасов и австралийцев до их разделения и, возможно, незадолго до прихода в Сахул – 44 (50–31) тыс. лет назад (это была примесь от той денисовской популяции, которая впоследствии получила условное название D2, а датировка в том же исследовании подтвердилась, см. раздел “Предки

азиатов скрещивались с несколькими разными популяциями денисовцев” выше и рис. 6.3).

Неандертальская примесь в геномах папуасов и австралийцев явно имеет то же происхождение, что и неандертальская ДНК, унаследованная европейцами и азиатами. В частности, нет различий по средней длине неандертальских фрагментов, что говорит о единовременном получении этой примеси. Таким образом, результаты свидетельствуют в пользу сценария однократного исхода из Африки: предки внеафриканского человечества вышли из Африки, поскрещивались с неандертальцами и только после этого разделились на предков австралийцев и папуасов с одной стороны и европейцев с азиатами – с другой. Впрочем, полученные данные не доказывают, что не было более древних волн выходцев из Африки, а лишь позволяют утверждать, что эти волны не внесли большого вклада в генофонд современных австралийцев и папуасов.

Неандертальские фрагменты ДНК в геномах австралийцев и папуасов в среднем несколько короче, чем денисовские. Это согласуется с тем, что неандертальская примесь была получена раньше, чем денисовская.

Одновременно со статьей про австралийцев и папуасов в том же номере журнала *Nature* была опубликована еще одна работа, подписанная 79 авторами, среди которых немало российских исследователей, а также знаменитый первопроходец палеогенетики Сванте Пэабо (*Mallick et al.,* 2016). В статье сообщается о результатах амбициозного проекта *Simons Genome Diversity Project*, в рамках которого были получены геномные последовательности 300 человек из 142 популяций, покрывающих значительную часть генетического, лингвистического и культурного разнообразия человечества.

В очередной раз подтвердился ряд установленных ранее фактов, таких как приуроченность самых древних разветвлений генеалогического дерева человечества к Африканскому континенту, наличие у всего внеафриканского человечества примеси неандертальских генов, а у жителей Австралии, Новой Гвинеи и Океании – еще и денисовских. Ученым удалось уточнить количественные оценки этих примесей у разных популяций. Подтвердилось, что максимальная доля неандертальской ДНК характерна для жителей Восточной Азии, а у южно– и восточноазиатских популяций есть также заметная

денисовская примесь, хотя она далеко не так велика, как у австралийцев и папуасов.

Исследователи на своем материале тоже пытались сравнить гипотезы однократного или двукратного исхода из Африки и пришли к тем же выводам. Если предполагаемая древняя волна выходцев из Африки и внесла какой-то вклад в генофонд папуасов и австралийцев, то вклад этот невелик (не превышает нескольких процентов). При этом в статье подчеркивается, что миграционные волны, не оставившие заметных следов в генах современных людей, наверняка были. Например, человек из Усть-Ишима (см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” в главе 7) почти наверняка был представителем одной из таких волн.

Сравнив количество продвинутых (не таких, как у шимпанзе) аллелей у разных человеческих популяций, исследователи пришли к выводу, что у внеафриканских популяций темп накопления мутаций был примерно на 5 % выше, чем у африканцев. Причины могут быть самыми разными, например, не исключено, что у выходцев из Африки немного ускорилась смена поколений.

А еще авторы проверили гипотезу о том, что резкие поведенческие и культурные изменения, произошедшие в разных человеческих популяциях 50–40 тыс. лет назад (“верхнепалеолитическая революция”; книга 1, глава 6), имели под собой генетическую основу, то есть были связаны со стремительным распространением каких-то мутаций, повлиявших на работу мозга наших предков. В таком случае в геномах людей из разных популяций должны быть следы так называемого выметания полиморфизма отбором: в окрестностях мутации, быстро распространившейся под действием отбора, должен быть резко понижен уровень нейтрального полиморфизма (см. главу 2 нашей книги “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”). Ничего подобного в исследованных геномах не обнаружилось. Этот результат согласуется с гипотезой о том, что верхнепалеолитическая революция была результатом культурной, а не биологической эволюции. Впрочем, нужно иметь в виду, что геномные данные противоречат лишь идее о небольшом числе мутаций с сильным положительным эффектом, которые стремительно распространились во всех человеческих популяциях. Они не противоречат

предположению о том, что какую-то роль в верхнепалеолитической революции могли сыграть изменения частот многочисленных взаимозаменимых аллелей со слабыми эффектами, или о том, что мутации с сильным эффектом распространились тогда не во всех человеческих популяциях, а только в некоторых (впрочем, последний вариант трудно обсуждать в научной печати из-за его очевидной неполиткорректности).

Еще одна попытка сопоставить гипотезы однократного или двукратного исхода из Африки – и на этот раз с другими выводами! – была предпринята коллективом из 98 исследователей, работающих в 74 научных учреждениях 27 стран (включая многие страны бывшего СССР: Эстонию, Россию, Украину, Беларусь, Узбекистан, Киргизию, Казахстан, Грузию и Армению). Опубликованная работа рапортует о проекте *Estonian Biocentre Human Genome Diversity Panel*, в рамках которого отсеквенировано 483 генома из 148 популяций (*Pagani et al.,* 2016).

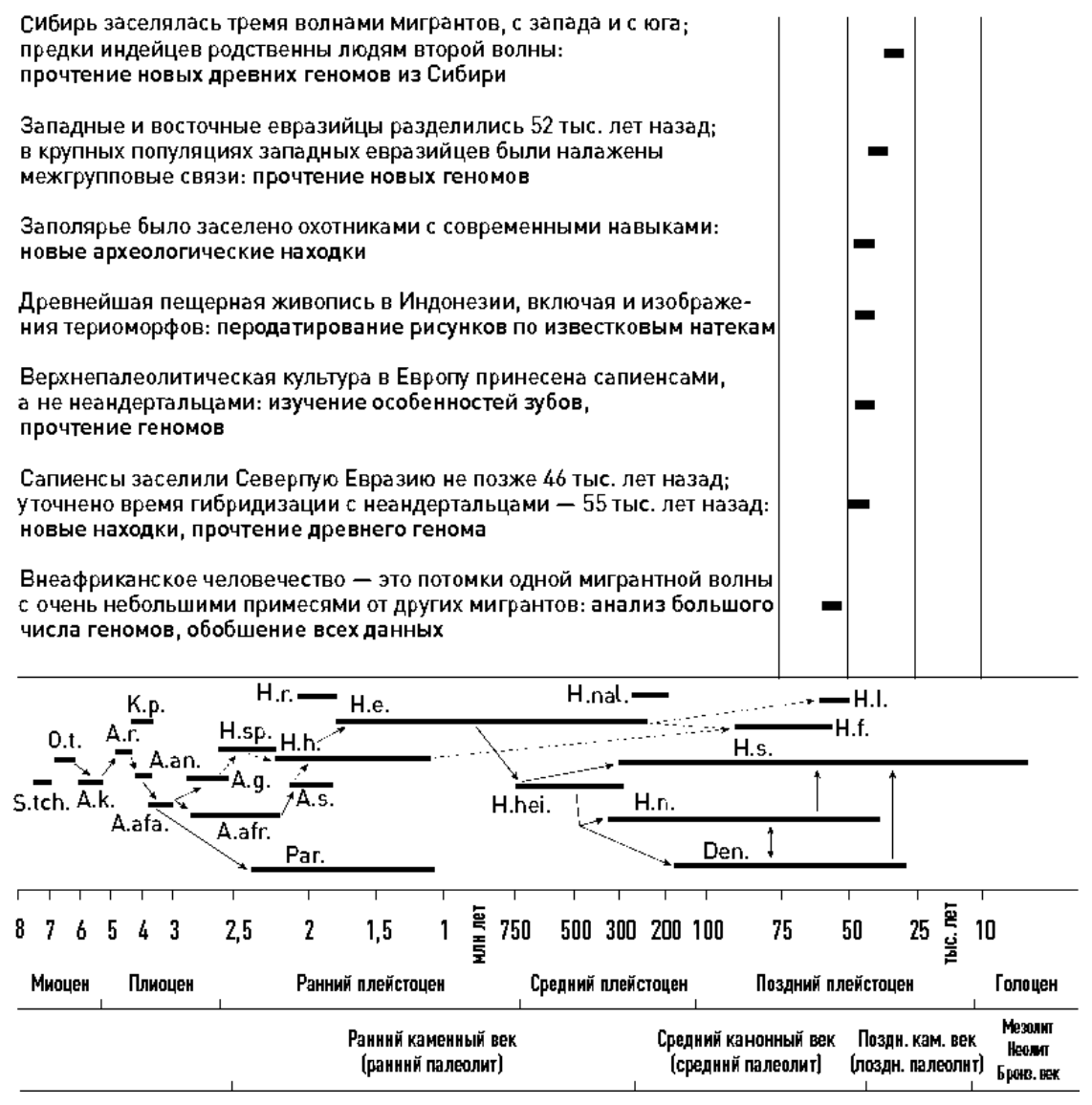
Проанализировав имеющиеся в их распоряжении геномы (в том числе коренных обитателей Сахула), исследователи пришли к выводу, что в геномах папуасов все-таки есть признаки более раннего выхода из Африки. Несколько хитроумных тестов показали чуть более древнее время дивергенции папуасов и африканцев по сравнению со временем дивергенции африканцев с европейцами и азиатами. Эти результаты не удается списать на денисовские примеси, которые немного уменьшают сходство геномов папуасов с остальными современными геномами. Ученые проверили несколько альтернативных объяснений, включая предположение о скрещивании с еще какой-то третьей древней популяцией, помимо денисовцев и неандертальцев. Однако подтвердилось другое предположение: в геномах папуасов, помимо генов выходцев из Африки “главной” волны (от которой происходят европейцы и азиаты) и помимо генов неандертальцев и денисовцев, по-видимому, есть небольшая (1,9 %) примесь ДНК сапиенсов, отделившихся от африканцев около 120 тыс. лет назад. То есть раньше, чем отделились от африканцев предки европейцев и азиатов (это произошло около 75 тыс. лет назад). Этот результат согласуется с моделью двух исходов из Африки.

Впрочем, данный вывод на самом деле не противоречит первым двум исследованиям, которые не исключили наличия *небольшого* вклада более древних выходцев из Африки в

генофонд жителей Сахула. Ну а в том, что геномы аборигенов Новой Гвинеи и Австралии происходят из того же основного источника, что и геномы европейцев и азиатов, все три исследования сходятся.

Существование древних волн выходцев из Африки подтверждается археологическими данными (книга 1, глава 6, раздел “Первые шаги”). Более того, примесь генов представителей одной из таких волн обнаружена у алтайских неандертальцев (см. раздел “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” выше). Возможно, дальнейшие исследования покажут, происходят ли загадочные примеси в геномах у папуасов и алтайских неандертальцев от одной и той же древней популяции вышедших из Африки сапиенсов или от разных.

Глава 7
Сапиенсы в Евразии: история древних миграций



В предыдущей главе мы уже начали обсуждать расселение сапиенсов по Евразии, а в этой рассмотрим вопрос подробнее. Сапиенсы несколько раз отправлялись на разведку из Африки на соседний материк. Начались эти вылазки чуть ли не 200 тыс. лет назад. Но лишь много позже, 60–55 тыс. лет назад, одна из таких попыток увенчалась головокружительным успехом. В итоге сапиенсы получили в свое безраздельное пользование всю Евразию. Небольшие группы неандертальцев, кажется, им совсем не мешали – от некогда обширной территории обитания

неандертальцев вскоре остались лишь маленькие анклавы. Гибридные потомки от брачных союзов неандертальцев с сапиенсами поначалу получили неплохой шанс выжить и оставить потомство, но вскоре их исторические перспективы сошли на нет. Видимо, сапиенсы и неандертальцы разошлись в своем эволюционном и культурном развитии слишком далеко. Зато сапиенсы развили по всей Евразии бурную деятельность. Стремительно развивались их технологии, искусство, и, что очень важно, росла численность популяций. Крупные популяции подразделялись на мелкие группы, однако связь между группами поддерживалась. В больших популяциях культурный опыт уже вряд ли мог потеряться – и он накапливался ускоренными темпами. Сапиенсам больше нечего было бояться, и они пустились во все тяжкие. Культурный буфер, помогающий выживать там, где не хватает биологических адаптаций, проявил все свои неоспоримые преимущества. Сапиенсы быстро добрались до Крайнего Севера, освоив приемы охоты и технологии выживания в суровом Заполярье. Они пришли на восток Азии, обзаведясь на случай холода и неудобств какой-никакой обувью. Доплыли до острова Сулавеси в Индонезии, оставив на стенах пещер графические послания о своих охотничьих буднях, звероподобных покровителях… Высокая численность популяций, налаженный межгрупповой обмен, динамичное культурное развитие – без всего этого люди современного типа вряд ли освоили бы колоссальные пространства Евразии всего за каких-то пять-десять тысяч лет.

Большая волна

Тем из нас, кто интересуется древней историей, несказанно повезло: ведь мы живем в эпоху, когда древнейшие страницы истории нашего вида, обреченные, казалось бы, навсегда остаться похороненными под осадком разрушения и времени, вдруг становятся доступными для изучения. Как обычно бывает в периоды бурного развития того или иного научного направления, пока новых данных немного, они легко складываются в простые и стройные схемы. Золотое время для ученых и любителей науки! Однако дальнейшие изыскания вскоре приводят к катастрофическому усложнению картины. В итоге ситуация может стать настолько запутанной и противоречивой, что никто, кроме немногих специалистов, не сможет в ней полноценно ориентироваться.

Чтобы этого не произошло, очень важно, чтобы специалисты иногда отвлекались от выкапывания новых фактов, отступали на пару шагов и пытались разглядеть за деревьями очертания леса. Именно это и сделали антропологи Кристофер Бэй, Катерина Дюка и Майкл Петраглия, чья обзорная статья по миграциям *Homo sapiens* была опубликована в декабре 2017 года в журнале *Science* (*Bae et al.,* 2017). Основные выводы обзора схематично представлены на рисунке 7.1.

В том, что наш вид сформировался в Африке, сегодня мало кто сомневается. На африканское происхождение *H. sapiens* недвусмысленно указывают и генетические, и археологические данные. Именно с этого континента происходят древнейшие находки “анатомически современных” людей и близких к ним форм. Впрочем, и здесь не обошлось без важных уточнений, сделанных в последние годы. Еще недавно считалось, что колыбелью современного человечества была Восточная Африка. Однако новые данные (в том числе по людям из Джебель-Ирхуд, см. раздел “Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии *Homo sapiens*” в главе 5) говорят о том, что ареал древних представителей сапиентной эволюционной линии был существенно шире. Характерные морфологические особенности *H. sapiens* складывались на протяжении десятков и сотен тысячелетий. Разные признаки эволюционировали с разной скоростью: например, лицевая часть черепа у наших предков, по-видимому, приобрела современные черты существенно раньше, чем мозговая коробка. К культурному

взрыву, известному под названием позднепалеолитической революции, наш вид тоже двигался медленно и постепенно (книга 1, глава 3).

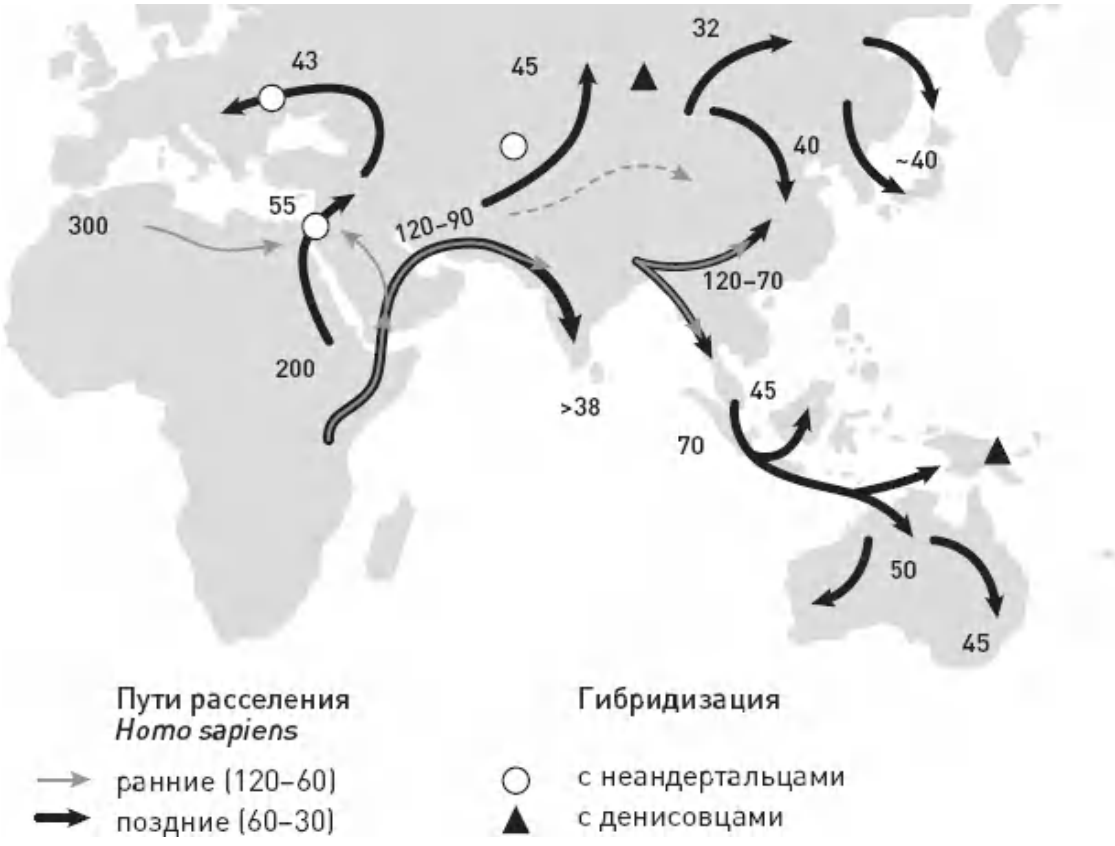


Рис. 7.1. *Предполагаемые пути миграций плейстоценовых* Homo sapiens. *Серыми стрелками показаны древние миграции (*120–60 *тыс. лет назад), черными – более поздние (*60–30 *тыс. лет назад). Белыми кружками отмечены возможные районы гибридизации сапиенсов с неандертальцами, черными треугольниками – с денисовцами. По рисунку из* Bae et al., 2017 *(с изменениями, основанными на более поздних данных).*

В какой-то момент отдельные группы *H. sapiens* стали покидать свою африканскую прародину и расселяться по просторам Азии, откуда затем проникли в Австралию, Европу и Америку. Направления и хронология азиатских миграций плейстоценовых сапиенсов остаются спорными – и являются главным предметом рассмотрения в обсуждаемой статье.

Данные сравнительной геномики уверенно указывают на один эпизод выхода из Африки, имевший место примерно 60 тыс. лет назад. Переселенцы получили заметную

(от 3 до 6 %; *Fu et al.,* 2016) примесь неандертальских генов в ходе гибридизации, которая происходила на Ближнем Востоке вскоре после их выхода из Африки, около 55 (60–50) тыс. лет назад. Затем они разделились на несколько ветвей и со временем дали начало всем современным внеафриканским популяциям – от китайцев и австралийских аборигенов до французов и американских индейцев.

Однако имеющиеся факты невозможно свести к простой модели однократного выхода из Африки. Слишком много накопилось данных, указывающих на присутствие сапиенсов в разных точках Азии задолго до шестидесятитысячелетнего рубежа.

Судя по археологическим данным, отдельные группы сапиенсов стали проникать из Африки в Азию уже в начале позднего плейстоцена, примерно 130–120 тыс. лет назад, причем добирались они не только до Леванта (Схул, Кафзех), но и до Южной и Восточной Азии (хотя датировки южно– и восточноазиатских находок оспариваются). Вдобавок недавно в Израиле нашли челюсть сапиенса возрастом 177–194 тыс. лет (*Hershkovitz et al.,* 2018), о чем мы уже говорили в разделе “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” в главе 6.

Предполагается, что эти группы выдвигались из Африки как северным путем, через Синай, так и южным, через Баб-эль-Мандебский пролив (книга 1, глава 6, раздел “Первые шаги”). Правда, в современных внеафриканских популяциях осталось очень мало генетических следов этих ранних миграций. Но кое-что все же осталось, по крайней мере в геномах папуасов (древняя примесь в 1,9 % в геномах аборигенов Новой Гвинеи была идентифицирована в работе *Pagani et al.,* 2016, о чем говорилось в разделе “Чужие гены и заселение Австралии” в главе 6).

В целом имеющиеся на сегодняшний день данные лучше всего согласуются с многократными древними (более 60 тыс. лет назад) миграциями сапиенсов за пределы Африки, оставившими мало следов в современных геномах (скорее всего, из-за малочисленности группок переселенцев), и однократной крупной миграцией примерно 60 тыс. лет назад. Именно эта миграция внесла основной вклад в генофонд нынешнего внеафриканского человечества. Альтернативные версии, в частности о крупной однократной древней или о

множественных поздних миграциях, не находят серьезной поддержки ни у генетиков, ни у археологов. Несмотря на скромный генетический вклад древних мигрантов в современные генофонды, не исключено, что именно они первыми из сапиенсов добрались до дальних уголков Юго-Восточной Азии.

Сапиенсы расселялись в Азии по территориям, уже населенным другими видами людей: неандертальцами, денисовцами и, возможно, поздними эректусами или гейдельбергскими людьми – потомками гораздо более древних волн миграции из Африки. То, что эти формы уже представляли собой разные виды, а не просто расы или разновидности, подтверждается данными генетики, например существованием частичной репродуктивной несовместимости (см. раздел “Между сапиенсами и неандертальцами существовала частичная репродуктивная изоляция” в главе 6). Для сравнения: между расами современных людей нет ни малейших признаков репродуктивной изоляции.

Разные виды людей во многих регионах Азии жили одновременно, так что они наверняка встречались (рис. 7.2). Иногда встречи приводили к появлению гибридного потомства. Похоже, межвидовая гибридизация у позднеплейстоценовых людей была довольно обычным делом. В частности, установлено, что денисовцы получили генетическую примесь от неандертальцев и каких-то архаичных *Homo* (скорее всего, эректусов), а алтайские неандертальцы – от ранних сапиенсов, по-видимому, тех самых древних мигрантов, выходивших из Африки ранее 60 тыс. лет назад (см. раздел “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” в главе 6).

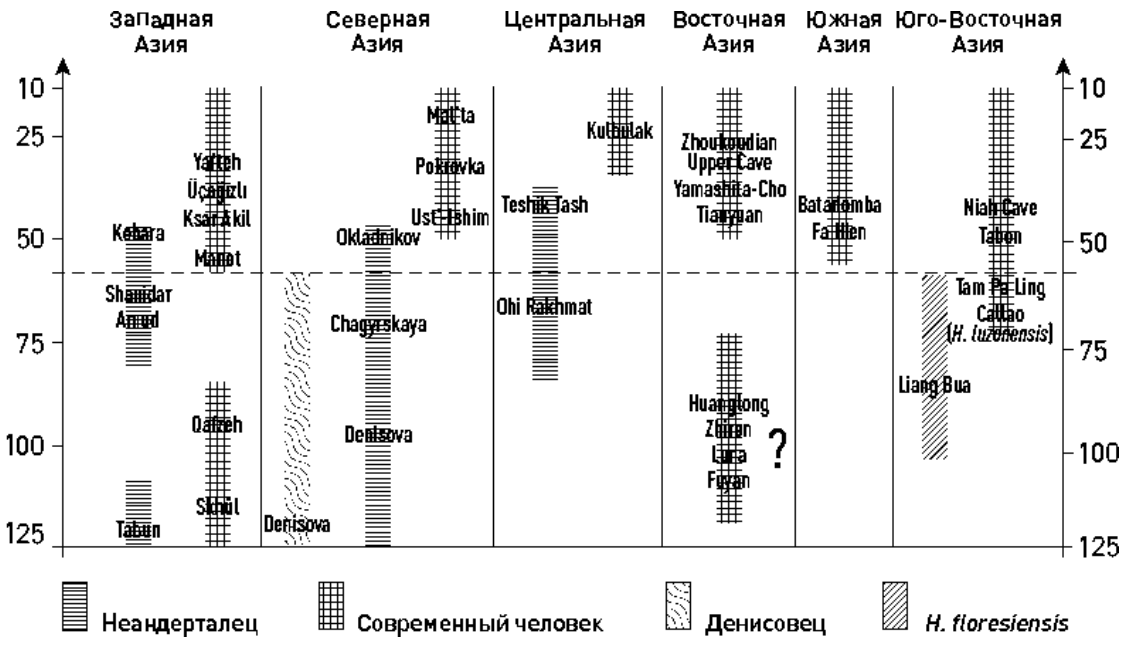


Рис. 7.2. *Время существования (в тыс. лет назад) человеческих популяций в разных регионах Азии по археологическим данным. Горизонтальной пунктирной линией отмечен момент “главного” исхода сапиенсов из Африки* 60 *тыс. лет назад. По рисунку из* Bae et al., 2017.

Вышедшие из Африки 60 тыс. лет назад сапиенсы скрещивались и с неандертальцами, и с денисовцами, причем неоднократно. Так, один сапиенс из румынской пещеры Оасе, живший 42–37 тыс. лет назад, был потомком неандертальца в четвертом-шестом колене (*Fu et al.,* 2015). Это значит, что сапиенсы “основной волны” не только скрещивались с неандертальцами на Ближнем Востоке вскоре после своего выхода из Африки, но продолжали этим заниматься и позже, придя в Европу. Правда, в генофонде современных европейцев эти поздние скрещивания не оставили заметных следов. Не удалось их найти и в геномах поздних европейских неандертальцев (см. раздел “В геномах поздних европейских неандертальцев не нашли следов гибридизации с сапиенсами” в главе 6). Может быть, дело в том, что потомки от таких скрещиваний имели пониженную приспособленность.

Как все эти миграции и скрещивания были связаны с распространением технологических новшеств и “подлинно человеческой” культуры, остается во многом неясным. Простая и красивая схема, предполагающая, что у ближневосточных сапиенсов примерно 50 тыс. лет назад произошла культурная революция, плоды которой затем быстро распространились

по Старому Свету вместе с мигрантами, размывается множеством фактов, с трудом вписывающихся в эту модель. Нередко признаки высокой позднепалеолитической культуры и символического поведения обнаруживаются в том или ином регионе раньше первых находок костей *H. sapiens*. Иногда они ассоциированы с костными остатками других видов людей (книга 1, глава 5; раздел “Художественное творчество питекантропов” в главе 2 здесь). В Денисовой пещере в одном слое с костными остатками денисовцев и неандертальцев (но не сапиенсов) присутствуют такие позднепалеолитические артефакты, как украшения и костяные орудия. Но это, как было недавно показано, почти наверняка результат перемешивания археологических слоев. Самые молодые следы присутствия денисовцев и неандертальцев в Денисовой пещере все-таки старше древнейших позднепалеолитических изделий, поэтому пока нет оснований думать, что эти изделия были сделаны не сапиенсами (см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4).

Конечно, тот факт, что генофонд современного внеафриканского человечества состоит, за вычетом небольших примесей, из генов только одной волны мигрантов, вышедших из Африки 60 тыс. лет назад, является веским аргументом в пользу того, что представители этой волны обладали каким-то радикальным преимуществом, позволившим буквально смести все прочие человеческие популяции, попадавшиеся им на пути. Включая, между прочим, и других сапиенсов – более ранних выходцев из Африки. В чем конкретно состояло это преимущество, было ли оно чисто культурным или отчасти также и генетическим – покажут дальнейшие исследования. И произойти это может уже скоро, если новые данные по плейстоценовой истории человеческого рода продолжат накапливаться такими же темпами.

Создателями протооринья́кской культуры были сапиенсы

Заселение Европы сапиенсами и вытеснение неандертальцев отмечено распространением верхнепалеолитической ориньякской культуры. Ее создателями традиционно считают именно сапиенсов. Ориньяк пришел на смену неандертальской среднепалеолитической мустьерской культуре. В разных районах Европы переход от среднего к верхнему палеолиту происходил неодновременно (книга 1, глава 6, раздел “Покорение Европы”). Нередко он сопровождался появлением “промежуточных” культур, которые трактуются либо как запоздалые попытки неандертальцев провести модернизацию своего обреченного общества, либо как начальные этапы становления настоящей ориньякской культуры сапиенсов (книга 1, глава 5).

Одна из самых ранних версий ориньякской культуры – так называемый протооринья́к – появилась на юге и юго-востоке Западной Европы около 42 тыс. лет назад. Для протооринья́ка характерны украшения из просверленных раковин, костяные изделия, а также небольшие, тщательно обработанные (ретушированные) каменные пластины, которые, вероятно, служили наконечниками для метательного оружия – весьма передовые технологии по тем временам (*Bon,* 2006).

Давно предполагалось, что создателями протооринья́кской культуры были сапиенсы, пришедшие в Европу с Ближнего Востока, где найдены похожие каменные изделия. Однако полной уверенности не было, поскольку костных остатков протооринья́кцев найдено очень мало. С достаточной точностью к протооринья́кским слоям отнесены всего лишь два молочных резца: найденный в 1976 году в скальном укрытии Рипаро-Бомбрини нижний молочный резец и найденный в 1992 году в пещере Фумане правый верхний молочный резец (оба местонахождения – в Северной Италии).

Принадлежность этих зубов сапиенсам или неандертальцам не удавалось надежно установить – до тех пор, пока за дело не взялась команда антропологов и генетиков из Италии и Германии при участии таких мэтров, как Жан-Жак Юбле и Сванте Пэабо. Морфология зубов была тщательно

переизучена, а из одного (того, что из Фумане) удалось извлечь фрагменты древней ДНК (*Benazzi et al.,* 2015).

Неандертальские зубы отличаются от сапиентных более тонкой эмалью. Чтобы оценить исходную толщину эмали зуба из Рипаро-Бомбрини, пришлось учесть характер его истертости и смоделировать аналогичную степень износа для зубов современных людей. В итоге выяснилось, что по этому важному признаку зуб из Рипаро-Бомбрини попадает в диапазон изменчивости сапиенсов и сильно отличается от типичных неандертальских зубов.

Несмотря на то что в зубе из Фумане сохранилось совсем немного древней ДНК, исследователям удалось собрать полный митохондриальный геном. Судя по этому геному, человек из Фумане – безоговорочный сапиенс. Его митохондриальный геном относится к гаплогруппе R, к которой принадлежат многие современные обитатели различных районов Евразии, а также большинство палеолитических евразийских сапиенсов, включая человека из Усть-Ишима, жившего 45 тыс. лет назад (см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” ниже).

По современным уточненным оценкам, возраст слоя, содержащего зуб из Фумане, – 38,5–41,1 тыс. лет, а зуба из Рипаро-Бомбрини – 35,6–40,6 тыс. лет. Распространение протооринькской культуры, начавшееся около 42 тыс. лет назад, перекрывается во времени с исчезновением в Южной Европе неандертальских культур (мустьерской, шательперонской, улуццианской) и с последними находками костей неандертальцев в этом регионе.

Таким образом, результаты получились вполне ожидаемые. Они не перевернули имеющиеся представления о хронологии заселения сапиенсами Европы и о вытеснении ими неандертальцев, а также о том, что подлинная верхнепалеолитическая культура была создана сапиенсами. Просто теперь эти представления стали еще обоснованнее.

Люди жили в Заполярье 44 тысячи лет назад

В 2012 году в Восточную Сибирь на восточный берег Енисея отправилась группа ученых под руководством зоолога Алексея Тихонова, заведующего Зоологическим музеем РАН (Санкт-Петербург). Среди привезенных из экспедиции находок был превосходно сохранившийся скелет шерстистого мамонта с остатками кожи и даже жирового горба на спине. Это был самец (пенис тоже сохранился), и, судя по зубам, на момент смерти ему было около 9–14 лет, что для мамонта довольно юный возраст. Интерес ученых вызвала не только отличная сохранность находки, но и отметины на костях, которые безоговорочно указывали на причину смерти животного – оно было убито первобытными охотниками. Охотники явно не страдали от голода и были привередливы, судя по тому, что забрали они лишь лучшие части туши.

Мамонта в августе 2012 года нашел 11-летний ненецкий школьник Женя Салиндер, живущий с семьей на стоянке в районе метеостанции Сопкарга (71°52’ северной широты) на Таймыре. Его семья и рассказала о находке работникам метеостанции. В честь мальчика Алексей Тихонов назвал мамонта Женей, а официальное его имя – Сопкаргинский мамонт. Сейчас он находится в Таймырском краеведческом музее в Дудинке.

Для начала ученые датировали находку тремя разными методами. Получилось, что возраст мамонта – 43,5–45 тыс. лет. О том, что жители Северной Европы охотились на мамонтов 45–40 тыс. лет назад, хорошо известно. Не новость и то, что люди эпохи палеолита жили далеко за полярным кругом, к северу от 55–60° северной широты. Однако же самые ранние арктические стоянки охотников на мамонтов датируются примерно 28 тыс. лет. А теперь выясняется, что люди хозяйничали здесь на 15–17 тыс. лет раньше.

Тихонов и его коллеги подробно изучили кости мамонта и их повреждения (илл. XIV на цветной вклейке). Удалось реконструировать орудия и направления ударов, оставивших отметины на костях, то есть воссоздать действия древних охотников, которые 44 тыс. лет назад встретили молодого мамонта в холодных таймырских степях (*Pitulko et al.,* 2016).

Первая из отметин, нанесенных человеческой рукой, – округлое отверстие на внутренней стороне скуловой кости. Этот удар был нанесен мощно, сверху вниз, очень прочным, заостренным, симметрично стесанным наконечником (скорее каменным, чем костяным). Попав в скуловую кость, охотник, вероятно, промахнулся, так как целился в шею, намереваясь перебить сонную артерию. Так обычно добивают раненых животных современные африканские охотники на слонов.

Еще у мамонта повреждена лопаточная кость. Как правило, эта кость попадает к археологам в целости и сохранности, так что у ученых нет сомнений в человеческом происхождении повреждений на ней. Орудия били по этой кости по меньшей мере трижды: видны сети расходящихся трещин и царапины от легких метательных копий, а от одного из ударов кость деформировалась. Этот удар, нанесенный дротиком с высоты примерно полутора метров (на уровне плеча взрослого человека), пробил кожу и мышцы мамонта и погнул кость. Вот каким он был мощным.

Имеются характерные насечки на двух ребрах. Эти насечки ничем не отличаются от тех, что оставляют каменные орудия охотников. Отсутствует часть нижней челюсти. Сколы кости в этой области такие, какие получаются при добывании языка у мамонта или слона.

Получается, что в животное несколько раз попали копьем, ударили дротиком, упавшему нанесли смертельный удар в шею, а после мясо соскребли с ребер и вдобавок, раздробив челюсть, отрезали деликатес – мамонтовый язык. Бивни брать не стали, только с конца бивня отщепили несколько тонких пластин. Такими удобно пользоваться как лезвиями или скребками, если в достатке нет хорошего каменного материала.

И хотя никаких орудий, кострищ или человеческих костей не нашли, по костным повреждениям мамонта можно составить полноценное описание охотника, жившего в Арктике 44 тыс. лет назад. Этих данных достаточно, чтобы мысленно заселить доледниковое Заполярье людьми вполне современного облика и современных умений.

О том же говорит и находка на северо-востоке Сибири (на берегу реки Яны, 71° северной широты) волчьей бедренной кости с отверстием от дротика (*Pitulko et al.,* 2004). Возраст этой кости тоже около 44 тыс. лет. Получается, что уже в это время по холодной сибирской степи от Енисея до Индигирки с

копьями и дротиками ходили искусные охотники на мамонтов, овладевшие на редкость эффективными приемами охоты. В этом ученые усматривают демонстрацию высочайшей экологической гибкости человека современного типа. Наступивший 27–26 тыс. лет назад ледниковый максимум люди встретили буквально во всеоружии. Распространяясь по Сибири на восток, обитатели полярных областей в принципе могли добраться до Берингии и оказаться на Северо-Американском континенте еще до ледникового максимума (см. главу 8).

Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии

Важную роль в расшифровке последовательности событий, происходивших в самом начале широкого расселения сапиенсов по Евразии, сыграло открытие, о котором сообщил в 2014 году большой коллектив исследователей из России, Германии, Китая, США и Великобритании (*Fu et al.,* 2014). Речь идет о прочтении ядерного генома древнего человека, чья бедренная кость была найдена в 2008 году на берегу Иртыша близ поселка Усть-Ишим (Омская область).

Об истории находки мы попросили рассказать одного из авторов статьи – нашего коллегу, палеонтолога Алексея Бондарева. Кость нашел руководитель косторезной студии “Архаика”, краевед Николай Перистов в ходе поисков мамонтовых бивней. Находка происходит из позднеплейстоценовых речных отложений левого берега Иртыша. Их предположительный возраст – 30–50 тыс. лет. Кость была подобрана в числе многих, “на всякий случай”, ничем не выделялась и поначалу не привлекла к себе внимания. В том же 2008 году Николай познакомился с Алексеем и показал ему свои коллекции. Кость, о которой идет речь, не имела эпифизов (расширенных концов, образующих суставы) и была оставлена “на потом” как малоперспективный обломок. Лишь через полтора или два года Алексей обратил на нее внимание и понял, что кость человеческая. Причем не просто человеческая, а принадлежащая *Homo sapiens* – человеку современного типа (морфология бедренной кости у неандертальцев отличается, у денисовцев – неизвестна, но едва ли копирует сапиентную). Имея к тому времени значительный опыт работы с плейстоценовой фауной, Алексей был уверен, что кость очень древняя, “но уверенность к делу не пришьешь”.

Алексей обратился за помощью к геоархеологу Ярославу Кузьмину из новосибирского Института геологии и минералогии имени В. С. Соболева. Тот отнесся к делу серьезно и предложил помочь датировать кость. Небольшой ее фрагмент подвергся тщательному изучению в Оксфорде, где британские коллеги сначала оценили количество сохранившегося коллагена. Оказалось, что коллагена сохранилось достаточно, чтобы

провести надежное радиоуглеродное датирование. Оно дало возраст около 45 тыс. лет. Впоследствии был проведен еще один независимый анализ, показавший такой же результат. В итоге получилось, что с вероятностью 95,4 % возраст кости находится в пределах от 43 210 до 46 880 лет. Таким образом, человек из Усть-Ишима оказался самым древним точно датированным сапиенсом за пределами Африки и Ближнего Востока.

Все это заняло много времени, так как “делалось на основании личных связей с транспортировкой оказиями”. Параллельно кость изучали антропологи и палеонтологи из Омска, Екатеринбурга и Тюмени: Сергей Слепченко, Дмитрий Ражев, Павел Косинцев. Их выводы совпали с выводами Бондарева – кость действительно принадлежала древнему сапиенсу.

Тем временем Ярослав Кузьмин нашел общий язык со Сванте Пэабо. В конце концов драгоценная находка в сопровождении российских ученых отправилась в Германию. В Лейпциге кость в очередной раз изучил антрополог Бенс Виола – и пришел к тем же выводам, что и российские коллеги. Затем команда Пэабо приступила к извлечению ДНК, которая хорошо сохранилась в древней кости. Последующая сборка генома заняла в общей сложности более года. Исследователям удалось добиться очень высокого качества прочтения генома, сопоставимого с тем, которое получается при секвенировании геномов современных людей.

И вот наконец – долгожданная публикация, которой никогда бы не было, если бы не энтузиазм сибирских ученых и палеонтологов-любителей. О чем же рассказал геном человека из Усть-Ишима – самый древний из прочтенных на сегодняшний день геномов сапиенсов?

Авторы сравнили его с геномами 922 современных людей из 53 популяций, а также с геномами других палеолитических сапиенсов. Родство человека из Усть-Ишима с современными европейцами и азиатами оказалось существенно выше, чем с африканцами. По уровню гетерозиготности он тоже оказался ближе к внеафриканскому человечеству, чем к африканцам: на 10 тысяч нуклеотидных позиций гетерозиготных локусов у него 7,7 (у современных внеафриканских популяций – от 5,5 до 7,7, у африканцев – от 9,6 до 10,5). Снижение гетерозиготности, по-видимому, объясняется прохождением

через бутылочное горлышко численности при выходе из Африки.

Эти данные говорят о том, что человек из Усть-Ишима был потомком той же самой группы выходцев из Африки, которая, расселяясь с Ближнего Востока несколькими маршрутами, в итоге дала начало всему современному внеафриканскому человечеству. С этим выводом хорошо согласуются последовательности Y-хромосомы и митохондриальной ДНК человека из Усть-Ишима: его Y-хромосома находится у основания генеалогического дерева евразийских Y-хромосом, а мтДНК – у основания дерева евразийских мтДНК.

Затем ученые попытались выяснить, к какой из трех ветвей внеафриканских сапиенсов ближе человек из Усть-Ишима – к западной (европейской) или к одной из азиатских волн миграции: ранней, представители которой расселялись по южным районам Азии и скрещивались с денисовцами (потомки этой волны сохранились в Австралии и Океании), или поздней, представители которой получили небольшую примесь денисовских генов и дали начало современному населению Восточной Азии. Оказалось, что человек из Усть-Ишима имеет *одинаковую* степень родства с представителями всех трех ветвей. Он в равной мере родственен и европейским охотникам-собирателям (с современными европейцами сходство чуть ниже, видимо, потому что в европейский генофонд примешались гены поздних ближневосточных мигрантов, не участвовавших в первоначальном заселении Евразии), и китайцам, и жителям Андаманских островов, представляющим раннюю азиатскую волну.

Это могло бы означать, что человек из Усть-Ишима принадлежал к исходной, предковой популяции выходцев из Африки, еще не успевшей разделиться на три ветви. Однако к тому времени, когда он жил, ранняя азиатская ветвь уже должна была отделиться от двух остальных. Поскольку его геном не демонстрирует специфических признаков сходства ни с этой ветвью (в частности, совершенно нет денисовских примесей), ни с двумя другими, наиболее правдоподобной была признана версия, согласно которой человек из Усть-Ишима принадлежал к какой-то особой древней волне сапиенсов, заселивших азиатские просторы задолго до появления там предков современных восточноазиатов. Не исключено, что популяция, к которой он принадлежал, вовсе не оставила потомков среди современных людей, иначе исследователи обнаружили бы

повышенное генетическое сходство человека из Усть-Ишима с какими-нибудь современными азиатами.

В геноме человека из Усть-Ишима обнаружено 2,3 ± 0,3 % неандертальских примесей, что близко к значениям, полученным для современных азиатов (1,7–2,1 %) и европейцев (1,6–1,8 %). Считается, что предки современного внеафриканского человечества скрещивались с неандертальцами в течение непродолжительного времени – после выхода из Африки, но до начала широкого расселения по Евразии. Скорее всего, это происходило где-то на Ближнем Востоке. В последующие эпохи происходили повторные эпизоды гибридизации, однако те сапиенсы, которые продолжали скрещиваться с неандертальцами, по-видимому, внесли совсем незначительный вклад в современный человеческий генофонд. Поскольку у человека из Усть-Ишима примерно столько же неандертальских примесей, сколько и у современных жителей Евразии, логично предположить, что он получил эти примеси в результате того же самого, первого, ближневосточного эпизода гибридизации.

Основываясь на этом предположении, ученые использовали геном человека из Усть-Ишима, чтобы уточнить датировку той гибридизации – оценить время, прошедшее с момента гибридизации, по средней длине неандертальских фрагментов ДНК в его геноме. Вспомним, что из-за кроссинговера привнесенные фрагменты должны с каждым новым поколением неуклонно измельчаться.

Как и следовало ожидать, в геноме человека из Усть-Ишима участки неандертальского происхождения оказались значительно (в 1,8–4,2 раза) длиннее, чем у современных людей. Ведь он жил давно, и поэтому в его геноме неандертальские фрагменты не успели еще так сильно искрошиться, как у нас.

По длине этих фрагментов ученые рассчитали, что гибридизация должна была произойти за 232–430 поколений до времени жизни человека из Усть-Ишима, то есть 60–50 тыс. лет назад. Эта оценка намного точнее, чем прежняя, основанная на длине неандертальских фрагментов в современных геномах (86–37 тыс. лет назад).

Если допущения, лежащие в основе этих расчетов, верны, то получается, что древнейшие ближневосточные сапиенсы, чьи кости и орудия возрастом 80–130 тыс. лет найдены в пещерах Схул и Кафзех и которые находились в очень удобной позиции в

пространстве и времени, чтобы гибридизоваться с западноазиатскими неандертальцами (да и в морфологии этих людей многие антропологи усматривают признаки такой гибридизации), в действительности не были той популяцией, от которой мы унаследовали свою толику неандертальских генов. Гибридизация с неандертальцами происходила позже, и эту гибридизацию вряд ли стоит связывать с древнейшими ближневосточными сапиенсами из Схула и Кафзеха. Однако, как мы уже знаем из исследования, посвященного геному неандертальской женщины из Денисовой пещеры (*Denisova* 5, см. раздел “Геном алтайского неандертальца” в главе 3), какие-то древние сапиенсы – не исключено, что те самые люди из Схула и Кафзеха, но скорее еще более ранние выходцы из Африки, – передали часть своих генов алтайским неандертальцам.

К сожалению, вместе с бедренной костью человека из Усть-Ишима не найдено никаких орудий, кострищ или остатков трапез – вообще ничего похожего на стоянку древних людей. Но время жизни человека из Усть-Ишима совпадает с появлением в Южной Сибири первых признаков перехода от среднего к позднему палеолиту (а именно с возрастом древнейших датированных позднепалеолитических костяных изделий из Денисовой пещеры, см. раздел “Уточнены датировки археологических находок в Денисовой пещере” в главе 4). Поэтому вполне возможно, что та величайшая культурная революция была связана с появлением в регионе первых людей современного типа, представителем которых был человек из Усть-Ишима.

Геномы людей со стоянки Сунгирь рассказали о брачных обычаях верхнепалеолитических охотников

Знаменитая верхнепалеолитическая стоянка Сунгирь была обнаружена в 1955 году при проведении земляных работ на окраине Владимира. Найденные здесь кости и богатейший погребальный инвентарь тщательно изучались как отечественными, так и зарубежными антропологами. Скульптурные реконструкции сунгирцев, выполненные в лаборатории Михаила Герасимова (илл. XV на цветной вклейке), а также копии самих захоронений (илл. XVI на цветной вклейке) украшают экспозиции многих музеев (в Москве ими можно полюбоваться, например, в Дарвиновском и Историческом музеях).

В 2017 году до сунгирцев наконец добрались специалисты по палеогенетике. Большой международный коллектив, в состав которого входят и российские исследователи (Сергей Васильев и Елизавета Веселовская из Института этнологии и антропологии РАН, Светлана Боруцкая с кафедры антропологии МГУ имени М. В. Ломоносова), сообщил в журнале *Science* об успешном прочтении ядерных геномов четырех сунгирцев (*Sikora et al.,* 2017). Геном индивида Сунгирь-1, взрослого мужчины (см. илл. XV, слева), похороненного в отдельной могиле, удалось прочесть со средним покрытием 1,1, подростков Сунгирь-2 и Сунгирь-3 из двойного захоронения (илл. XV, в центре и справа; илл. XVI) – с покрытием 4,1 и 10,8 соответственно. Кроме того, с покрытием 3,9 отсеквенирован геном обладателя бедренной кости Сунгирь-4, фрагмент которой, заполненный красной охрой, был положен в могилу рядом с индивидом Сунгирь-2.

Исследователи работали и с найденными поблизости костями еще двух индивидов, но их в итоге пришлось исключить из рассмотрения. У одного из них – древнего – слишком плохо сохранилась ДНК, а второй, как выяснилось, жил всего-навсего 900 лет назад. Этот современник Юрия Долгорукого, конечно, не имеет отношения к палеолитическим охотникам. Настоящие сунгирцы жили 35–33 тыс. лет назад, судя по многократно перепроверенным результатам радиоуглеродного датирования.

Геномы сунгирцев дали ответы на вопросы, давно волновавшие антропологов. Одной из неожиданностей стало то, что у всех четверых, оказалось, есть Y-хромосома и только по одному экземпляру X-хромосомы. Так что все они были мужского пола, хотя традиционно считалось, что Сунгирь-3 – девочка.

Y-хромосома у всех четверых одна и та же (для специалистов: это группа C1a2). А вот митохондриальная ДНК различается, хотя у всех относится к одному и тому же типу, распространенному у древних и современных европейцев (опять же для специалистов: U8c у индивида Сунгирь-1 и U2 у остальных).

Анализ геномов показал, что сунгирцы являются базальными представителями западноевразийской ветви вышедших из Африки сапиенсов – той ветви, что отделилась от предков восточноазиатов примерно 52,5 тыс. лет назад (95-процентный доверительный интервал: 57–49 тыс. лет назад) и много позже дала начало современным народам Европы и Западной Азии. Геном Сунгирь-3, прочтенный с высоким покрытием, позволил оценить время отделения предков сунгирцев от предков современных европейцев – 38 тыс. лет назад (95-процентный доверительный интервал: 43–35 тыс. лет назад).

Индивид из Усть-Ишима (см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” выше), по расчетам, выполненным с учетом новых данных, все-таки оказался базальным представителем другой, восточной ветви внеафриканских сапиенсов, хотя сначала казалось, что он в одинаковом родстве с представителями обеих ветвей. Предки человека из Усть-Ишима отделились от предков китайцев 48 тыс. лет назад, то есть почти сразу после разделения западной и восточной ветвей. Вот как важно иметь побольше хорошего материала для сравнения.

Новые расчеты в очередной раз подтвердили приток неандертальских генов в генофонд предков всех евразийцев примерно 55 тыс. лет назад. Как у индивида Сунгирь-3, так и у человека из Усть-Ишима наблюдается некоторый избыток неандертальских аллелей по сравнению с современными евразийцами. Скорее всего, это объясняется действием отбора, постепенно вычищавшего неандертальские гены из генофонда сапиенсов (см. раздел “Между сапиенсами и неандертальцами

существовала частичная репродуктивная изоляция” в главе 6). Однако нельзя полностью исключить и возможность повторных эпизодов гибридизации, в результате которых в геномы сунгирцев и людей из Усть-Ишима (но не предков современных евразийцев) попали дополнительные порции неандертальских генов. В любом случае эти порции были небольшими (порядка 0,6 %).

Что касается родства сунгирцев с другими группами верхнепалеолитических сапиенсов, то ближайшей их родней оказались жившие примерно в то же время индивиды из Костёнок (книга 1, глава 6, раздел “Венера и флейта”), а также люди из Дольни-Вестонице – носители верхнепалеолитической граветтской культуры (*Fu et al.,* 2016). Индивид Костёнки-12 чуть ближе к сунгирцам, чем более древний Костёнки-14. Это указывает на возможное частичное замещение древних костенковцев группами, родственными сунгирцам, которые, в свою очередь, были родственны носителям граветтской культуры, распространенной в Западной Европе.

Самые интересные результаты связаны с генетической структурой сунгирской популяции. Вопреки ожиданиям, среди четырех сунгирцев не оказалось близких родственников. Хотя мальчики Сунгирь-2 и Сунгирь-3 похоронены в одной могиле и имеют одни и те же варианты мтДНК и Y-хромосомы, они, судя по ядерным геномам, не являются родными братьями. Они также не могут быть дядей и племянником (в этом случае у них было бы примерно 25 % генов, общих по происхождению). Они могут быть самое большее двоюродными братьями (у кузенов средняя доля общих генов – 12,5 %). С обладателем бедренной кости Сунгирь-4 их связывает чуть более отдаленное родство, чем друг с другом, а с индивидом Сунгирь-1 – еще более отдаленное. При этом все четыре сунгирца, несомненно, представляют собой родственную группу. Каждый из них ближе к трем другим сунгирцам, чем к любым другим древним или современным людям с известными геномами.

Три из четырех сунгирских геномов (Сунгирь-2, -3, -4) были прочтены достаточно качественно, чтобы использовать их для оценки размера (эффективной численности) популяции, к которой принадлежали эти индивиды, а также частоты близкородственных скрещиваний. Об этом можно судить по таким признакам, как число и длина полностью идентичных участков ДНК, во-первых, у разных индивидов, во-вторых – в

двух гомологичных хромосомах одного индивида (участки полной гомозиготности). Анализ показал, что эффективная численность популяции сунгирцев составляла примерно 200–500 особей. Это сопоставимо со значениями, типичными для современных внеафриканских охотников-собирателей, и намного выше тех оценок, которые были получены для неандертальцев и денисовцев (см. раздел “Геном денисовского человека: от «черновика» к «чистовику»” в главе 4).

Признаков близкородственных скрещиваний в геномах сунгирцев нет. Этим они резко отличаются от того единственного неандертальца (точнее, неандерталки), чей геном был прочтен достаточно качественно, чтобы судить об инбридинге (*Denisova* 5; раздел “Геном алтайского неандертальца” в главе 3). Родители неандертальской женщины из Денисовой пещеры находились в близком родстве друг с другом (на уровне единоутробных брата и сестры или дяди и племянницы), тогда как родители сунгирцев в близком родстве не состояли[28].

Интерпретируя эти данные, нужно иметь в виду, что палеолитические охотники-собиратели в приледниковых районах Европы, разумеется, не могли жить группами с эффективной численностью 200–500 человек. Такая группа просто не смогла бы прокормиться. Размеры групп были гораздо меньше, от силы несколько десятков человек. Все четыре сунгирца с большой вероятностью были членами одной такой группы. И если мы при этом видим, что среди них нет ни одной пары близких родственников и что в их геномах нет следов инцеста, зато есть указания на высокую численность популяции, то из всего этого можно сделать важные выводы о социальной организации и брачных обычаях верхнепалеолитических охотников. По-видимому, сунгирцы в этом плане были похожи на современных охотников-собирателей, для которых характерны развитые межгрупповые связи, частые переходы из группы в группу (что ведет к снижению внутригруппового родства) и избегание инцеста. Все это превращает множество отдельных групп в единую взаимосвязанную популяцию.

Вслед за выдающимся британским палеоантропологом Крисом Стрингером (*Stringer,* 2012) мы предполагаем, что развитие сложной системы межгрупповых отношений, связавшей разрозненные, враждующие коллективы охотников в общности более высокого порядка (такие как племена), могло

стать одной из причин победы сапиенсов в конкуренции с другими видами поздних *Homo*. А может быть, даже главной причиной. Более высокая плотность населения у африканских сапиенсов (по сравнению с евразийскими неандертальцами и денисовцами) могла способствовать тому, что именно у сапиенсов культурная эволюция породила обычаи, благоприятствующие мирному сожительству (и даже сотрудничеству) соседних групп, говорящих на одном языке. Это, в свою очередь, должно было привести к ускорению культурной эволюции благодаря межгрупповому культурному обмену и расширению “коллективного разума”, то есть увеличению числа людей, вовлеченных в общий процесс создания, сохранения и распространения поведенческих и технологических инноваций (см. главу 12). И вот уже на горизонте забрезжила великая верхнепалеолитическая культурная революция (см. раздел “Древнейшая наскальная живопись Индонезии” ниже), а шансы неандертальцев и денисовцев на успешное противостояние африканским пришельцам стали таять, как снег под весенним солнцем.

Для иллюстрации мысли, высказанной в последнем абзаце, приведем две цитаты из книги Стрингера “Остались одни. Единственный вид людей на земле”.

> На… примере австралийских аборигенов хорошо видны две противоположные тенденции – межгрупповое кооперирование и межгрупповое противостояние. Нет сомнений, что обе тенденции влияли на позднейшую эволюцию человека. … Совершенно очевидно, что человечество выработало жизненно важные методы и для разрядки потенциально опасных столкновений с соседями. Сюда включаются браки между членами групп, так что потенциальные враги становятся родней. Еще существует вероятность, что в палеолите в этом смысле работали и символические акты, будь то обмен бусами, обозначающий дружеские межгрупповые отношения, или пещерное искусство, призванное определить границы территории. Антропологи Робин Фокс и Бернар Шапе высказали мнение, что обмен брачными партнерами, особенно женщинами (процесс, ассоциирующийся с браком), стал важным шагом в развитии систем родственных связей, которые мы прослеживаем в сегодняшних

обществах охотников-собирателей и пастушеских группах по всему миру. В основе устройства систем родственных связей стоят два слагаемых, которые мы находим и у приматов: это альянс и происхождение. Альянсы составляют особи, стабильно связанные репродуктивными отношениями, например, альянс у горилл – это самец с несколькими самками, с которыми он спаривается. Происхождение объединяет группы особей, связанных кровным родством, например самок, у которых общая мать и которые держатся вместе, наследуя социальный статус матери и передавая его дальше своим детям. В родственных системах человека комбинируются оба эти элемента… …Хотя потомки рассеиваются, потому что половые партнеры (обычно женщины) вступают в брак вне своей родной группы, они все равно поддерживают свои исходные связи. <…> Мы почти ничего не знаем о родственных системах первых современных людей или неандертальцев… но уже 80 тысяч лет назад стали широко распространяться символические предметы, такие как бусины, и это подсказывает… что в Африке межгрупповой обмен брачными партнерами (вероятнее, невестами) уже был, по-видимому, хорошо налажен.

Считается, и это естественно, что чрезвычайные внешние условия ускоряют эволюционные сдвиги, и даже есть поговорка “нужда – мать изобретений”. Ведь если вовремя не обновиться, то вымирание неизбежно, история жизни на Земле сплошь и рядом состоит из вымираний, их можно рассматривать как неудавшиеся эволюционные эксперименты по обновлению. Но с другой стороны, если популяция большая и устойчивая, то она скорее выживет перед лицом неприятностей, сохранив инновации. И я думаю, что дело именно в этом, именно так все и происходило в Африке 60 тысяч лет назад. Исследования показывают, что оптимальные условия для быстрого культурного роста складываются при взаимодействии больших групп людей, склонных к обучению, и это, между прочим, характерно не только для людей, но и для человекообразных обезьян. Как показывают наблюдения, у шимпанзе и орангутанов

нововведения в сборе и переработке пищи, включая и использование орудий, чаще всего случаются не тогда, когда голодно и настают худые времена, и не тогда, когда у особей много свободного времени, а если рядом сосуществуют бок о бок крупные семьи – тогда новые навыки свободно передаются от одних к другим, выбираются полезные и отсеиваются вредные. Если это правило применить к ранним людям, таким как неандертальцы и сапиенсы, то выходит, что для успеха им не обязательно было быть самыми сообразительными и сноровистыми (хотя на первых порах эти качества имели огромное значение), но нужно было уметь передавать и распространять информацию в больших группах, удерживать численность группы на относительно высоком уровне сколько-нибудь продолжительное время и на обширной территории. И если по этим параметрам современные люди превосходили неандертальцев и другие жившие тогда виды, то мы оказываемся значительно ближе к разгадке успешной экспансии современных людей в Африке и за ее пределами – на первый план выходит ускоренный прогресс в культуре, а не физическая эволюция[29].

О трех волнах заселения северо-востока Евразии

В 2019 году международный коллектив археологов и палеогенетиков (в состав которого входят 15 российских ученых из институтов и университетов Санкт-Петербурга, Магадана, Москвы и Новосибирска) обнародовал результаты исследования, продолжающего тему заселения Северо-Восточной Азии (*Sikora et al.,* 2019).

Судя по археологическим данным, верхнепалеолитические охотники впервые появились на северо-востоке Азии свыше 40 тыс. лет назад – задолго до последнего ледникового максимума, который случился 23–19 тыс. лет назад (см. раздел “Люди жили в Заполярье 44 тысячи лет назад” выше). Затем ледники наступали и отступали, богатые дичью мамонтовые степи расширялись, сокращались и наконец исчезли совсем. На этом фоне появлялись и исчезали, сменяя друг друга, разные верхнепалеолитические культуры. До сих пор ученые довольно мало могли сказать о носителях этих культур и о том, в каком родстве они состояли друг с другом и с современными обитателями Сибири. Палеогенетика многое прояснила в этом вопросе.

Ученые отсеквенировали 34 генома древних обитателей Северной Евразии (рис. 7.3). Среди образцов были два зуба со стоянки Яна. Они представляют людей, живших до ледникового максимума, около 31,6 тыс. лет назад, и это самые древние человеческие остатки, найденные в Арктике (*Pitulko et al.,* 2004). На втором месте по древности – индивид Колыма-1 возрастом 9,8 тыс. лет (мезолит) из местонахождения Дуванный Яр в низовьях реки Колымы. Остальные новопрочтенные геномы – моложе (от неолита до средневековья).

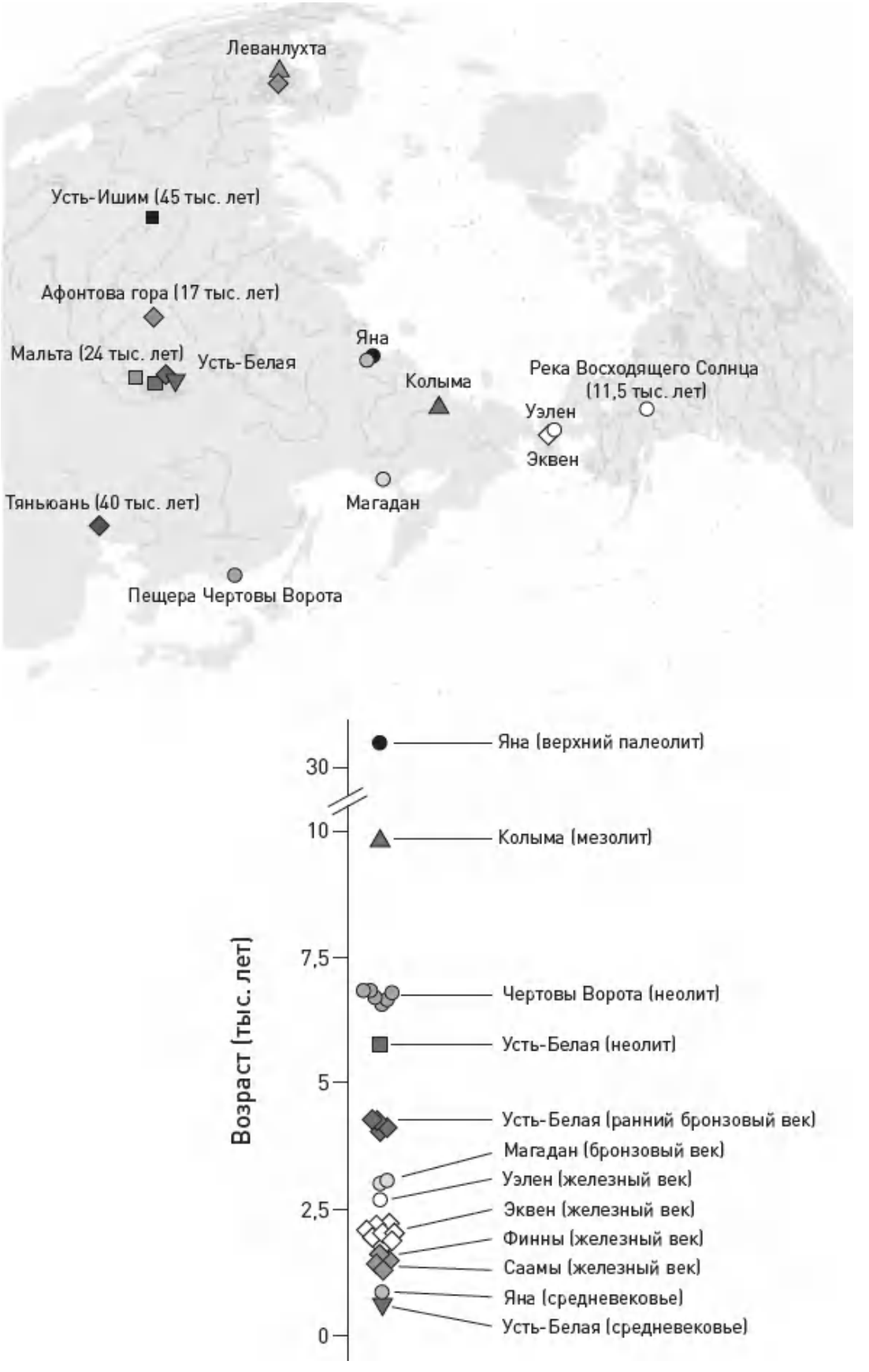


Рис. 7.3. Места, где были найдены кости 34 древних обитателей Северной Евразии, чьи геномы проанализированы в

обсуждаемой в тексте работе. Отдельно показаны датировки для изученных индивидов. На карте также отмечена локализация индивидов, чьи геномы были прочтены ранее. Их возраст приведен в скобках. По рисунку из Sikora et al., 2019.

Для сравнения имелись древние азиатские геномы, прочтенные ранее, в том числе человека из Усть-Ишима (см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” выше) и сунгирцев (см. раздел “Геномы людей со стоянки Сунгирь рассказали о брачных обычаях верхнепалеолитических охотников” выше). Почетное место в истории изучения древних евразийских и американских популяций занимает и геном мальчика из Мальты[30] на севере Иркутской области возрастом 24 тыс. лет. Он был отсеквенирован в 2013 году и стал неожиданным чудесным подтверждением существования предковой популяции северных евразийцев и коренных американцев (*Raghavan et al.,* 2014). Ее существование было предсказано на основе сравнения геномов нынешних европейцев, азиатов и американских индейцев – выходило, что была некая популяция, предковая для северных евразийцев и индейцев, но характеризующаяся более отдаленным родством по отношению к южным европейцам и китайцам. И вот найден представитель этой популяции – мальчик из Мальты. Его геном оказался именно таким, как предсказывали, – близким к геномам северных евразийцев и индейцев, но не южных европейцев и китайцев.

Еще один интересный геном – человека из пещеры Тяньюань (северо-восток Китая), возраст которого около 40 тыс. лет. Его остатки найдены в 2007 году. Древний тяньюанец морфологически был похож на европейских кроманьонцев, разве что передние зубы у него были крупнее и пальцы рук немного расширены, как у неандертальцев. Зато пальцы ног у него были тонкие, и это свидетельствует о том, что он уже ходил в какой-то обуви. Так что в смысле одежды тяньюанец был человеком прогрессивным. С прочтением его генома связан огромный прогресс в методике изучения древней ДНК. Эту методику разрабатывали Цяомэй Фу и Маттиас Майер. Им нужно было как-то обогатить вытяжку ДНК, потому что в костях тяньюаньца ДНК осталось гораздо меньше, чем требовалось для сборки нуклеотидной последовательности генома. Майер и Фу придумали, что можно насинтезировать

коротких кусочков ДНК, составляющих какую-нибудь хромосому, прикрепить их к основе, например к стеклянным шарикам, и на эти кусочки, как на наживку, попробовать выловить из раствора обрывки древней ДНК с концами, комплементарными этим кусочкам. Действительно, улов оказался богатый: им удалось из коротких обрывков собрать целую 21-ю хромосому тяньюаньца (*Fu et al.,* 2013). Кроме того, они разработали метод эффективной экстракции ДНК, который с тех пор широко используется в палеогенетике. После 21-й хромосомы прочитали и большую часть остального генома тяньюаньца (*Yang et al.,* 2017). Он оказался ранним представителем той линии, которая привела к заселению Восточной Азии, дав начало, в частности, нынешним китайцам.

Что же показал анализ 34 новых геномов из Сибири? Он позволил увидеть написанную крупными мазками историю заселения Северо-Восточной Азии, которое проходило в три этапа, соответствующих трем волнам миграции.

Первую волну, представленную индивидами Яна-1 и Яна-2, исследователи назвали *древними северными сибиряками*. Хотя стоянка Яна находится на крайнем северо-востоке Евразии, люди, жившие здесь 31,6 тыс. лет назад, оказались генетически ближе не к древним восточноазиатам (таким как человек из Тяньюаня), а к палеолитическим охотникам Западной Евразии, таким как люди со стоянки Сунгирь. Впрочем, родственные отношения древних северных сибиряков и двух главных евразийских ветвей сапиенсов – западной и восточной – не укладываются в простую древовидную схему.

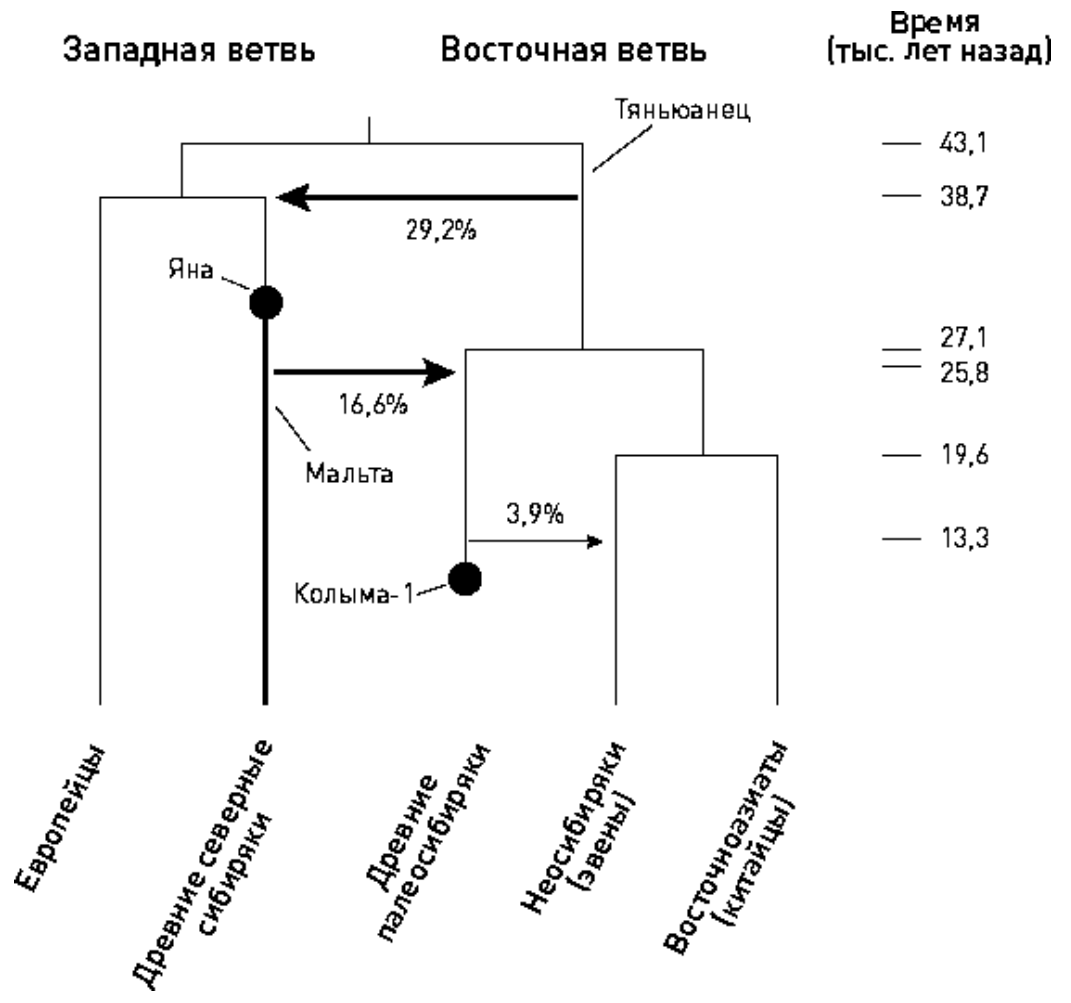


Рис. 7.4. *Реконструкция происхождения и родственных связей древних восточносибирских популяций.* 43,1 *тыс. лет назад разделились две основные ветви евразийских сапиенсов: западная и восточная.* 38,7 *тыс. лет назад от западной ветви отделились "древние северные сибиряки", которые примерно в это же время получили* 29-*процентную примесь от восточной ветви (черная толстая стрелка).* 27,1 *тыс. лет назад от восточной ветви отделились предки "древних палеосибиряков", представленных индивидом Колыма*-1. *Чуть позже, около* 25,8 *тыс. лет назад, древние палеосибиряки получили от древних северных сибиряков* 17-*процентную генетическую примесь (серая стрелка). Предки "неосибиряков" (представлены эвенами) отделились от предков восточноазиатов* 19,6 *тыс. лет назад и получили* 4-*процентную генетическую примесь от древних палеосибиряков* 13,3 *тыс. лет назад (черная тонкая стрелка). Черными кружками обозначены геномы с Янской стоянки и из Дуванного Яра. Серая линия, продолжающая ветвь древних северных сибиряков, – популяция потомков людей с Яны, к которой принадлежали индивиды из Мальты и с Афонтовой горы. Датировки,*

показанные на схеме, разумеется, приблизительные. Доверительные интервалы у них довольно широкие: например, для разделения западной и восточной ветвей евразийских сапиенсов такой интервал составляет 48,6–33,4 *тыс. лет назад. По рисунку из* Sikora et al., 2019.

Использовав сложные современные методы демографического моделирования, ученые пришли к выводу, что предки древних северных сибиряков отделились от западноевразийской ветви внеафриканских сапиенсов (к которой относятся сунгирцы) около 39 тыс. лет назад (рис. 7.4). Примерно в то же время они получили значительную, порядка 30 %, генетическую примесь от ранних представителей восточной ветви (к которой относится тяньюанец).

В геномах Яна-1 и Яна-2 присутствует характерная для всего внеафриканского человечества двухпроцентная неандертальская примесь, представленная, однако, более длинными участками неандертальской ДНК, чем у современных евразийцев. Это объясняется меньшим временем, прошедшим с момента гибридизации. Такая же картина характерна и для других палеолитических сапиенсов Евразии (см. раздел “Геном древнего обитателя Западной Сибири проливает свет на историю заселения Евразии” выше).

Мальчик из Мальты оказался родственен людям с Янской стоянки. Популяция, к которой он принадлежал, скорее всего, произошла напрямую от древних северных сибиряков. То же самое справедливо и для человека с Афонтовой горы, жившего 17 тыс. лет назад. Возможно, популяция древних северных сибиряков успела широко расселиться в период, предшествовавший ледниковому максимуму.

Индивиды Яна-1 и Яна-2 жили в одно время и в одном месте, но не были близкими родственниками. В их геномах нет следов недавнего инбридинга, а популяция, к которой они принадлежали, была довольно многочисленной (эффективная численность порядка 500 человек). Таким образом, их геномы подтверждают выводы о социальной структуре и репродуктивном поведении верхнепалеолитических охотников-собирателей (мирное сосуществование множества мелких групп, связанных родственными узами, избегание инцеста и так далее), сделанные на основе анализа геномов людей со стоянки Сунгирь (см. раздел “Геномы людей со стоянки Сунгирь

рассказали о брачных обычаях верхнепалеолитических охотников” выше).

После Янской стоянки в археологической летописи Северо-Восточной Сибири имеется долгий перерыв. Это не значит, что регион действительно полностью опустел, хотя во время ледникового максимума люди, скорее всего, и правда отступили на юг. Кто-то из них мог найти пристанище в рефугиумах (“убежищах”) – изолированных районах, где климат был суровым, но все же пригодным для жизни. Предполагается, что один такой рефугиум находился в Восточной Берингии (см. раздел “Новые данные о заселении Америки” в главе 8).

Признаки человеческого присутствия вновь появляются на северо-востоке Сибири ближе к концу ледникового максимума, около 20 тыс. лет назад. Материальная культура тех людей заметно отличается от янской. Судя по всему, она была принесена с юга. Это были представители второй волны заселения региона, к которой относится следующий по старшинству геном в изученной выборке – Колыма-1. Индивид Колыма-1 относится к популяции, которую назвали *древними палеосибиряками*. Главное, не путать их с древними северными сибиряками! Жаль, что исследователи дали им такие похожие названия.

Древние палеосибиряки, в отличие от древних северных сибиряков, принадлежат не к западной, а к восточной ветви евразийских сапиенсов. Они отделились от предков современных восточноазиатов (таких как китайцы) около 27 тыс. лет назад. Примерно тогда же они получили заметную (почти 17 %) генетическую примесь от древних северных сибиряков (см. рис. 7.4). То есть они, по-видимому, мигрировали с юга, отделившись от предков китайцев. Вскоре после этого они встретились с остатками древнейшего населения Сибири (представителями западной ветви!) и получили от них порцию генов.

Геном древнего палеосибиряка Колыма-1 близок к геномам современных обитателей крайнего северо-востока Азии (а именно коряков, ительменов и чукчей), а также американских индейцев. На сегодняшний день Колыма-1 – самый близкий родственник коренных американцев, обнаруженный в Азии. Он ближе к индейцам, чем мальчик из Мальты.

Примесь генов древних северных сибиряков роднит колымского индивида в большей степени с человеком

из Мальты, чем с Янской стоянки. То же самое справедливо для американских индейцев. Это значит, что люди, обитавшие 31 тыс. лет назад в низовьях Яны, передали свои гены древним палеосибирякам через своих далеких потомков, родственных индивиду из Мальты. А уже древние палеосибиряки, в свою очередь, передали эту западноевразийскую примесь по наследству будущим индейцам (вместе с остальными своими генами, имеющими восточноевразийское происхождение).

На рисунке 7.5 показана реконструкция родственных связей сибиряков и берингийцев – популяции, жившей в Восточной Берингии и давшей начало американским индейцам. Берингийцы представлены геномом *Upward Sun River* 1 (USR 1), о котором мы расскажем в следующей главе (см. раздел “Новые данные о заселении Америки” в главе 8).

Согласно полученной реконструкции, предки древних палеосибиряков и берингийцев разделились 24,2 тыс. лет назад. В дальнейшем и те и другие получили изрядную примесь генов древних северных сибиряков, родственных мальчику из Мальты. Эта примесь могла быть получена общими предками древних палеосибиряков и берингийцев еще до их разделения, однако исследователи считают более вероятным сценарий с двумя независимыми событиями, потому что примеси немного различаются (серая и черная толстая стрелки на рис. 7.5).

Анализ остальных восточносибирских геномов, более молодых, чем Колыма-1, а также геномов современных сибирских народов подтвердил, что в голоцене на северо-востоке Азии происходило много больших и малых миграций. Например, в геномах эскимосов, живших 3–2 тыс. лет назад на побережье Чукотки, обнаруживается североамериканская примесь. По-видимому, какие-то североамериканские племена мигрировали в обратном направлении – из Америки в Азию – уже после исчезновения Берингии. Это согласуется с лингвистическими данными, указывающими на миграцию в Азию из Америки людей, говоривших на языке эскимосско-алеутской семьи.

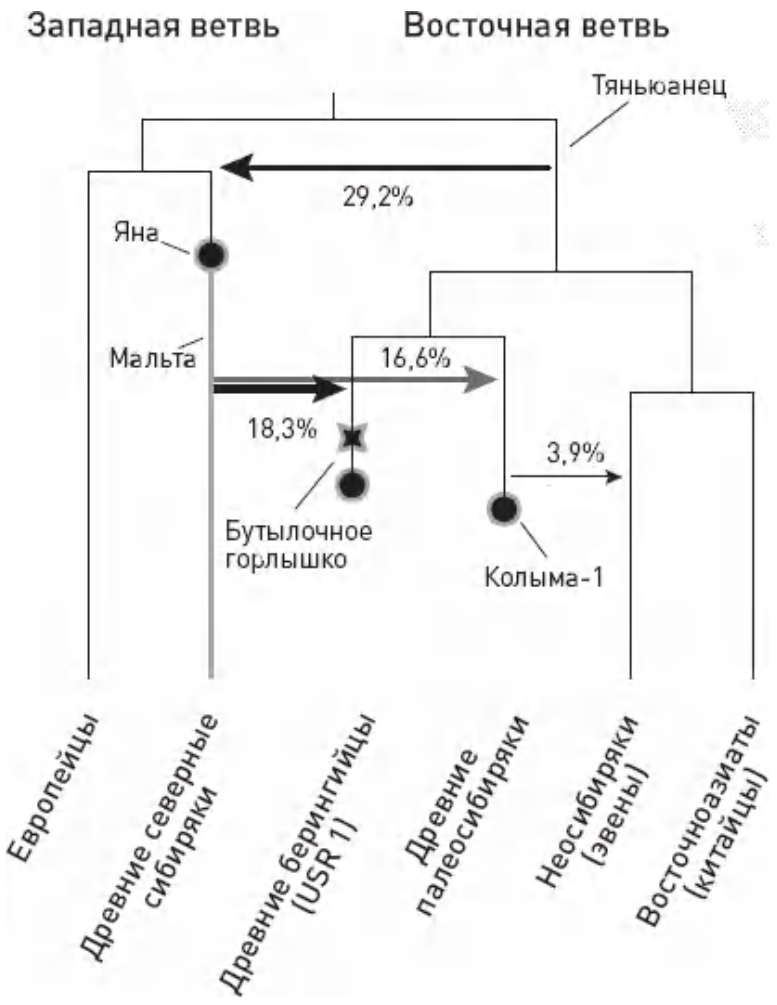


Рис. 7.5. *Положение древних берингийцев, близких к предкам индейцев, на генеалогическом дереве евразийских популяций. Берингийцы представлены геномом USR* 1 *с Аляски. Предки древних палеосибиряков и берингийцев разделились* 24,2 *тыс. лет назад. Затем,* 20,2 *тыс. лет назад, древние палеосибиряки получили* 17-*процентную генетическую примесь от древних северных сибиряков (серая стрелка). Чуть позже,* 19,7 *тыс. лет назад, берингийцы получили* 18-*процентную примесь из того же источника (черная толстая стрелка). Крестиком обозначено бутылочное горлышко численности, связанное с заселением Америки. По рисунку из* Sikora et al., 2019.

Но главным процессом, происходившим в голоцене в Восточной Сибири, было постепенное замещение древних палеосибиряков новой, третьей волной мигрантов – *неосибиряками*, отделившимися от предков китайцев позже, чем древние палеосибиряки, – около 19,6 тыс. лет назад (см. рис. 7.4, 7.5).

К началу бронзового века (4–3 тыс. лет назад) народы со значительным генетическим наследием древних палеосибиряков сохранились лишь на крайнем северо-востоке (коряки, ительмены, чукчи). Ярким исключением из этого правила оказались кеты – народ, говорящий на языке исчезающей енисейской языковой семьи, в которой часть лингвистов усматривает сходство с североамериканскими языками на-дене. У кетов, по оценкам исследователей, около 40 % генетического наследия древних палеосибиряков. Это делает идею о возможном лингвистическом родстве кетов с носителями на-дене чуть более правдоподобной.

Кроме того, до 50 % генов древних палеосибиряков найдено в геномах обитателей Прибайкалья бронзового века. Чуть раньше, в неолите, в окрестностях Байкала жили люди, более родственные восточноазиатам. Это указывает на возможную миграцию древних палеосибиряков в южном направлении. Но потом они и отсюда были вытеснены неосибиряками. Об этом свидетельствует самый поздний из прочтенных прибайкальских геномов. Человек, живший здесь 600 лет назад (Усть-Белая на рис. 7.3), был неосибиряком. Кроме того, начиная с бронзового века в прибайкальских геномах регистрируется западноевразийская примесь – вероятно, от степняков афанасьевской культуры.

По-видимому, древние палеосибиряки некогда были широко распространены. Судя по генетическим и археологическим данным, их ареал на западе мог доходить до Урала – хотя вряд ли дальше. Например, в геномах древних саамов, живших на юго-западе современной Финляндии 1500 лет назад, есть заметная азиатская примесь, но она сближает саамов скорее с восточноазиатами, чем с древними палеосибиряками. Позднее предки современных финнов, чей генофонд представляет собой смесь уральских и скандинавских компонентов, оттеснили саамов далеко на север – примерно так, как на северо-востоке Азии неосибиряки оттеснили древних палеосибиряков в самый дальний угол континента.

Таким образом, исследование показало, что история заселения северо-востока Азии людьми современного типа была сложной и драматичной. Первые обитатели региона – древние северные сибиряки – были родственны западноевразийским охотникам-собирателям, таким как сунгирцы. При этом они не были прямыми предками ни современных сибирских народов, ни американских индейцев. Правда, некоторый вклад в

генофонды и тех и других внесли их потомки, близкие к индивидам из Мальты и с Афонтовой горы.

Представители второй волны – древние палеосибиряки, родственные предкам восточноазиатов, – пришли с юга, вытеснив древних северных сибиряков и частично ассимилировав их, и дали начало берингийцам, от которых затем произошли американские индейцы, а также современным корякам, ительменам, чукчам и отчасти кетам.

Много позже, в голоцене, когда ледники растаяли, а мамонтовые степи Северной Евразии исчезли вместе со своей уникальной фауной, опять-таки с юга пришли неосибиряки, еще более близкие к восточноазиатам. Они вытеснили древних палеосибиряков почти отовсюду, кроме крайнего северо-востока и отдельных лесных убежищ в Центральной Сибири.

Исследование показало, что палеолитическое население Северной Евразии было весьма мобильным – племена могли быстро мигрировать на большие расстояния и заселять обширные территории. Работа многое прояснила и в истории заселения Америки. Например, стали выглядеть менее загадочными такие факты, как родство индивида со стоянки Мальта под Иркутском с коренными американцами и лингвистическое сходство енисейских кетов с атабасками. И то и другое становится понятным в свете новых данных о древних палеосибиряках, некогда широко расселившихся в Сибири и Берингии.

Древнейшая наскальная живопись Индонезии

Расселение сапиенсов по Евразии тесно связано с появлением и распространением верхнепалеолитической культуры (книга 1, глава 6, раздел “Венера и флейта”). Однако природа этой связи и хронология событий остаются дискуссионными. Если мы хотим понять собственное происхождение, разобраться в этом необходимо. Ведь верхнепалеолитическая культурная революция – это как раз тот момент, начиная с которого не остается никаких сомнений: эти люди уже практически ничем не отличались от нас. Они так же думали, общались и воспринимали мир, как мы сегодня.

Долгое время считалось, что центром верхнепалеолитической революции была Европа. Теперь ясно, что это, скорее всего, не так. Высокая верхнепалеолитическая культура с ее костяными орудиями, разнообразными украшениями, изобразительным искусством и музыкальными инструментами, по-видимому, развивалась параллельно в разных регионах. Где это началось раньше всего – большой вопрос, причем не обязательно важный.

Европейский палеолит начали изучать раньше и изучали активнее всего – отсюда и иллюзия, что все началось в Европе. Категорически не вписываются в эту версию, в частности, очень древние верхнепалеолитические артефакты из Денисовой пещеры: здесь найдены, например, древнейшие костяные швейные иглы (см. илл. VII на цветной вклейке). Также вспомним человека из пещеры Тяньюань, у которого в ходу (буквально) была обувь. В тот же ряд становится и удивительная пещерная живопись, обнаруженная на островах Индонезии. Собственно, ничего особо удивительного в этой живописи не было бы, если бы не ее возраст, определить который удалось лишь недавно.

В осадочных известняках юго-западной оконечности острова Сулавеси существует целая сеть карстовых пещер. Они хорошо известны археологам – с середины 1930-х годов там ведутся раскопки. В этих пещерах найдено множество артефактов и костных остатков, а также наскальные рисунки. Предполагалось, что люди заселили этот район 35 тыс. лет назад – такой возраст дало радиоуглеродное датирование

находок из последовательных слоев в двух пещерах. Причем считалось, что рисунки гораздо моложе – им давали не больше 10 тыс. лет, поскольку влажные стены и потолки пещер подвержены сильной эрозии.

Все изменилось, когда ученые из индонезийских и австралийских лабораторий, проводящие комплексные исследования в этих пещерах, применили недавно опробованную методику для определения возраста наскальных рисунков. Вместо того чтобы использовать традиционный метод радиоуглеродного датирования костных остатков (связь которых с рисунками, прямо скажем, неочевидна), они решили оценить возраст самих рисунков – точнее, кальцитовых натеков, образовавшихся *поверх* живописи на стенах пещер. Эти натеки, или бляшки, – результат медленного осаждения карбоната кальция на каменной поверхности. Они выпуклые, обычно имеют толщину порядка сантиметра, образуют плотные группы, и рисунки под ними иногда еле просматриваются. Такую бляшку нетрудно снять, сделать тонкий поперечный шлиф и оценить возраст по тем или иным изотопам. В данном случае применялась датировка по изотопам урана (метод урановых серий). Современная аппаратура позволяет выполнить анализ в нескольких местах такого шлифа, то есть получить последовательные возрастные серии. Понятно, что ближайшие к каменной стене пещеры слои натека должны быть самыми древними, а поверхностные – самыми молодыми. Иногда линии рисунков проходят по таким натекам, а поверх них идут уже следующие слои кальцита. Тогда можно очертить возрастные границы создания рисунка, оценив древность слоев, между которыми он “зажат” (*Aubert et al.,* 2014).

Возраст рисунков оказался неожиданно древним, существенно больше предполагаемых 10 тыс. лет. Самыми старыми оказались изображения ладоней, выполненные закрашиванием поверх наложенной руки. Их возраст близок к 40 тыс. лет. Выразительную бабируссу неизвестный художник нарисовал около 37 тыс. лет назад (илл. XVII на цветной вклейке).

Древнейшая наскальная живопись Европы имеет сопоставимый возраст. Самый древний европейский рисунок – красное пятно из пещеры Эль-Кастильо – сделан 40,8 тыс. лет назад (это нижняя оценка возраста), отпечатки (трафареты) ладони на пятне несколько моложе, им 35–37 тыс. лет. Экспрессивная живопись пещеры Шове создана 35 тыс. лет

назад, рисунки в пещере Альтамира – около 36–22 тыс. лет назад. Возраст этих европейских рисунков определили тем же методом – по изотопам урана в кальцитовых натеках (*Pike et al.,* 2012).

Сопоставление уточненных датировок рисунков Запада и Востока привело ученых к удивительному выводу. Наскальная живопись Европы и Азии появилась и развивалась более или менее синхронно, эксплуатируя схожие мотивы и техники. Вряд ли теперь можно говорить о том, что азиатские мастера переняли изобразительное искусство и художественные приемы у искушенных европейских предшественников. Либо живопись появилась независимо на двух сторонах континента, либо была унаследована европейскими и азиатскими древними художниками от общего “культурного предка”. Может быть, от каких-то западно– или центральноазиатских палеоживописцев, чьи произведения пока не найдены.

В 2018 году австралийские и индонезийские ученые во главе с Максимом Обером сообщили об исключительно древних (возможно, самых древних в мире) изображениях животных – местных диких быков бантенгов. Рисунки были найдены в пещере Лубанг-Джареджи-Салех на острове Борнео. Их возраст превышает 40 тыс. лет (*Aubert et al.,* 2018).

В конце 2019 года Обер и его коллеги сообщили еще об одном замечательном открытии, сделанном в карстовой пещере Леанг-Булу-Сипонг-4 (*Aubert et al.,* 2019). Она находится в районе Пангкеп в юго-западной части острова Сулавеси. Там очень много пещер, и на сегодняшний день наскальные рисунки найдены как минимум в 242 из них, причем каждый год обнаруживаются новые.

Живописное панно в Леанг-Булу-Сипонг-4 нашли в декабре 2017 года. На участке стены длиной 4,5 метра изображены узнаваемые представители местных копытных (две свиньи *Sus celebensis* и четыре карликовых буйвола аноа, *Bubalus* sp.), а также восемь “териантропов” – странных химер, сочетающих звериные и человеческие черты (илл. XVIII на цветной вклейке). Стена изрядно облупилась, так что рисунки сохранились лишь частично, но все же можно разглядеть много важных деталей. В том числе – длинные предметы (то ли копья, то ли веревки), при помощи которых териантропы, по-видимому, атакуют зверей.

Рисунки животных и териантропов явно одновозрастные – они выполнены в одном стиле (характерном и для других древних образцов местной наскальной живописи), одним и тем же красным пигментом и имеют одинаковую степень выветрелости. На стене есть также изображения человеческих ладоней, но они, скорее всего, более поздние – они меньше пострадали от времени, выполнены пигментом другого оттенка, а одна из групп отпечатков располагается на облупившемся участке стены, где ранее, очевидно, находилась спина свиньи (*Pig* 1 на илл. XVIII). Древнейший датированный отпечаток ладони на Сулавеси имеет возраст 17,8 тыс. лет.

Изображения териантропов сильно стилизованы и не очень хорошо сохранились, но комбинация человеческих и звериных признаков вполне очевидна (илл. XIX на цветной вклейке). Например, у териантропа 1 заметен хвост (этот териантроп нападает на свинью *Pig* 1 то ли с кривым копьем, то ли с веревкой в руке), у териантропа 4 – что-то вроде клюва, у териантропов 3, 6, 8 – удлиненные, явно не человеческие морды.

Позы и взаимное расположение фигур свиней, аноа и териантропов свидетельствуют о том, что перед нами не разрозненные портреты, а настоящие охотничьи сценки.

Скорее всего, териантропы – фантастические существа из мифов и сказок, а не настоящие охотники в масках или костюмах животных. На это указывают в первую очередь их маленькие размеры. Целебесская свинья, на которую нападает териантроп 1, имеет не более 60 сантиметров в холке, а аноа, атакуемый териантропами 3–8, – самый мелкий из буйволов, его рост не превышает метра. Териантропы малы по сравнению с этими животными, получается, что их рост – сантиметров 20–30. Возможно, это какие-то духи из шаманских верований, приносящие людям удачу на охоте, или другие фольклорные персонажи.

Возраст рисунков удалось определить при помощи уран-ториевого датирования четырех натечных образований, сформировавшихся поверх изображений животных *Pig* 1, *Anoa* 2 и *Anoa* 3 (см. илл. XVIII). Самым древним оказался натек на задней ноге свиньи *Pig* 1: он начал формироваться 44,41 ± 0,49 тыс. лет назад.

Судя по полученным датировкам, рисунки были созданы не позднее чем 43,9 тыс. лет назад. Это делает композицию из

пещеры Леанг-Булу-Сипонг-4 рекордной сразу в нескольких отношениях: это и древнейшие известные рисунки животных, и древнейшие изображения териантропов, и древнейшие сценки, и вообще древнейший образчик *фигуративного искусства Homo sapiens*.

Для сравнения: древнейшая бесспорная охотничья сцена в европейской пещерной живописи (кстати, тоже фантастическая) – это композиция с раненым бизоном и птицеголовым человеком из пещеры Ласко во Франции (илл. XX на цветной вклейке, *а* и *б*). Но этот загадочный рисунок как минимум вдвое моложе изображений из Леанг-Булу-Сипонг-4 – его возраст не превышает 21 тыс. лет (оценки варьируют от 14 до 21 тыс. лет). Древнейший европейский териантроп – знаменитый человеколев из пещеры Штадель в скальном массиве Холенштайн в Германии (илл. XX, *в*). Это вырезанная из бивня мамонта статуэтка человека с головой зверя из семейства кошачьих (предположительно – пещерного льва). Возраст статуэтки – около 40 тыс. лет, то есть она на несколько тысячелетий моложе рисунков из Леанг-Булу-Сипонг-4.

Конечно, из всего этого вряд ли следует, что фигуративное искусство, умение сочинять истории, идеи о фантастических существах и прочие проявления высокой позднепалеолитической культуры впервые зародились на Сулавеси и оттуда распространились по Старому Свету. Скорее можно предположить, что ближневосточные сапиенсы, получившие неандертальскую генетическую примесь 60–50 тыс. лет назад и вскоре после этого начавшие свое победное шествие по просторам Европы и Азии, уже имели все необходимые биологические и культурные предпосылки для такого развития, которое потом происходило параллельно в разных регионах – где-то чуть быстрее, где-то чуть медленнее. Одной из таких предпосылок, как мы уже упоминали выше, могли быть некие культурные особенности и обычаи, позволявшие разрозненным группам охотников-собирателей объединяться в племена, – это должно было одновременно и дать сапиенсам огромное конкурентное преимущество, и заложить фундамент для резкого ускорения культурной эволюции.

Глава 8
Когда растаяли ледники

В бронзовом веке происходила миграция причерноморских степняков в Западную Европу: анализ древних геномов из разных культур бронзового века

Происхождение нынешних европейцев за счет смешения четырех разных линий евразийского человечества: сравнение большого массива данных по современным и древним геномам Западной Евразии

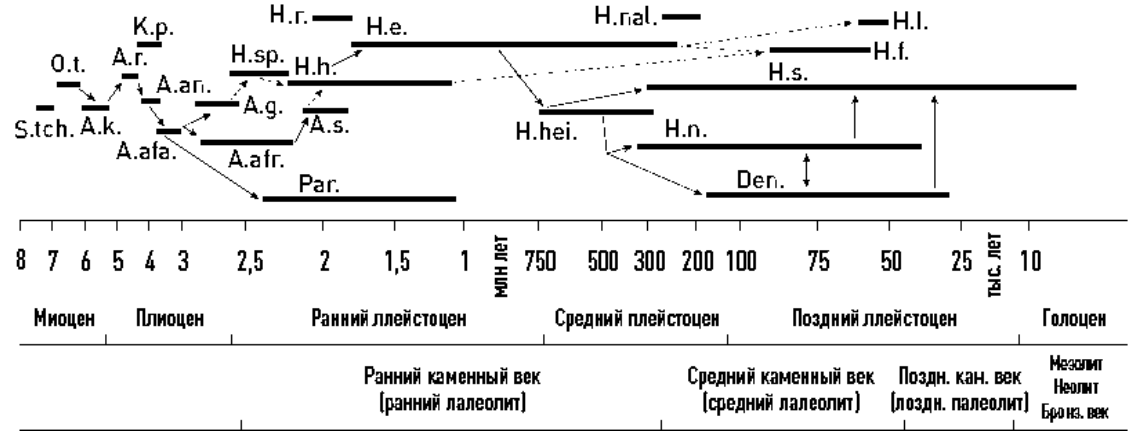
Новые волны заселения Америки предками палеоэскимосов: анализ редких мутаций в геномах сибиряков, северных индейцев, мумии из Гренландии

Среди предков индейцев имелась ветвь с древним австралазийским наследием: сравнение геномов современных индейцев и южноазиатских народов

12,6 тыс. лет назад индейцы уже разделились на северную и южную ветви: прочтение древнего генома из Монтаны

Очень быстрая миграция предков индейцев с севера на юг дала начало почти всем племенам индейцев: сравнение геномов современных индейцев

Предки индейцев отделились от палеосибиряков 20 тыс. лет назад в Берингии: новые находки на Аляске, прочтение их древних геномов и сравнение с новыми геномами из Северной Сибири



Доисторическая Евразия покрылась ледником. Люди выживали как могли и где могли. На крайнем северо-востоке, в Берингии, зажатая между льдами и океаном, покинутая бывшими южными соседями, осталась группа людей. Они перебрались по сухопутному перешейку в Америку и провели в изоляции несколько тысяч лет. Там, на Аляске, берингийцы обосновались, нарастили численность и размежевались, а может, условия разделили ту исходную популяцию на несколько частей. Когда позволил подтаявший ледник, люди начали быстро осваивать новые южные территории. Пока одна часть осматривалась в приледниковых районах Северной Америки, другая двинулась дальше на юг, достигнув Огненной Земли за одно-два тысячелетия. Два материка, Северная и Южная

Америка, были пройдены из конца в конец на удивление быстро. Впрочем, чему удивляться? Опыт уже был, ведь при освоении Старого Света от Пиренеев до Тихого океана и от Арктики до Австралазии мигранты тоже не слишком мешкали. Видимо, технологические, социальные и культурные наработки за ледниковое время не растерялись, а, наоборот, упрочились и умножились. Генетики предполагают, что и до берингийских мигрантов в Америку могли попасть какие-то прыткие искатели приключений, родственные австралийцам и новогвинейцам. Не их ли генетический след находят у индейцев Амазонии? Позже в Америку приходили и другие мигранты из Восточной Сибири. Вооруженные хитроумными навыками полярной охоты, они освоили крайний север Америки. Тем временем в Евразии популяции людей, мигрируя в разных направлениях, то смешиваются, то снова разделяются, то воюют, то мирно сожительствуют, перенимая культуру и технологии друг у друга. К началу бронзового века в Западной Евразии сосуществуют четыре популяции, сильно отличающиеся друг от друга. Перемешиваясь, они образуют новые общности. Каждая из них несет и свое историческое наследие, и соседское, и своих более дальних родичей… Как понять, где чья раса, от какого момента отсчитывать появление “своей” общности? И вообще, как теперь, зная о запутанной родословной каждого народа, каждой популяции, понимать расовое деление? Вероятно, как эфемерные различия географических популяций, которые при малейшей возможности сотрутся и преобразуются во что-то совсем другое. Голубые глаза – от охотников-собирателей Запада, светлая кожа – о, это уже от южных земледельцев и скотоводов, а светлые волосы – нет-нет, не из Скандинавии, а скорее от народов Забайкалья… Где уж тут говорить о постоянстве расовых признаков.

Новые данные о заселении Америки

Изучая историю заселения Америки, ученые сменили несколько гипотез, каждая из которых соответствовала имевшейся на тот момент информации. Вплоть до последних десятилетий XX века считалось, что люди попали в Америку по Берингийскому мосту и 13 тыс. лет назад, когда открылся проход в ледовом щите, начали свободно расселяться по американским безлюдным просторам. Они распространили свою охотничью культуру (так называемую культуру кловис) по всей Америке, перебив повсюду крупных животных, и быстро добрались до ее самого южного кончика – Огненной Земли.

В 1990-е годы на юге Чили была открыта стоянка Монте-Верде с богатым не кловисским инвентарем. Ее возраст – 14,6 тыс. лет – оказался древнее тех 13 тыс. лет, когда, как думали, началось продвижение американских народов от ледового щита на юг. Последовали и другие находки с древними датировками, например, в пещерах Пэйсли на северо-западе США обнаружились культурные артефакты возрастом 14,2 тыс. лет, что тоже древнее той принятой точки отсчета. Были и другие свидетельства присутствия людей в докловисской Америке. В итоге сложилась другая гипотеза – о ранних мигрантах, двигавшихся не через проход в леднике, а вдоль тихоокеанского побережья. Именно так люди могли появиться на американских территориях до открытия прохода. А культура кловис в таком случае – результат примерно двух тысяч лет развития палеоиндейцев уже на новой родине (книга 1, глава 6, раздел “Открытие Америки”).

Но вот наступила эра геномных исследований. Основываясь на геномах современных индейцев, генетики начали реконструировать историю индейских племен. Постепенно выстраивалась картина обособления отдельных веточек-народов от общего ствола, и чем дальше на юг, тем моложе по своим генетическим характеристикам оказывалась веточка. Очутившись в том или ином районе, группа начинала обживать его, существуя относительно оседло и мало интересуясь окрестными областями. Об этом можно судить по сходству геномов древних и нынешних людей, происходящих из одной местности. Они больше похожи друг на друга, чем на геномы и древних, и нынешних соседей. Иными словами, все складывалось в пользу гипотезы об одной мощной предковой

популяции, давшей начало всем индейским народам, кроме самых северных (*Reich et al.,* 2012).

Однако вскоре подоспело генетическое исследование скелета Анзик-1, найденного в Монтане вместе с орудиями и артефактами, типичными для культуры кловис (*Rasmussen et al.,* 2014). Датировки показали возраст 12,6 тыс. лет. Казалось бы, и по географическому положению, и по возрасту Анзик-1 должен представлять базальную популяцию, от которой началась диверсификация индейских племен. Но все оказалось не совсем так. В геноме, который удалось прочитать с хорошим покрытием, имелись черты североамериканских индейцев, что логично и ожидаемо. Заметна там, кстати, и общая для современных индейцев генетическая примесь тех, кого позже назовут древними палеосибиряками (см. раздел “О трех волнах заселения северо-востока Евразии” в главе 7), что проявляется в сходстве с геномом из Мальты. Однако у Анзик-1 нашлась также и четкая генетическая подпись южноамериканских индейцев, которые, как видно из генома, уже успели накопить отличия от северных (где в те времена жили эти предки современных южноамериканских индейцев, оставившие след в геноме Анзик-1, – это отдельный вопрос). Получается, что 12,6 тыс. лет назад северная и южная ветви индейских народов уже давно разошлись. Этот результат не вписывается в стройную схему последовательных ответвлений племен по мере продвижения потока мигрантов с севера на юг. С этим исследованием вступила в свои права палеогеномика. И помогла по-новому увидеть картину заселения Америк.

Сравнение геномов людей из разных индейских племен выявило одну странность, а именно генетическое сходство некоторых племен Амазонии с населением Австралазии, то есть Австралии, Новой Гвинеи и прилегающих островов (*Skoglund et al.,* 2015). Доля австралазийских генов невысока (от 1 до 6 %), но их присутствие вполне достоверно. Теоретически можно было бы объяснить эту странную примесь (которой нет ни у других индейцев, ни у Анзик-1) позднейшим привносом от каких-то народов Австралазии. Однако сходство амазонских индейцев со всеми предполагаемыми ее источниками (австралийцами, папуасами, андаманцами) оказалось равным. То есть никакая из этих линий не могла породить австралазийскую примесь в геномах амазонских индейцев. У полинезийцев, искусных мореходов, на которых в такой ситуации сразу падает подозрение, оказалось мало общего с

изученными индейцами, так что этот вариант был отброшен. Осталась версия о каких-то древних предках с общим австралазийским наследием, прибывших в Америку еще до людей кловис. Пришедшие позже носители культуры кловис не имели австралазийского наследия. Жители Америки с австралазийскими корнями были почти полностью вытеснены этими поздними мигрантами, оставив по себе лишь малые обрывки “генетической памяти”. Что это была за популяция, кто ее родоначальники – загадка.

Кроме этих волн миграции были по крайней мере еще две. Они сформировали генетическое своеобразие инуитов и индейцев севера США и Канады. Первая из них – это палеоэскимосы, потомки каких-то североазиатских народов, оказавшихся в Гренландии и Америке около 5 тыс. лет назад. От них остались специфические генетические варианты у индейских народов, говорящих на языках на-дене (*Flegontov et al.,* 2019). Интересно, что то же палеоэскимосское наследие обнаружилось в геноме мумии из Гренландии, возраст которой 4 тыс. лет. Естественно, эти мигранты смешались с основным индейским населением, поэтому доля палеоэскимосского наследия у на-дене всего около 10 %, но оно тем не менее отчетливо видно. От той волны мигрантов индейцам помимо генов, возможно, достались луки: до этого луков у индейцев не было, во всяком случае, нет о том никаких археологических свидетельств.

Самая поздняя волна прослеживается по геномам носителей эскимосско-алеутских языков. Она имела место около тысячи лет назад. Ее представителями тоже были какие-то народы Северной Азии, но уже не те, что двинулись из Сибири на восток несколькими тысячами лет раньше. Интересно, что в геномах нынешних чукчей видны следы недавней обратной миграции – из Америки в Сибирь (*Reich et al.,* 2012).

Хотя в общих чертах картина проясняется, многие аспекты остаются спорными и туманными. Например, откуда и когда пришли предки индейцев, осевшие в Берингии перед тем, как продолжить свой путь в Америку? Как долго продолжалась их предполагаемая изоляция? Неясно, сложилась ли эта предковая группа в результате одной или нескольких волн миграции из Азии. Кроме того, хорошо бы уточнить, когда разделились северная и южная ветви американских индейцев.

В январе 2018 года большой международный коллектив генетиков сообщил об успешном прочтении еще одного древнего ядерного генома, интересного с точки зрения ранней истории американского человечества. Ученые исследовали остатки детей, найденных на позднепалеолитической[31] стоянке Река Восходящего Солнца (*Upward Sun River*, USR) в Центральной Аляске (*Moreno-Mayar et al.,* 2018). Здесь в одном погребении были найдены остатки новорожденного ребенка и позднего эмбриона. Непосредственно над двойной могилой обнаружили обгорелые кости третьего ребенка, трехлетнего, которого сородичи кремировали, тем самым оставив палеогенетиков не у дел.

Возраст детского кладбища – 11,5 тыс. лет, то есть оно всего на 3–4 тысячелетия моложе эпохи великого расселения берингийцев по Северной и Южной Америке. Главное, что это самые древние человеческие остатки, обнаруженные на Аляске (*Potter et al.,* 2014).

Ранее уже были опубликованы митохондриальные геномы двух несожженных детей с этого кладбища (*Tackney et al.,* 2015). В дальнейшем исследователям удалось весьма качественно (со средним покрытием 17) отсеквенировать ядерный геном ребенка USR 1. Как морфология остатков, так и геном говорят о том, что это была девочка. В костях эмбриона USR 2 сохранность ДНК оказалась намного хуже, хотя понятно, что он тоже женского пола. Даже этих крох информации хватило, чтобы определить, что дети были родственниками – возможно, кузинами или даже родными сестрами.

Сравнение генома USR 1 с геномами современных людей из американских и евразийских популяций показало, что древняя берингийская девочка генетически ближе всего к современным северо– и южноамериканским индейцам. Степень ее родства с населением Северо-Восточной Азии, алеутами и инуитами намного меньше. При этом среди индейцев не удается выделить какую-то конкретную группу, к которой геном USR 1 был бы ближе всего. Он примерно в одинаковой степени схож с геномами разных популяций коренных американцев, как северных, так и южных. Это идеально согласуется с предположением о том, что популяция древних берингийцев, к которой принадлежала девочка USR 1, была близка к общим предкам современных индейцев.

Применив к геномным данным внушительный арсенал изощренных статистических тестов, которыми располагает сравнительная геномика, ученые пришли к выводу, что древние берингийцы являются самой базальной ветвью коренных американцев. Иными словами, как современные индейцы, так и эта берингийская группа произошли от одной и той же предковой популяции, которая отделилась от азиатов задолго до разделения предков USR 1 и современных индейцев (рис. 8.1).

Рис. 8.1. *Предельно упрощенная генеалогия коренных американцев. Здесь китайцы (хань) представляют жителей Восточной Азии, коряки – северных азиатов, каритиана – южноамериканских индейцев, атабаски – североамериканских. Указано время в тыс. лет назад. По рисунку из* Moreno-Mayar et al., 2018.

Вся совокупность генетических и археологических данных, по мнению исследователей, лучше всего согласуется со следующим сценарием.

Предковая популяция коренных американцев (то есть северных и южных индейцев и берингийцев в лице USR 1) начала обосабливаться от предков современных азиатов около

36 тыс. лет назад. Происходило это, скорее всего, еще не в Берингии, а где-то в Северо-Восточной Азии. Нет археологических указаний на присутствие людей на Аляске или крайнем северо-востоке Азии в тот период.

Интенсивный генетический обмен между предками азиатов и американцев сохранялся долго – вплоть до 25 тыс. лет назад. Но затем, около 24 тыс. лет назад, надвигается ледниковый максимум, климат в Берингии и ее окрестностях становится более суровым, выживать и мигрировать в тех краях людям становится труднее. В это время, судя по археологическим данным, сократилось и сдвинулось к югу население Сибири (см. раздел “О трех волнах заселения северо-востока Евразии” в главе 7). Так что предки американцев, вероятно, уже обжившие Берингию, оказались в изоляции, отрезанными от остального человечества. Там они застряли на несколько тысячелетий.

Напомним, что по расчетам с использованием геномов со стоянки Яна и из Дуванного Яра предки древних палеосибиряков и берингийцев разделились как раз 24 тыс. лет назад. В обеих популяциях имелась примесь древних северных сибиряков (см. рис. 7.5).

Около 21 тыс. лет назад началось постепенное обособление предков USR 1 от предков современных индейцев. Генетический обмен между ними прервался не сразу. Разделение ветвей северных и южных индейцев началось 15 тыс. лет назад, что примерно совпадает с археологическими датировками великой миграции на юг и быстрого заселения Северной и Южной Америки. Затем (после 11,5 тыс. лет назад) северные индейцы стали откочевывать обратно на Аляску, где они то ли вытеснили, то ли ассимилировали остававшихся там берингийцев – сородичей USR 1.

Упомянутый выше небольшой приток австралазийских генов (с заметной денисовской примесью) в генофонд индейцев Амазонии, видимо, связан с какими-то иными миграциями. В геноме USR 1 этой австралазийской примеси не обнаружено. У берингийской девочки есть немного денисовской ДНК, но не больше, чем у остальных коренных американцев.

Что касается вопроса, где именно произошли два ключевых события – отделение предков USR 1 от предков индейцев 21 тыс. лет назад и разделение предков северных и южных индейцев 15 тыс. лет назад, – то наиболее вероятны два сценария. Возможно, первое событие произошло в Восточной

Берингии, а второе – в Северной Америке к югу от ледникового щита. Правда, бесспорных археологических доказательств присутствия людей в Восточной Берингии ранее 15–14 тыс. лет назад пока не найдено. Поэтому не исключен и другой сценарий, согласно которому разделение берингийцев и индейцев произошло еще в Старом Свете.

Таким образом, исследование подтвердило, что современные северные и южные индейцы в основном (то есть за вычетом небольших позднейших примесей) произошли от единой предковой популяции, которая во время ледникового максимума была изолирована от остального человечества. Скорее всего, эта популяция ютилась где-то в Восточной Берингии или же пришла туда ближе к концу ледникового максимума. Затем она двинулась на юг, как только в североамериканском ледниковом щите начали открываться проходы (первым, около 15 тыс. лет назад, открылся прибрежный путь, а после 13 тыс. лет назад к нему добавился второй проход, расположенный восточнее). Девочка USR 1 была потомком тех нерасторопных берингийцев, которые на юг не пошли и остались на Аляске.

Что рассказала генетика о происхождении европейцев

Палеогенетика и сравнительная геномика в последние годы многое прояснили и в вопросе о предках современных жителей Европы. Генофонд европейцев, похоже, представляет собой смесь из трех разнородных источников. К исходному генофонду местных палеолитических охотников-собирателей, потомков европейских кроманьонцев, 8–5 тыс. лет назад примешалась изрядная доля ближневосточных генов. Появление этой примеси связано с распространением в Европе сельского хозяйства, принесенного мигрантами с Ближнего Востока. В какой-то момент в европейский генофонд влился некий третий компонент, условно называемый “древним североазиатским” и связанный, возможно, с ответвлением тех западных евразийцев, что ранее мигрировали в сторону Сибири и внесли вклад в заселение Америки. Речь идет, конечно, о древних северных сибиряках, представленных геномами из Мальты и низовий Яны (см. раздел “О трех волнах заселения северо-востока Евразии” в главе 7).

Палеогенетика смогла рассказать кое-что интересное и о том, что происходило в Западной Евразии в более поздний доисторический период. Об этом повествуют статьи двух больших международных коллективов, опубликованные в 2015 году. Воспользовавшись усовершенствованными методами работы с древней ДНК, ученые проанализировали геномы множества людей, живших в разных районах Западной и Центральной Евразии от 8 до 2 тыс. лет назад. В выборку попали представители европейских и центральноазиатских популяций, начиная от неолита и кончая железным веком. Для сравнения использовались отсеквенированные ранее палеолитические и современные геномы (*Haak et al.,* 2015; *Allentoft et al.,* 2015).

Количество изученных древних геномов впечатляет: первый коллектив работал с 101 геномом, а второй – с 69. В первом случае использовалось “черновое” полногеномное секвенирование с низким покрытием, то есть не очень качественное, но достаточное для решения поставленных задач. Во втором – секвенировали не все подряд, а специально выбранные участки, включающие около 400 тысяч известных

полиморфизмов (то есть позиций, в которых у людей могут стоять разные нуклеотиды). Это позволило значительно сократить объем работы, почти не теряя ценной информации, – и действительно, зачем секвенировать те участки генома, которые у всех людей заведомо одинаковы.

Самый важный вывод, к которому независимо пришли оба исследовательских коллектива, состоит в том, что в бронзовом веке происходили крупные миграции, во многом определившие состав генофондов современных западноевразийских народов. Более того, эти миграции с большой вероятностью были напрямую связаны с распространением индоевропейских языков.

Есть две основные гипотезы о местоположении прародины языков индоевропейской семьи: одни специалисты помещают ее в Малую Азию, другие – в Причерноморско-Каспийскую степь. Палеогенетические данные говорят в пользу второй версии.

Примерно 4500 лет назад (около 2500 года до нашей эры) в Центральной Европе широко распространилась так называемая культура шнуровой керамики, она же культура боевых топоров, названная так по характерным орнаментам на глиняной посуде и по обычаю класть в мужские могилы искусно выточенные каменные топоры. Именно с этой культурой связывают распространение индоевропейских языков в Европе сторонники “степной” версии. Происхождение культуры шнуровой керамики они, в свою очередь, связывают с кочевниками Причерноморско-Каспийской степи – создателями ямной культуры (рис. 8.2). Ямники были искусными коневодами и носителями весьма передовых по тем временам технологий. В частности, они кочевали на четырехколесных телегах, введя в обиход колесо едва ли не раньше, чем это сделали далеко на юге цивилизованные шумеры. Телега, поставленная на колеса, позволила совершать дальние путешествия по безводным степям от колодца к колодцу, расширив – буквально – пространство возможностей своих обладателей. Археологические данные указывают на родство ямной культуры и культуры шнуровой керамики. Однако неясно было, как распространялись технологии и традиции – за счет торговли и культурного обмена или вместе с многочисленными переселенцами-степняками.

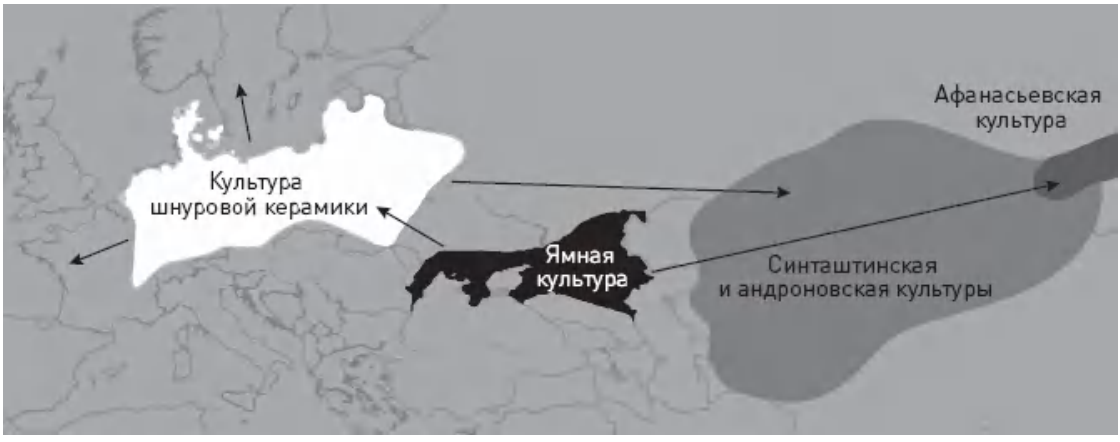


Рис. 8.2. *Направления миграций, реконструированные на основе анализа геномов людей бронзового века. Масштабная экспансия кочевников из Причерноморско-Каспийской степи (ямная культура), произошедшая около* 4500 *лет назад, положила начало формированию в Западной Европе культуры шнуровой керамики, которая предположительно была источником распространения в Европе индоевропейских языков. Последующие миграции в восточном направлении связаны с формированием синташтинской, андроновской и афанасьевской культур. По рисунку из* Novembre, 2015.

Палеогенетические данные показали, что генофонд носителей культуры шнуровой керамики на 79 % происходит от ямников и лишь на 21 % – от аборигенов. Это значит, что в бронзовом веке действительно произошла крупномасштабная миграция причерноморских степняков в Центральную Европу. В той миграции принимали участие как мужчины, так и женщины, что видно по массовому замещению гаплотипов мтДНК и Y-хромосомы, происходившему в это время в Европе. Впрочем, прежние местные жители, чей генофонд представлял собой смесь генов древних охотников-собирателей (потомков западноевропейских кроманьонцев) и неолитических земледельцев и скотоводов с Ближнего Востока, не были вытеснены пришельцами полностью и постепенно смешались с ними. Впоследствии во многих западноевропейских популяциях доля исконных “кроманьонских” и “ближневосточных” генов даже несколько увеличилась. Однако и по сей день “степные” гены составляют значительную часть европейского генофонда.

Особенно велик вклад причерноморских степняков бронзового века в генофонды народов Северной и Восточной Европы (скандинавов, прибалтов, шотландцев, славян), тогда

как на юге встречаются популяции (например, коренное население Сардинии и Сицилии), происходящие в основном от ближневосточных земледельцев и скотоводов, с минимальными примесями двух других компонентов.

Палеогенетические данные пролили свет и на происхождение важнейших восточных культур бронзового века – синташтинской, андроновской и афанасьевской (см. рис. 8.2). Их связь с ямной культурой была очевидна и по археологическим данным, а теперь стало ясно, что их распространение определялось не культурными заимствованиями, а реальной – и при этом весьма масштабной – экспансией ямников на восток. Обосновавшиеся в Центральной Европе потомки ямников – носители культуры шнуровой керамики – тоже участвовали в этой экспансии, судя по генетическим данным.

Разумеется, палеогенетика сама по себе не может доказать, что ямники, разъезжая по причерноморским степям на своих повозках 5 тыс. лет назад, болтали на праиндоевропейском языке (и рассказывали друг другу басню “Овца и кони”, конечно). Лингвистов такое прямолинейное утверждение наверняка сильно покоробит, да и авторы обсуждаемых статей подчеркивают, что их данные не позволяют уверенно судить о положении индоевропейской прародины. Однако подтвержденные палеогенетическими данными направления древних миграций слишком уж хорошо вписываются в “степную” версию происхождения индоевропейских языков. В частности, если язык афанасьевцев был индоевропейским (как считают многие специалисты), то от него могли произойти ныне вымершие тохарские языки, на которых говорили более тысячи лет назад обитатели Таримской впадины на западе нынешнего Китая. Тохарские языки точно относились к индоевропейской семье (сохранились письменные памятники), а родство тохарцев с афанасьевцами и раньше предполагалось многими исследователями.

“Малоазиатская” гипотеза гласит, что индоевропейские языки проникали в Европу вместе с неолитическими земледельцами и скотоводами начиная с 8 тыс. лет назад. В пользу этой гипотезы свидетельствует генетически подтвержденный факт масштабной миграции ближневосточного населения в Европу в начале неолита. Логично предположить, что новое население принесло с собой и новый язык. Однако теперь мы знаем, что после миграции ближневосточных

земледельцев и скотоводов было еще одно великое нашествие с востока, в ходе которого прежнее население Центральной Европы, состоявшее в том числе из потомков тех земледельцев, было в значительной мере вытеснено степняками. Такое переселение народов вполне могло привести к смене языка.

Как уже говорилось, в генофонде современных европейцев присутствует “древний североазиатский компонент”, сближающий нынешнее европейское население с палеолитическим мальчиком со стоянки Мальта в Прибайкалье, жившим 24 тыс. лет назад, и с людьми из низовий Яны, жившими 32 тыс. лет назад, а через них – с коренными американцами (см. раздел “О трех волнах заселения северо-востока Евразии” в главе 7). Но вот проблема – у людей, живших в Западной Европе 8-10 тыс. лет назад, этого североазиатского компонента нет. Получается, что “древний североазиатский компонент” попал в геномы европейцев относительно недавно. Но какими маршрутами, с какими популяциями? По мере распутывания клубка европейских переселений становится ясно, как североазиатское наследие могло проникнуть в Западную Европу. Возможно, оно попало туда с теми же ямниками.

Десять тысяч лет назад Западную Евразию населяли четыре генетически несхожие популяции: ближневосточные и иранские земледельцы-скотоводы, восточноевропейские и западноевропейские охотники-собиратели. В течение следующих четырех тысяч лет на территории Западной Европы смешались потомки ближневосточных земледельцев-скотоводов и западноевропейских охотников-собирателей. Тем временем в восточных степняках смешалось наследие иранских земледельцев-скотоводов и восточноевропейских охотников-собирателей. Из этого наследия сложился и генофонд ямников-скотоводов. В бронзовом веке, около 5 тыс. лет назад, происходило дальнейшее перемешивание в обоих направлениях – и с запада на восток, и с востока на запад.

Где в этой схеме появляется североазиатская генетическая специфика? Сначала она обнаруживается в геномах охотников-собирателей Восточной Европы. Что ж, это понятно – она попала туда во время предыдущей широкой, по всей Центральной и Северной Евразии, экспансии охотников-собирателей 39–20 тыс. лет назад. Вплоть до бронзового века ни у ближневосточных и иранских земледельцев и скотоводов, ни у западных европейцев ее еще нет. Зато после смешения

восточных охотников-собирателей с иранскими жителями она появляется в популяции ямников. А уже с ними североазиатское наследие получили обитатели Западной Европы.

Некоторые аллели, связанные со светлой кожей, быстро распространялись в Европе начиная с неолита. Один из них, rs1426654, в мезолите был еще очень редок, а затем стал быстро распространяться и достиг фиксации (стопроцентной частоты) примерно за три тысячелетия, к началу бронзового века. В Европу его принесли земледельцы-скотоводы Ближнего Востока. Что касается голубого цвета глаз, то он был широко распространен в Европе уже у охотников-собирателей эпохи мезолита. А вот у степняков-ямников глаза были исключительно карие.

Геномы египетских мумий

Первые научные статьи, посвященные ископаемой ДНК людей, были опубликованы в 1984–1985 годах. Их автор Сванте Пэабо обнаружил в костной ткани мумий клетки и, окрасив их специфическим красителем, показал, что в сохранившихся ядрах присутствует ДНК. Эти статьи появились благодаря страстному желанию Пэабо проникнуть в тайны фараонов и строителей пирамид в обход историков, которым египетские загадки упорно сопротивлялись.

Запустив своими открытиями палеогенетическую революцию, или, как ее называет Дэвид Райх, “революцию древней ДНК”, в результате которой историческая наука расширилась и получила новую фактологическую плоскость, Пэабо так и не сумел прочитать последовательность ДНК мумий. Он заключил, что отделить древнюю ДНК от современных загрязнений просто невозможно. Можно сколько угодно амплифицировать вытяжки ДНК из мумий, но что за фрагменты будут умножаться и секвенироваться? ДНК самих исследователей, или смотрителей и посетителей музеев, или производителей упаковочных ящиков, или еще кого-нибудь, столь же далекого от древних египтян? Ведь мумии представляют людей современного типа, а потому в их генах нет четких отличительных признаков, по которым можно отличить ДНК мумии от современных загрязнений. Забавно, что первая работа Пэабо, в которой описывается функциональный ген мумий (*Pääbo,* 1985), на самом деле была ошибочной: выявленный якобы древнеегипетский ген в итоге оказался современным загрязнением.

Несмотря на колоссальный объем загрязнений, вычленить древнеегипетские элементы все же оказалось возможным. Мечту юности Пэабо – прочитать геном египетских мумий – осуществил его ученик Йоханнес Краузе, профессор Тюбингенского университета и содиректор Института изучения истории человека Общества Макса Планка, участвовавший в работе с ископаемыми геномами с самого начала. Статья Краузе и его коллег из других германских университетов, а также из Польши, Великобритании и Австралии была опубликована в 2017 году (*Schuenemann et al.,* 2017).

Команда Краузе начала с поиска тканей, в которых ДНК сохраняется в наибольшем количестве. Выяснилось, что у мумий больше всего древней ДНК в костях черепа и зубах, а в мягких тканях ее остается очень мало. Из костей и зубов удалось выделить митохондриальную ДНК. Ведь ее сравнительно много, так что древние фрагменты можно отделить от посторонних загрязнений хотя бы по их обилию. Но, что важнее, палеогенетики к тому времени уже опробовали и отработали много эффективных приемов для выделения подлинно древних фрагментов. О некоторых из этих приемов мы уже говорили в предыдущих главах.

Во-первых, следует отбрасывать длинные фрагменты, так как вероятность их долгого сохранения крайне низка. Во-вторых, следует обращать внимание на соотношение цитозинов, урацилов и тиминов в найденных фрагментах. Известно, что со временем цитозин склонен спонтанно превращаться в тимин (если цитозин был метилирован) или в урацил (если не был). При стандартных методах секвенирования урацилы прочитываются как тимины. Поэтому в древних фрагментах должно быть много тиминов там, где у современных родственников изучаемого вида стоят цитозины. Но самое большое количество “лишних” тиминов оказывается на концевых участках древних фрагментов ДНК. При работе с неандертальским генетическим материалом эти добавочные тимины поначалу сильно портили ученым жизнь. Но потом то, что выглядело досадной помехой, обернулось удобнейшим молекулярным “паспортом древности”. Для сборки древних молекул ДНК стали отбирать только те кусочки, на концах которых частота замен Ц → Т (то есть позиций, где у современных людей стоит Ц, а в исследуемом обрывке – Т) была выше определенного значения.

В итоге Краузе и его коллегам удалось прочитать мтДНК 90 мумий. С ядерными геномами хуже: только из трех образцов удалось выделить “родную” ядерную ДНК и составить по ней список характерных древнеегипетских аллелей.

Все 90 мумий происходят из некрополя Абусир-эль-Мелек, расположенного в Среднем Египте на левом берегу Нила, в окрестностях древнего Мемфиса. С одной стороны, это не очень хорошо, так как все образцы представляют жителей одного района. Но с другой – очень даже неплохо, поскольку мумии оттуда датируются широким временным диапазоном: одни были захоронены в эпоху Нового царства около 1300 года до нашей

эры, другие – в эпоху Птолемеев в IV–III веках до нашей эры, а есть захоронения уже периода римского владычества (IV–VI века нашей эры). Это позволяет увидеть генетические изменения в популяции людей, существовавшей в одном месте на протяжении полутора-двух тысяч лет, – прекрасная возможность судить, например, о пришельцах и завоевателях, изменивших облик местного населения.

Древнеегипетскую ДНК сравнивали с ДНК современных эфиопов и египтян, в том числе жителей изолированного оазиса Эль-Хияз. В этом оазисе живут люди, имеющие больше генетического сходства с анатолийцами времен неолита, чем с другими современными египтянами.

Сравнение показало, что генофонд древних египтян (абусирцев) оставался весьма стабильным на протяжении двух тысяч лет. Это значит, что абусирцы не слишком активно скрещивались с пришлыми чужаками, особенно с южанами-африканцами. Абусирцы оказались ближе по своей генетической специфике к неолитическим и современным жителям Юго-Западной Азии. А вот с современными египтянами, в чьих геномах заметна африканская составляющая, у них существенно меньше сходства. Генотип современных египтян получил африканскую примесь, вероятно, уже после эпохи римского господства. Ученые предполагают, что большую роль в этом сыграли развитие работорговли и налаживание торговых связей. Дальнейшие исследования ДНК мумий смогут рассказать нам еще больше о демографии Древнего Египта, о жизни фараонов и их подданных, как и мечталось Сванте Пэабо.

Палеогенетика котиков

Домашняя кошка – одно из самых успешных млекопитающих, заселившее весь мир благодаря способности манипулировать эмоциями и поведением приматов, считающих себя доминирующим видом на этой планете. Вплоть до недавнего времени любовь людей к кошкам имела под собой еще и мощную экономическую основу, ведь кошки были главным союзником человека в борьбе с грызунами – вредителями запасов и разносчиками инфекционных заболеваний.

Несмотря на столь важную роль кошек в нашей жизни, об истории их одомашнивания известно немного. Одна из причин кроется в относительной скудости кошачьей археологической летописи. Другая проблема, еще серьезнее, состоит в том, что анатомически домашняя кошка почти неотличима от своих неприрученных собратьев и предков – диких кошек *Felis silvestris*, в особенности от подвида *F. s. lybica*, от которого, собственно, и происходят домашние кошки (рис. 8.3).

Геномные исследования показали, что в ходе одомашнивания кошек отбор шел только по поведенческим признакам. В результате домашние кошки стали сильно отличаться от диких своим характером, но не строением скелета или зубов. Поэтому определить, принадлежит ли найденная археологами кость дикому коту или домашнему, можно только по контексту. Скажем, если человеческий скелет лежит в могиле в обнимку с кошачьим или в каком-нибудь древнеегипетском храме найдены сотни кошачьих мумий (и при этом в античных текстах есть упоминания о бесчисленных домашних кошках, живших при храмах и служивших объектом поклонения), то это, скорее всего, домашние особи. К сожалению, археологический контекст редко бывает столь однозначным.

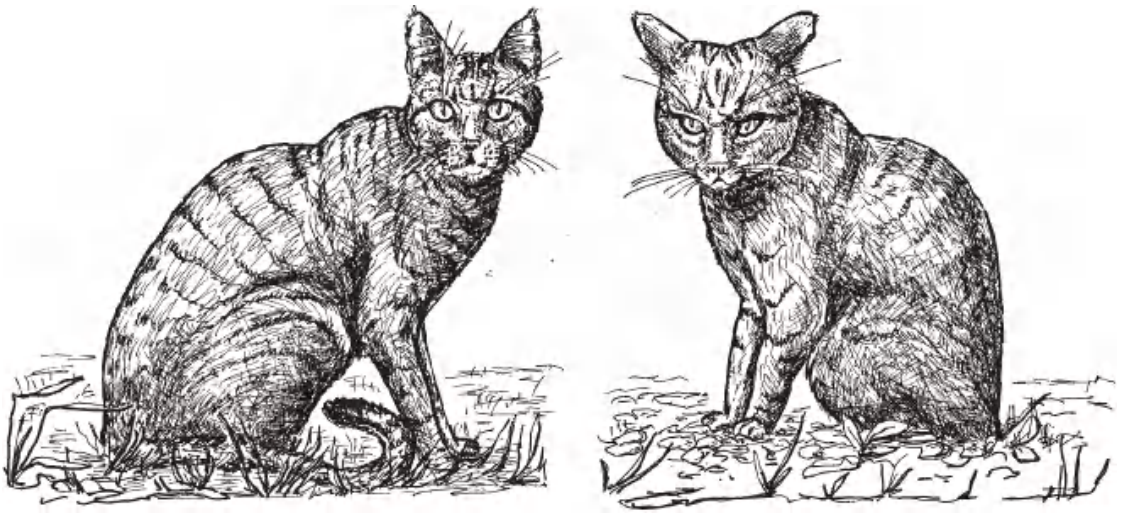


Рис. 8.3. *Африканские дикие кошки внешне почти неотличимы от домашних.* Слева – *особь из Кении, скорее всего, подвида* Felis silvestris lybica*, от которого произошли домашние кошки,* справа – *из Южной Африки, где обитает подвид* F. s. cafra*. Примерно такой ненавязчиво полосатенький окрас (“табби-макрель”) считается исходным для домашних кошек.*

Если судить по археологическим данным, первичным очагом одомашнивания кошек мог быть как Египет, так и Юго-Западная Азия. К числу древнейших находок домашних кошек относится семейство (кот, кошка и четверо котят) возрастом 5600–5800 лет из додинастического древнеегипетского Гиераконполя (*Van Neer et al.,* 2014) и кошка, похороненная на Кипре рядом с человеческой могилой около 9500 лет назад (*Vigne et al.,* 2004). Диких кошек на Кипре не было, а значит, кто-то привез туда эту особь или ее предков нарочно. Впрочем, в ту эпоху люди иногда завозили на острова Средиземного моря и диких животных, например лисиц.

Дикие кошки *F. silvestris* делятся на пять географических подвидов. Генетический анализ множества современных особей, домашних и диких, показал, что приручен был только один из них – африканский, или степной, кот (*F. s. lybica*). Впрочем, все пять подвидов легко скрещиваются друг с другом и с домашними кошками. Поэтому неудивительно, что у домашних кошек встречаются генетические примеси других подвидов, в том числе европейского лесного кота (*F. s. silvestris*), который так и не был приручен. Дикие лесные кошки до сих пор довольно многочисленны в европейских лесах

от Шотландии до Греции, однако их “генетическая чистота” под угрозой из-за частого скрещивания с домашними котами.

Предполагают, что процесс одомашнивания кошек растянулся на тысячелетия, потому что *F. silvestris* – мягко говоря, не самый подходящий вид для приручения. Дикие кошки ведут одиночный образ жизни и не являются горячими поклонниками идеи иерархии и подчинения (*Kipling,* 1902). Они могли, оставаясь дикими, веками промышлять близ человеческих селений на территории Плодородного полумесяца, где со времен неолитической революции запасы зерна служили приманкой для полчищ мелких грызунов. Но ручными, скорее всего, кошки стали далеко не сразу.

Чтобы лучше разобраться в истории приручения и последующего расселения домашних кошек, большой международный коллектив генетиков проанализировал фрагменты митохондриальной и ядерной ДНК, которые удалось выделить из остатков 352 древних кошек, найденных археологами в разных районах Африки, Европы и Западной Азии (*Ottoni et al.,* 2017). Изученный материал охватывает временной интервал от 10 тыс. лет назад до современности. В анализ также были включены генетические данные по современным диким и домашним кошкам.

Степень сохранности ДНК в кошачьем археологическом материале, особенно африканском, оказалась низкой, поэтому главные выводы исследования основаны на митохондриальной ДНК. С ней палеогенетикам работать гораздо проще, чем с ядерной, поскольку митохондриальный геном присутствует в каждой клетке во множестве экземпляров.

Судя по мтДНК, все представители *F. silvestris*, как современные, так и древние, четко делятся на пять ветвей, соответствующих пяти подвидам. Данные палеогенетики подтвердили сделанный ранее вывод о том, что почти все современные домашние кошки относятся к одной из пяти митохондриальных линий, входящих в состав той ветви, что соответствует подвиду *F. s. lybica*. Линии разделились заведомо раньше, чем люди могли приручить кошек, а значит, у домашних кошек было как минимум пять диких прародительниц (*Driscoll et al.,* 2007).

Данных по современному географическому распространению митохондриальных вариантов оказалось недостаточно, чтобы точно определить, где именно в пределах

обширного ареала *F. s. lybica* произошло одомашнивание и было ли это событие приурочено к одному району или к нескольким. Тут-то и пришла на помощь палеогенетика.

Данные по древней ДНК показали, что до появления сельского хозяйства в Западной Европе жили только дикие коты европейского подвида *F. s. silvestris*. На юго-востоке Европы кроме них водились также представители *F. s. lybica* – носители митохондриального варианта A1. В Анатолии, где жили только *F. s. lybica*, преобладал другой вариант, A*, которого изначально не было на европейской стороне Босфора. Кошки, относящиеся к “анатолийской” митохондриальной линии A*, впервые появились в Юго-Восточной Европе после перехода местного населения к сельскому хозяйству. Одна такая кошка 6400 лет назад жила на территории нынешней Болгарии, другая – 5200 лет назад в Румынии, еще две – 3200 лет назад в Греции. С большой вероятностью это были уже одомашненные кошки, которым люди помогли перебраться из Малой Азии в Европу.

Родиной кошек митохондриальной линии C оказалась Африка. Именно к этой линии принадлежит большинство древнеегипетских кошек (правда, одна из кошачьих мумий относится к линии A* – видимо, эта особь была завезена в Египет из Малой Азии). За пределами Африки кошки линии C впервые распространились лишь в античный период, между 800 годом до нашей эры и 500 годом нашей эры. К этому периоду относятся пять кошек линии C, найденных на территории Иордании, Турции и Болгарии. По-видимому, в то время происходило интенсивное расселение египетских кошек по Восточному Средиземноморью. Повышенный интерес тогдашних обитателей этого региона к кошкам и к их перевозке с места на место проявился еще и в том, что в египетско-римском порту Беренис на Красном море в I или II веке жила кошка с митохондриальной ДНК азиатского подвида *F. s. ornata*. Позднее этот азиатский вариант встретился еще дважды в портовых городах Малой Азии.

В Средние века (начиная с V века) частота встречаемости “египетской” митохондриальной линии C среди европейских и западноазиатских кошек стала резко расти. Особи с египетским вариантом мтДНК широко расселились и по Европе, и по Западной Азии. Распространялись они, похоже, вдоль сухопутных и морских торговых путей. К VII веку они добрались до портового поселения Ральсвик на побережье

Балтийского моря, а к VIII веку – до порта Сираф в Персидском заливе.

По остальным трем митохондриальным линиям, встречающимся у современных домашних кошек (B, D, E), удалось собрать меньше палеогенетических данных. Родиной линии B, несомненно, является Ближний Восток. Древние кошки с этим вариантом мтДНК встречаются в Южной Анатолии, Сирии и сопредельных районах. Дикие коты линии B и ныне водятся в Израиле. Родиной линий D и E, возможно, является Африка, хотя для полной уверенности не хватает данных. К этим линиям близки три варианта мтДНК, встреченные только у древних африканских кошек (у домашних они пока не обнаружены).

В целом вырисовывается примерно такая картина. Одомашнивание кошек происходило параллельно в Юго-Западной Азии и в Египте. По-видимому, этот процесс начался еще в неолитическую эпоху. Кошки, одомашненные в Анатолии (носители митохондриального варианта A*), были привезены в Европу не позднее V тысячелетия до нашей эры. Их хозяевами были потомки ближневосточных земледельцев и скотоводов, начавших движение в направлении территорий охотников-собирателей Западной Европы. Наряду с упомянутой выше кошкой с Кипра, которую кто-то привез на остров аж в VIII тысячелетии до нашей эры, это говорит о том, что люди ценили кошек еще в доисторические времена.

Впрочем, поначалу распространение домашних кошек за пределами исходных центров доместикации шло медленно. Может быть, древние анатолийские кошки были еще не очень ручными, царапались и не мурчали как следует?

Быстрая экспансия домашней кошки началась лишь в античное время – после выхода египетского митохондриального варианта C за пределы Египта. Ученые допускают, что египетские особи были приятнее в общении, чем ближневосточные. Может быть, не случайно начиная со II тысячелетия до нашей эры кошки появляются в древнеегипетской живописи, причем в очень характерной роли: обычно кошка сидит под стулом, на котором восседает женщина. Каждому ясно, что это настоящая домашняя кошка. Кстати, древние греки начали рисовать кошек только в VI веке до нашей эры.

В Средние века кошачья экспансия ускорилась. Мореплаватели в обязательном порядке возили с собой кошек – иначе на корабле спасу не будет от крыс и мышей, – и этим объясняется раннее попадание кошек в портовые города от Ральсвика до Сирафа.

Ученые также выяснили кое-что об истории гена *Taqpep*, влияющего на окраску кошек. “Дикий” вариант (аллель) этого гена, $Ta^{\mathbf{M}}$, обеспечивает исходный для домашних кошек окрас, который называется “табби-макрель” (см. рис. 8.3). Производный аллель $Ta^{\mathbf{b}}$ дает окрас “мраморный табби”, широко распространенный у современных домашних кошек. Оказалось, что вплоть до Средних веков аллель $Ta^{\mathbf{b}}$ у кошек вообще не встречался. Его частота стала быстро расти лишь в последние несколько столетий.

Если учесть, что целенаправленное выведение декоративных кошачьих пород началось лишь в XIX веке, получается, что кошачья внешность стала интересовать людей довольно поздно. Изначально мы любили кошек не за это. Совсем иначе сложилась судьба лошадей, которых, напротив, начали отбирать по окраске уже на самых ранних этапах одомашнивания (*Ludwig et al.,* 2009).

Глава 9
Что не так с нашим мозгом?

В предыдущих главах мы обсудили достижения археологов, антропологов и генетиков, благодаря которым выясняются все новые подробности нашей далекой истории: чем питались наши предки, как расселялись и с кем скрещивались, как менялось их поведение, где и когда они учились пользоваться огнем, когда изобрели искусство, когда и где мы видим первые проявления “подлинно человеческого” разума и культуры. Таким образом, главы с первой по восьмую, выстроенные, насколько это было возможно, в хронологическом порядке, дополняют первую книгу трехтомника (“Обезьяны, кости и гены”). В оставшихся четырех главах поговорим о том главном, что делает нас людьми (или, точнее, сапиенсами). Попробуем разобраться, на чем основаны и откуда взялись наши уникальные черты, такие как огромный мозг, великолепная обучаемость и культура, способная стремительно развиваться. Начнем, конечно, с мозга. Эти темы были затронуты во второй книге (“Обезьяны, нейроны и душа”), здесь же мы увидим, в каком направлении сегодня идут размышления ученых и какими новыми данными и идеями мы располагаем.

Небывалый рост

С анатомической точки зрения самая удивительная особенность эволюции гоминид – необычайно быстрое увеличение объема мозга (причем как абсолютного, так и относительного), происходившее в течение последних двух миллионов лет у представителей рода *Homo*. За это время мозг у наших предков увеличился втрое – от примерно 400–500 см^3 у австралопитеков до 1300–1500 см^3 у неандертальцев и сапиенсов (рис. 9.1, 9.2). Столь стремительного роста ни у каких других приматов никогда не было (хотя общая тенденция к постепенному увеличению мозга прослеживается у млекопитающих на протяжении всей их истории). Это, между прочим, не какое-то общее замечание, сделанное на глазок, а вывод, основанный на строгом количественном анализе (*Miller et al.,* 2019).

Как известно, мозг – орган “дорогой” в том смысле, что его увеличение сопряжено с целым рядом трудноразрешимых проблем. Крупный мозг потребляет непомерное количество калорий, особенно у маленьких детей (по отношению к их общим энергозатратам). У взрослого человека мозг составляет примерно 2 % массы тела, но при этом потребляет около 20 % всех калорий. Дело в том, что нейроны постоянно, в том числе и в покоящемся состоянии, расходуют энергию на перекачку ионов через мембрану. Нервные клетки ведь должны поддерживать трансмембранный потенциал, без которого они работать не могут (книга 2, глава 2). Такое положение сродни напряженному молчанию, когда вроде бы ничего не происходит, но каждый знает, сколько нужно сил и энергии, чтобы его не нарушить. Так и энергозатраты нейронов не сильно снижаются, когда мы ничего не делаем и как будто бы даже ни о чем не думаем (*Shulman et al.,* 2004). Следовательно, большеголовому примату при прочих равных условиях требуется больше пищи. С эволюционной точки зрения это крайне серьезный недостаток крупного мозга.

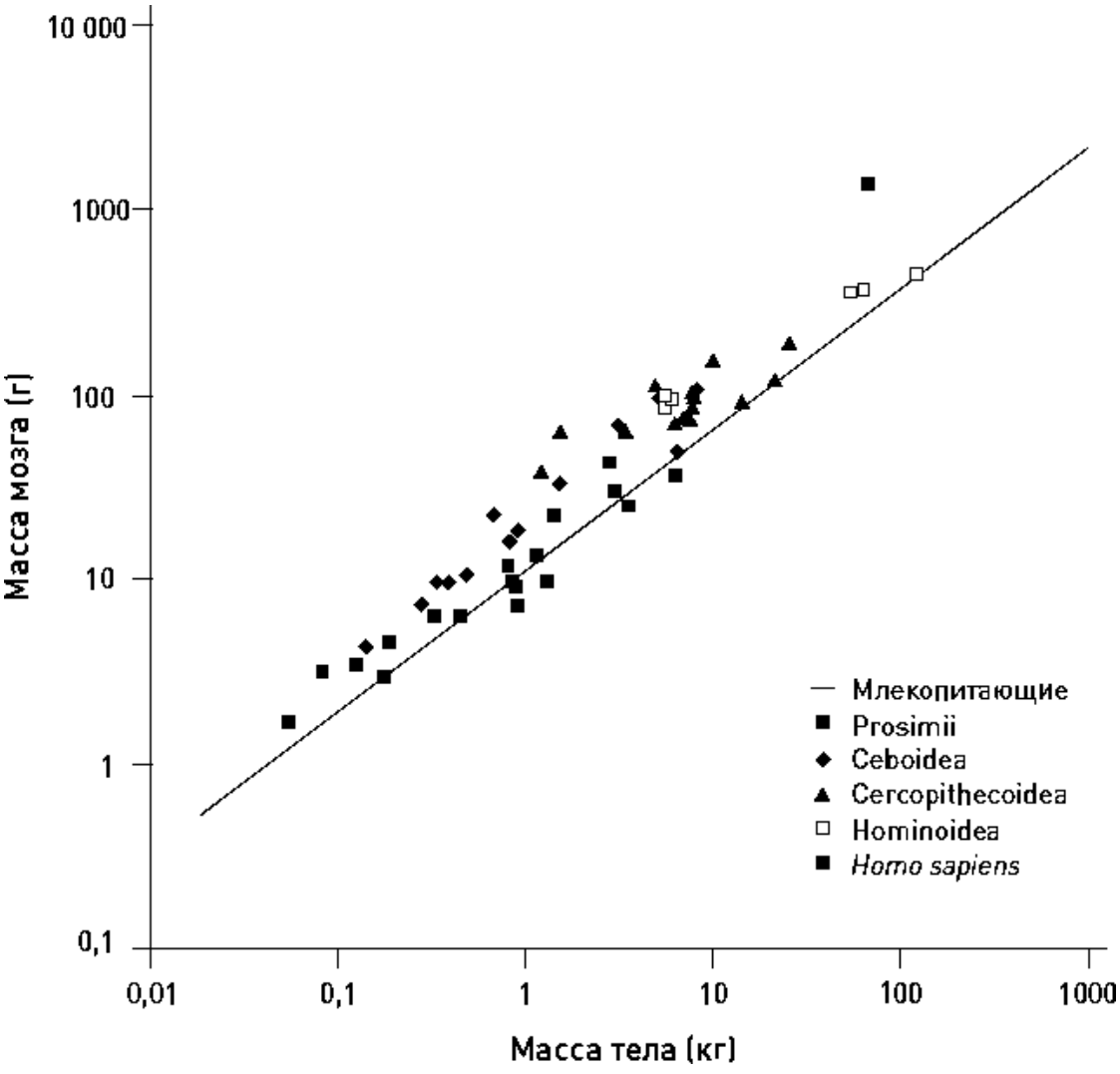


Рис. 9.1. *Соотношение массы тела и мозга для млекопитающих в целом (прямая линия) и для различных приматов. Видно, что* Homo sapiens *выбивается из общей тенденции. Его мозг крупнее, чем "положено" обычному млекопитающему, примату или человекообразной обезьяне такого размера. По рисунку из* Schoenemann, 2006.

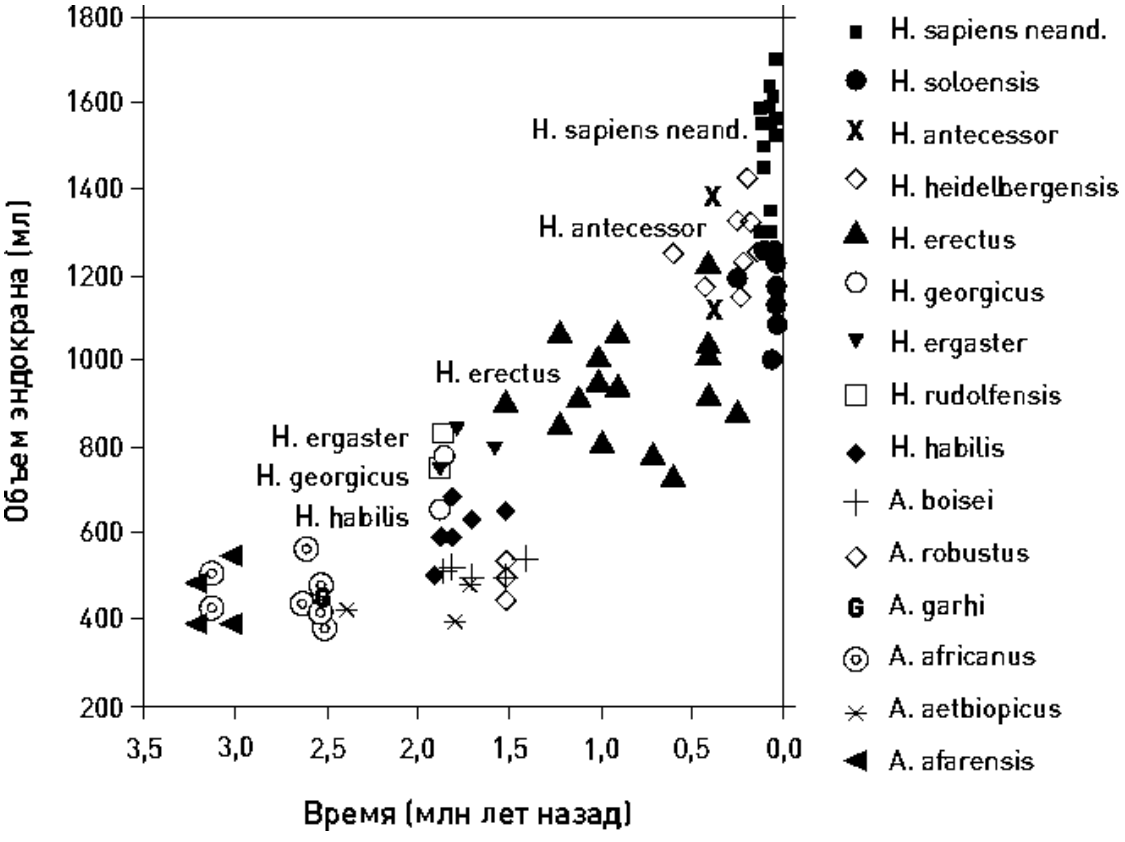


Рис. 9.2. *Изменение объема черепной коробки у гоминид с течением времени. По рисунку из* Holloway, 2015.

Еще один недостаток связан с увеличением нагрузки на шейный отдел позвоночника – тяжелую голову труднее носить на плечах. Здесь требуются соответствующие перестройки скелета, осанки и самого черепа, в частности, хорошо бы уменьшить крупные выступающие челюсти (но чем тогда пережевывать грубую пищу?).

Третья неприятность (может быть, даже главная) заключается в том, что с крупной головой появляются серьезные проблемы при родах. Особенно важно это для двуногих приматов, чей узкий таз – не роскошь, а необходимость для нормального передвижения. Все это мы уже обсуждали (книга 1, глава 2; книга 2, глава 4) и постараемся не слишком повторяться, но некоторые идеи все-таки стоит напомнить.

Если мы видим, что в какой-то эволюционной линии два миллиона лет подряд упорно увеличивается такой “недешевый” орган, как мозг (см. рис. 9.2), значит, все это время

существовало сильное давление отбора в пользу индивидов с более крупным мозгом.

Это надо хорошенько осознать, поэтому повторим еще раз другими словами. Люди с более крупным мозгом имели селективное преимущество. Они оставляли в среднем больше доживающих до зрелости потомков и эффективнее передавали свои гены следующим поколениям, чем люди с мозгом поменьше. И так продолжалось долго – целых два миллиона лет. Представьте себе эту картину! Ранние *Homo* с объемом мозга 700 см^3 оставляли в среднем больше детей, внуков и правнуков, чем их сородичи с объемом мозга 690 см^3. Эректусы с объемом мозга 1030 см^3 размножались в среднем успешнее, чем эректусы с объемом мозга 1020 см^3. Гейдельбергские люди с мозгом в 1190 см^3 превосходили по числу потомков (то есть эффективнее распространяли свои гены) гейдельбергских людей с мозгом в 1180 см^3. И все это – невзирая на то, что всегда, на каждом эволюционном этапе, более мозговитым особям было (*при прочих равных условиях* – очень многозначительная оговорка!) труднее прокормиться и произвести потомство, чем конкурентам с мозгом меньшего размера.

Никакими изменениями климата, никакой сменой образа жизни, вообще никакими разовыми событиями такой продолжительный, растянутый во времени эволюционный процесс объяснить нельзя[32]. Подобные процессы часто идут в самоподдерживающемся режиме. В их основе лежат положительные обратные связи. Так было, вероятно, и с увеличением мозга. Иными словами, увеличение мозга у наших предков должно было каким-то образом приводить – не напрямую, конечно, а опосредованно – к дальнейшему увеличению мозга.

Эволюционисты-теоретики в принципе осознают это обстоятельство. В научной литературе рассматривается несколько возможных положительных обратных связей, которые могли “раскрутить” самоподдерживающееся развитие мозга и когнитивных способностей у рода *Homo*.

Обсуждается, во-первых, *половой отбор на интеллект*, подстегиваемый так называемым фишеровским убеганием. О том, что такое фишеровское убегание, рассказано в первой книге (глава 7, раздел “Гениальная, но непонятая идея Дарвина”). Например, если самки по той или иной причине

начинают предпочитать самцов с яркими (и, скорее всего, не полезными для самцов) украшениями, то такие самцы оставляют больше потомства. При этом возникает петля положительной обратной связи: женские предпочтения делают изначально нейтральный или вредный признак полезным, а это, в свою очередь, делает полезными и сами предпочтения, поскольку самки, выбравшие привлекательного самца, родят от него привлекательных сыновей и в итоге оставят больше внуков. В результате и “гены украшений”, и “гены любви к украшенным самцам” дружно распространяются в популяции. Некоторые эволюционные психологи предполагают, что когнитивные способности в какой-то момент стали у наших предков сексуально привлекательным признаком на манер подобных “павлиньих” декораций. Это могло привести к распространению в популяции и “генов интеллекта”, и “генов предпочтения умных партнеров” (книга 1, глава 7; *Miller,* 2000).

Во-вторых, обсуждается *теория макиавеллиевского интеллекта*. Скорее всего, репродуктивный успех у наших предков сильно зависел от социального статуса, как это обычно бывает у обезьян. Но повышать свой статус грубой силой (как делают многие обезьяны) в какой-то момент стало затруднительно – например, из-за изменений социального устройства, о которых рассказано в первой книге (глава 1, раздел “Семейные отношения – ключ к пониманию нашей эволюции”). В результате усилился отбор на изощренный социальный интеллект, позволявший создавать выгодные альянсы, производить выгодное впечатление на сородичей, умело их обманывать и манипулировать ими, совершать разные другие макиавеллиевские трюки. Конечно, у других обезьян создание дружественных альянсов тоже порой способствует победе в борьбе за место альфа-самца (или альфа-самки) в группе. Например, в книге Роберта Сапольски “Записки примата” красочно описано, как самцы-павианы, которым удалось обзавестись дружеской поддержкой других самцов, выигрывают битвы за верховенство у более сильных и агрессивных соперников. Если у древних гоминид, как предполагают антропологи, снизился уровень внутригрупповой агрессии, то роль грубой силы в борьбе за статус могла снизиться, а макиавеллиевских уловок – возрасти. Нетрудно себе представить, как внутри маленьких, тесно сплоченных группок наших предков развернулась нескончаемая эволюционная гонка вооружений, которая в итоге привела к

развитию невиданно мощного социального интеллекта (книга 2, глава 4; *Humphrey,* 1976; *Byrne, Whiten,* 1988).

В-третьих, обсуждается идея *мозга для внутригрупповой кооперации*. Самоподдерживающаяся эволюция когнитивных способностей могла быть результатом конкуренции не между индивидами внутри групп, как в теории макиавеллиевского интеллекта, а между самими группами. В этом случае в первую очередь должны были бы развиваться способности, позволяющие особям кооперироваться, договариваться, совершать сложные согласованные действия на благо группы и хранить верность своим (книга 2, глава 5; *Alexander,* 1989; *Gavrilets,* 2015).

В-четвертых, обсуждается идея, которая в каком-то смысле объединяет все предыдущие и представляется нам сейчас наиболее перспективной, – идея *самоподдерживающейся коэволюции мозга и культуры*. Этот механизм также называют “культурным драйвом” (*cultural drive*) или “гипотезой культурного мозга” (*cultural brain hypothesis*). О нем мы поговорим позже – в последней главе.

А сначала рассмотрим новые данные, которые, как нам кажется, могут пролить свет на причины и эволюционные механизмы роста мозга у наших предков. Эти данные происходят из самых разных областей знания. Возможно, потом они будут отброшены, исключены из общего хода рассуждений, а может, наоборот, попадут в самый фокус дискуссий – пути научного поиска трудно предсказать. В любом случае знать новые факты необходимо, если мы хотим найти разгадку такой великой тайны, как происхождение человека.

Быстрый рост мозга в детстве – отличительная черта рода Homo

Для понимания антропогенеза важно знать не только то, как менялся объем мозга взрослых особей, но и то, как менялся ход его индивидуального развития. От того, насколько быстро рос мозг на тех или иных этапах, зависит “метаболическая цена” выращивания детей, то есть количество ресурсов, которые приходилось вкладывать в ребенка взрослым членам коллектива (в первую очередь, конечно, эта нагрузка ложилась на мать). Быстро растущий мозг требует усиленного питания. Кроме того, он пластичен: рост мозга у детей сопровождается крупномасштабными перестройками межнейронных связей и сверхбыстрым обучением. Растущий мозг потребляет не только калории, но и колоссальное количество информации. Предполагают, что для развития разума важен не только размер взрослого мозга, но и достаточно долгий период его постнатального становления.

К сожалению, палеоантропологический материал, позволяющий судить о динамике роста мозга у наших далеких предков, весьма скуден. Известно всего три хорошо сохранившихся черепа детенышей австралопитеков. О двух из них, черепах “ребенка из Таунга” и “дочки Люси”, рассказано в первой книге (глава 1). Третий – череп подростка афарского австралопитека, его научное наименование AL 333–105. Детские черепа ранних *Homo* (*H. habilis, H. rudolfensis*), к сожалению, неизвестны. Есть всего один детский череп *H. erectus* (“ребенка из Моджокерто” с острова Ява, илл. XXI на цветной вклейке), после него – снова пробел. С неандертальцами ситуация чуть лучше (книга 1, глава 5, раздел “А все-таки их мозг рос иначе”).

Проблема усугубляется множеством дополнительных неопределенностей: неточные датировки, трудности определения индивидуального возраста особей по ископаемым костям, возможные ошибки при измерении объема эндокранов.

В 2012 году американский антрополог Стивен Ли опубликовал обзорную статью, в которой попытался обобщить имеющиеся данные и выявить основные эволюционные тенденции, характеризующие процесс индивидуального роста мозга у гоминид (*Leigh,* 2012). Помимо

палеоантропологического материала, Ли воспользовался информацией по онтогенезу мозга современных людей и шимпанзе. Все данные представлены на рисунке 9.3.

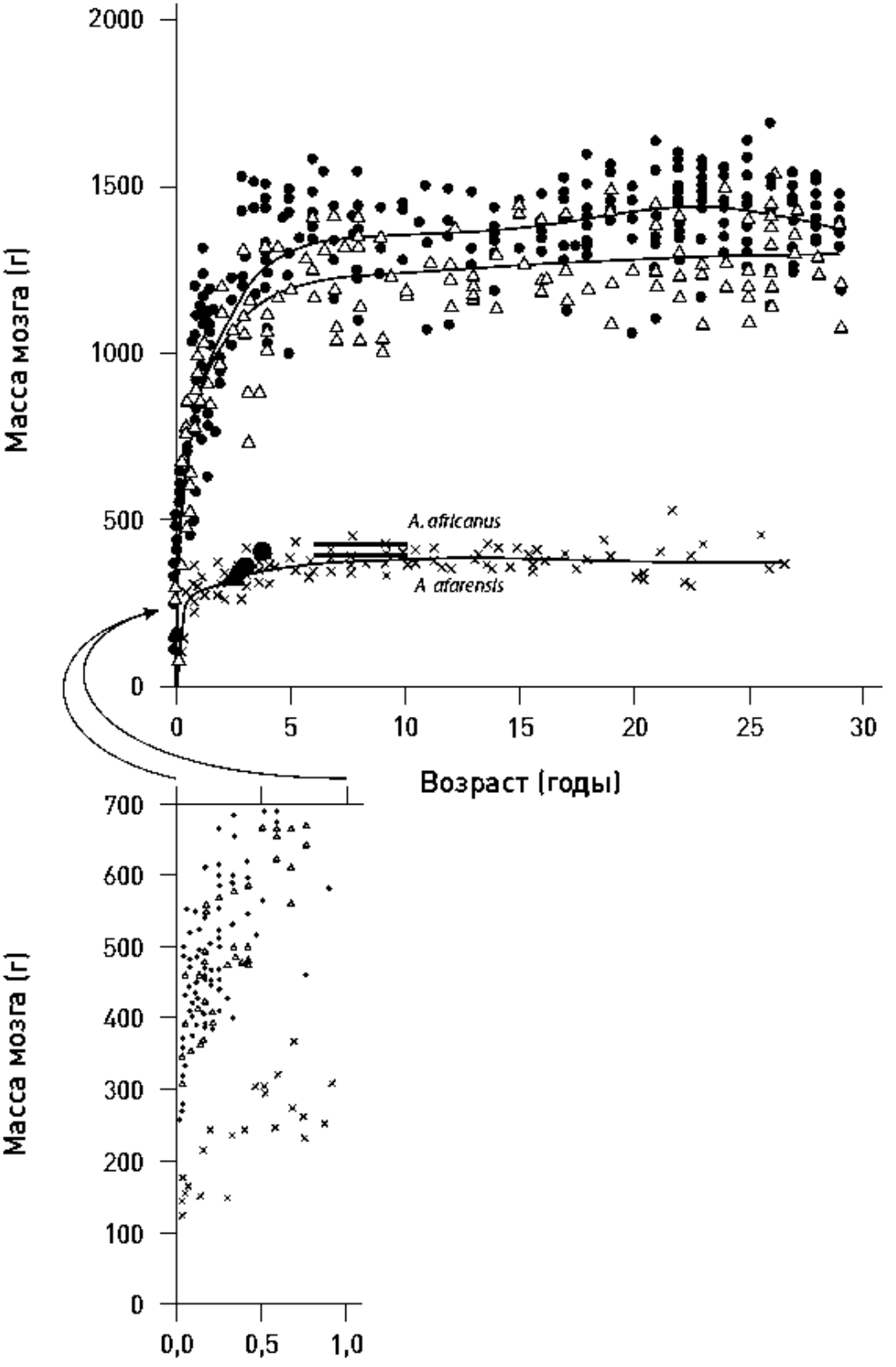


Рис. 9.3. *Зависимость массы мозга от возраста у современных людей (маленькие черные кружки – мужчины, белые треугольнички – женщины), шимпанзе (крестики) и австралопитеков. Большими черными кружками обозначены два детских черепа* Australopithecus afarensis, *большим черным треугольником – череп ребенка из Таунга (*A. africanus*), горизонтальными черными линиями – средняя масса мозга у взрослых особей этих двух видов австралопитеков. Объем эндокрана переводился в массу на основе известной плотности мозговой ткани:* 1036 *г/л. Помимо прочего, график иллюстрирует половой диморфизм по размеру мозга у* Homo sapiens*: у мужчин как среднее, так и разброс значений несколько выше, чем у женщин. По рисунку из* Leigh, 2012.

Как видно из рисунка, современные люди уже в момент рождения заметно превосходят шимпанзе по размеру мозга. В ходе дальнейшего развития эти различия резко усиливаются, причем не только за счет растянутого периода роста мозга у людей, но и за счет более высокой скорости роста. Считается, что увеличение объема мозга у современного человека прекращается примерно в 8 лет, а структурные перестройки и созревание различных зон неокортекса продолжаются до 20–25 лет. Но в действительности, как видно из рисунка, рост мозга замедляется постепенно, и точно определить, когда он прекращается, трудно. Зато различия в скорости очевидны и бесспорны.

Имеющиеся данные по австралопитекам полностью укладываются в диапазон изменчивости современных шимпанзе. Иными словами, австралопитеки практически не отличаются от шимпанзе ни по размеру мозга, ни по динамике его роста у детенышей. По-видимому, такая динамика близка к исходному, предковому состоянию для гоминид.

При интерпретации данных по ребенку из Моджокерто многое зависит от оценки его индивидуального возраста. Некоторые эксперты предполагали, что обладателю черепа было на момент смерти года два или даже больше, однако Ли считает эти оценки завышенными и принимает его возраст равным одному году. В таком случае череп из Моджокерто хоть и с трудом, но все же укладывается в диапазон нормальной изменчивости *H. sapiens*, особенно мальчиков, у которых изменчивость по размеру мозга выше, чем у девочек (рис. 9.4).

Как видно из рисунка, среди современных годовалых мальчиков иногда встречаются индивиды с мозгом примерно такого же размера, как у ребенка из Моджокерто.

О размере мозга новорожденных можно судить по пропорциям таза у женщин (если нет данных по самим новорожденным). Судя по этому косвенному признаку, новорожденные эректусы имели примерно такой же по размеру череп, что и новорожденные сапиенсы. Следовательно, в раннем детстве (на первом году жизни) мозг эректусов рос примерно с такой же скоростью, что и у сапиенсов, – то есть очень быстро, гораздо быстрее, чем у шимпанзе и австралопитеков.

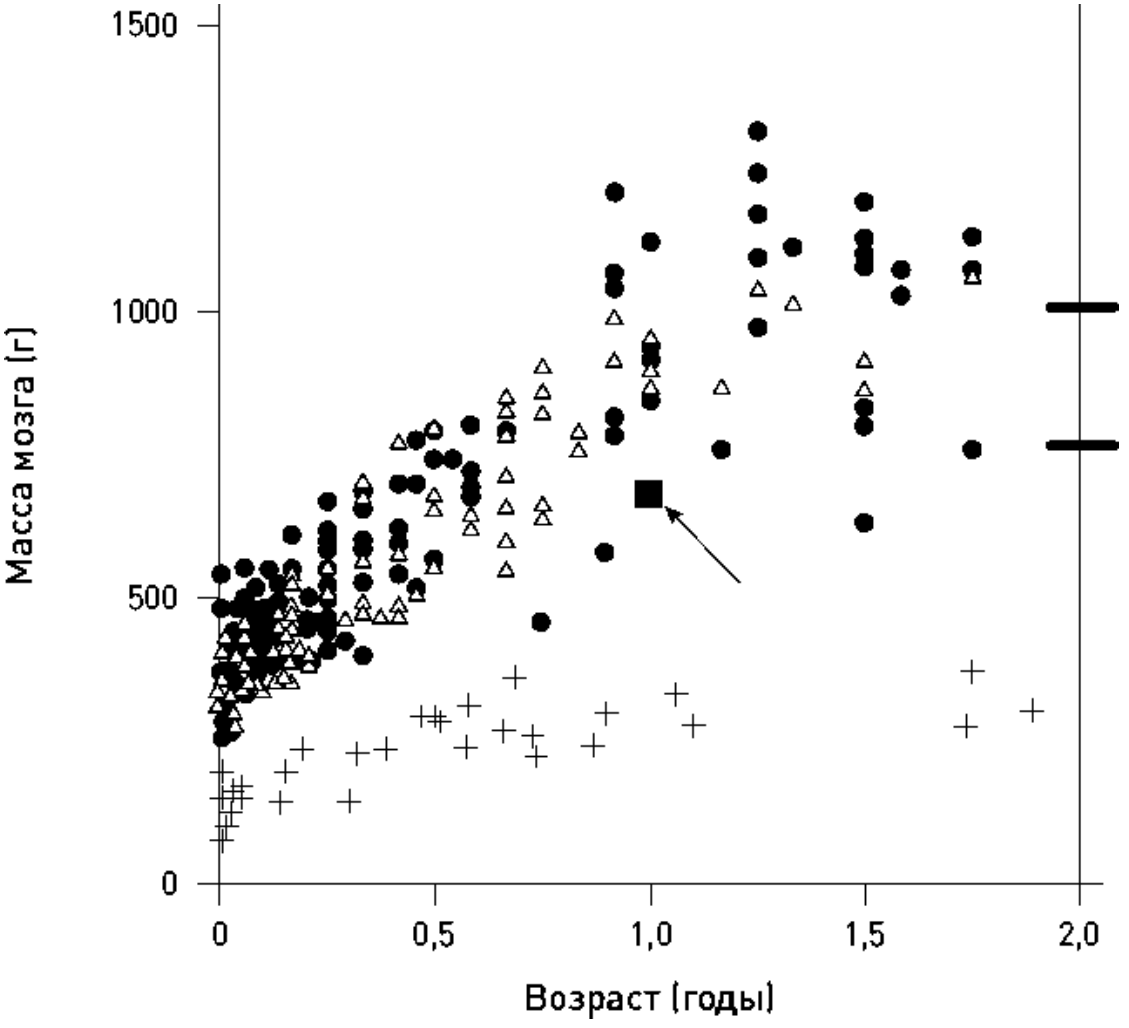


Рис. 9.4. Размер мозга ребенка из Моджокерто (черный квадрат, отмеченный стрелкой) на фоне данных по современным людям (черные кружки – мальчики, белые треугольники – девочки) и шимпанзе (крестики).

Горизонтальные отметки показывают средний размер мозга у взрослых представителей ранних (нижний отрезок) и поздних популяций Homo erectus. *Датировки для ребенка из Моджокерто спорны. Возможно, он жил около* 1,4 *млн лет назад – и тогда его можно отнести к ранним эректусам. По рисунку из* Leigh, 2012.

С другой стороны, у взрослых эректусов средний размер мозга был меньше, чем у сапиенсов. Стало быть, после года мозг у малышей-эректусов должен был расти либо медленнее, чем у нас, либо в течение менее продолжительного времени (укороченный период детства). Из этого следует, что женщины-эректусы должны были тратить на выращивание ребенка очень много сил в первый год его жизни (примерно столько же, сколько и поздние *Homo*), зато в последующие годы “метаболическая цена” потомства, скорее всего, снижалась. Либо детство было укорочено, либо рост мозга в детстве (после года) был совсем медленным – в обоих случаях матери-эректусы должны были на круг тратить меньше сил на выращивание своего ребенка. По мнению Ли (которое, подчеркнем, разделяется не всеми антропологами), это могло позволить эректусам рожать детей в среднем чаще по сравнению с неандертальцами и сапиенсами. Ли также предполагает, что незначительный рост мозга у эректусов после первого года жизни накладывал ограничения на их умственное развитие.

Конечно, все эти рассуждения имеют смысл лишь в том случае, если ребенок из Моджокерто был типичным ребенком эректуса, а не уродцем с аномально крупной или, наоборот, аномально маленькой головой. И если ему действительно было около года (а не больше) на момент смерти. Не имея других детских черепов эректусов, к этому трудно что-то добавить.

Что касается неандертальцев, то они рождались примерно с таким же по размеру мозгом, как и сапиенсы. В первые 3–4 года жизни динамика роста мозга у обоих видов была практически одинаковой. У взрослых неандертальцев мозг был в среднем крупнее, чем у современных людей, причем это различие формировалось за счет более быстрого роста мозга у неандертальцев в “позднем детстве”, примерно от 4 до 7 лет (рис. 9.5).

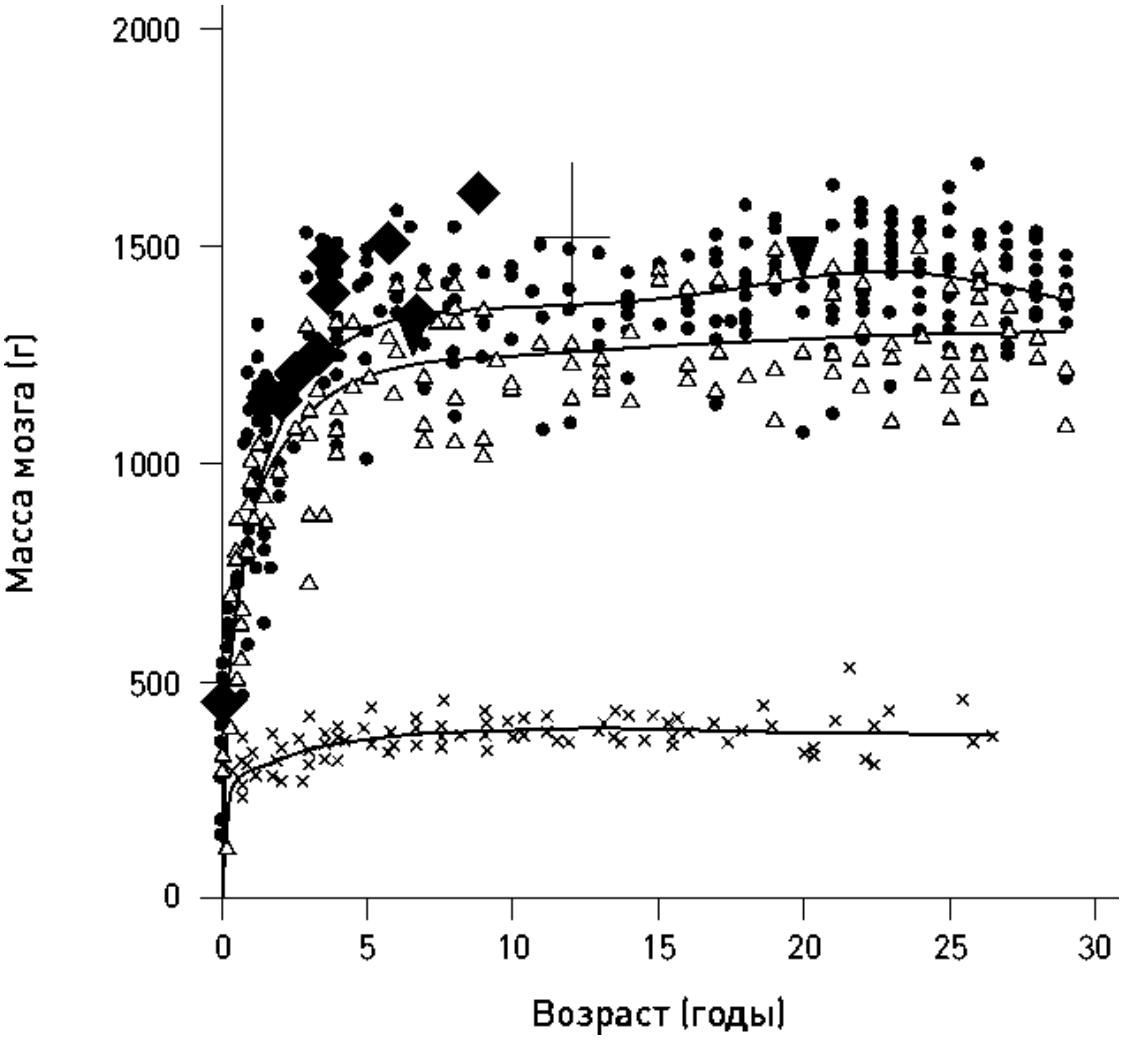


Рис. 9.5. *Масса мозга неандертальцев (большие черные ромбы) и архаичных сапиенсов из Херто (живших около* 160 *тыс. лет назад; серые треугольники) на фоне данных по современным людям (черные кружки – мужчины, белые треугольнички – женщины) и шимпанзе (крестики). Средняя масса мозга взрослых неандертальцев (для обоих полов вместе) и стандартное отклонение показаны крестом. По рисунку из* Leigh, 2012.

У архаичных сапиенсов из Херто (Эфиопия) динамика возрастных изменений объема мозга, по-видимому, ничем не отличалась от таковой у современных людей. Вероятно, такая динамика характеризует наш вид с давних пор. Ли предположил, что в связи с замедлением роста мозга в позднем детстве сапиенсы могли получить какие-то преимущества по сравнению с неандертальцами. Например, растянутое детство позволяло родителям-сапиенсам не выкладываться полностью

ради выращивания одного ребенка, а тратить ресурсы постепенно, что помогало легче пережить этот во всех смыслах изматывающий период. Кроме того, это, возможно, позволяло благополучно выращивать нескольких детей одновременно.

По-видимому, скорость роста мозга на разных этапах постнатального развития в ходе эволюции рода *Homo* менялась очень неравномерно. Сначала увеличился размер головы у новорожденных (насколько можно судить по строению таза эректусов) и резко ускорился рост мозга в первый год после рождения. На следующем этапе (у поздних *Homo*) “ранний” рост мозга остался примерно таким же, как у эректусов, зато усилился “поздний”. Может быть, именно это второе изменение сыграло ключевую роль в увеличении когнитивного потенциала людей и в конечном счете обеспечило старт ускоряющейся культурной эволюции? Ведь самая сложная и важная культурная информация, накопление которой в итоге сделало людей хозяевами планеты, передается юным особям все-таки не в первый год их жизни, и даже не во второй или третий, а позже. Продление периода постнатального роста мозга, которое предположительно было связано с более длительным периодом обучения, могло развиться как адаптация к жизни в обществе с неуклонно возрастающим объемом необходимой для выживания культурной информации.

Опережающее развитие ассоциативных сетей

Еще одна загадка человеческого мозга, помимо огромного размера, – это огромный размах изменчивости по этому самому размеру. Казалось бы, сильный отбор в пользу мозговитых особей должен был обеспечить всех людей одинаково большим мозгом. Факты, однако, говорят об обратном. И у *Homo sapiens*, и у всех вымерших видов людей этот признак чрезвычайно изменчив. Два современных человека могут различаться по объему мозга вдвое, оставаясь при этом вроде бы в пределах нормы по основным способностям, для которых предположительно нужен большой мозг. Положительная корреляция между объемом мозга и интеллектом у современных людей существует. Она статистически значима, но слаба. Умники с маленьким и глупцы с крупным мозгом – вовсе не редкость, хотя чаще бывает наоборот. Впрочем, в эволюционном масштабе времени у наших предков корреляция между какими-то полезными способностями (какими именно – отдельный вопрос) и размером мозга наверняка была достаточно устойчивой – иначе мозг ни за что не стал бы так упорно увеличиваться в объеме два миллиона лет подряд (книга 1, глава 2, раздел “Мозг начинает расти. Зачем?”).

Причин сохранения изменчивости вообще (и изменчивости по размеру мозга в частности) теоретически может быть несколько[33].

Одна из идей заключается в том, что групповой образ жизни наших предков, их высокоразвитая кооперация и упор на согласованные коллективные действия могли привести к ситуации, когда для благополучия и высокой конкурентоспособности всей группы достаточно было, чтобы в ней состояло совсем немного – скажем, два или три – умных индивидов (*Gavrilets,* 2015). Легко представить, что такие умники, сумев доказать коллективу свою разумность и заслужив общее уважение, принимают за всех правильные решения, а остальные им следуют, получая благодаря этому возможность сэкономить на собственных мозгах и обучении.

Иметь слишком много умников и всезнаек в одной группе, может быть, даже и ни к чему – еще начнут, чего доброго, бесконечно спорить друг с другом. В таком случае отбор мог бы

поддержать аллели, которые обеспечивают усиленное развитие мозга не наверняка, а лишь с какой-то вероятностью. Ведь гены в общем случае влияют на количественные признаки вероятностным образом, то есть определяют не точное значение признака, а лишь распределение вероятностей его большего или меньшего развития.

Чтобы разобраться в причинах изменчивости, для начала нужно понять ее природу. Один из ключевых вопросов можно сформулировать так: отличается ли большой человеческий мозг от маленького чем-то еще, кроме размера? Например, пропорциями частей?

В 2018 году нейробиологи из США, Великобритании и Канады попытались ответить на этот вопрос, изучив детальные трехмерные изображения мозга 2904 человек в возрасте от 5 до 25 лет, полученные при помощи структурной магнитно-резонансной томографии (*Reardon et al.,* 2018). Для сравнительного анализа пропорций использовались сложные статистические методы. На поверхность неокортекса накладывалась координатная сетка, включающая около 80 тысяч опорных точек. По расстояниям между этими точками, отнесенным к общей площади неокортекса, можно с большой точностью оценивать и сравнивать относительные размеры областей коры у разных индивидов. При анализе данных были сделаны необходимые поправки на пол и возраст, так что эти факторы не влияли на результат.

В итоге для каждого фрагмента неокортекса удалось рассчитать, как связан его относительный размер с абсолютным размером коры. Выяснилось, что индивидуальная изменчивость по размеру мозга сопряжена со вполне определенными, статистически значимыми и воспроизводящимися в разных выборках изменениями пропорций участков коры. Одни участки имеют одинаковый относительный размер у людей с большим и маленьким мозгом. Другие отличаются более крупным относительным размером у людей с большим мозгом, то есть “растут с опережением”. Третьи, наоборот, у мозговитых особей имеют меньший относительный размер, чем у людей с небольшим мозгом (“растут с отставанием”).

Области *положительного масштабирования* (те, что относительно крупнее в большом мозге) расположены в основном в префронтальной, височно-теменной и медиальной теменной коре. Области *отрицательного масштабирования*

приурочены к лимбическим, первичным зрительным и первичным сенсомоторным отделам коры.

Неравномерное масштабирование характерно не только для неокортекса, но и для подкорковых отделов. Ученые проанализировали пять подкорковых структур: гиппокамп, миндалевидное тело (амигдалу), таламус, полосатое тело (стриатум) и бледный шар (паллидум). Там тоже выявилась пестрая картина: например, головка гиппокампа и медиальная амигдала относительно крупнее у людей с большим мозгом, а хвост гиппокампа и латеральная амигдала – наоборот. По сравнению с неокортексом в подкорковых отделах намного больше областей, относительный размер которых уменьшается с размером мозга. В целом по мере увеличения мозга относительный размер подкорковых отделов уменьшается, а неокортекса – растет.

Для каждого индивида можно рассчитать *индекс масштабирования*, поделив суммарную площадь участков коры, для которых характерен опережающий рост, на площадь участков с отстающим ростом. Как и следовало ожидать, между индексом масштабирования и общей площадью коры имеется строгая положительная корреляция. Иными словами, чем больше кора, тем сильнее выражено относительное увеличение “опережающих” областей и относительное уменьшение “отстающих”.

Исследователи сопоставили индексы масштабирования с данными по IQ, имеющимися для одной из изученных выборок (1531 человек). Между этими двумя показателями обнаружилась слабая положительная корреляция, объясняющая примерно 1 % вариабельности по IQ. Корреляция, однако, исчезла после внесения поправки на общую площадь коры, которая сама по себе коррелирует с IQ намного сильнее, объясняя 5 % вариабельности по коэффициенту интеллекта. Таким образом, в очередной раз подтвердилось существование положительной связи между размером коры и IQ. Индекс масштабирования тесно связан с размером коры и поэтому тоже коррелирует с IQ, однако какого-либо самостоятельного влияния масштабирования на коэффициент интеллекта обнаружить не удалось. Ученые подчеркивают, что в дальнейшем нужно будет оценить связь масштабирования с другими показателями мозговых функций, а не только с IQ.

Еще в 2010 году американские биологи исследовали, как меняются относительные размеры участков неокортекса в ходе индивидуального развития. Так вот, оказалось, что участки, которые у людей с большим мозгом имеют больший относительный размер, в онтогенезе тоже растут с опережением (и наоборот).

А как менялись эти пропорции в ходе эволюции? Это трудный вопрос, для ответа на него пока маловато данных. У австралопитеков и хабилисов невозможно точно измерить пропорции участков коры, потому что внутренние поверхности ископаемых черепов (эндокраны) дают лишь приблизительные и ненадежные оценки, совершенно несравнимые с нынешними возможностями магнитно-резонансной томографии. Однако можно посмотреть на соотношение частей неокортекса у современных обезьян, например у макак, – и условно принять его за “предковое состояние”. Допущение, конечно, смелое (мы ведь не произошли от макак), но в первом приближении позволительное (поскольку наши предки когда-то были по многим признакам больше похожи на макак, чем на нас сегодняшних).

Выяснилось, что у макак-резусов пропорции неокортекса сдвинуты по сравнению с людьми в том же направлении, что и у человеческих детей по сравнению со взрослыми (*Hill et al.,* 2010). Иными словами, те отделы, которые у взрослых людей относительно крупнее, чем у новорожденных, в ходе эволюции тоже росли с опережением.

Таким образом, все три “измерения” изменчивости по размеру мозга (возрастное: дети по сравнению со взрослыми; эволюционное: макаки по сравнению с людьми; индивидуальное: взрослые люди с маленьким мозгом по сравнению со взрослыми людьми с большим мозгом) сопряжены с похожими изменениями пропорций коры. В частности, во всех трех случаях по мере увеличения мозга растут относительные размеры передней поясной коры, угловой извилины, верхней теменной дольки и латеральной височной коры.

Отличаются ли “опережающие” участки коры от “отстающих” по своей структуре и функциям? Чтобы это выяснить, исследователи сопоставили данные по масштабированию с современной классификацией нейронных сетей коры (*Yeo et al.,* 2011). Оказалось, что “опережающие”

участки приурочены в основном к ассоциативным нейронным сетям, которые занимают самый верхний уровень в функциональной иерархии нейронных сетей. Ассоциативные сети собирают и интегрируют данные, поступающие с нижележащих уровней. Они обобщают и связывают в единую картину разнообразные сигналы, приходящие из многих других, в том числе удаленных, участков коры. Что касается “отстающих” участков, то они преимущественно связаны с сетями, взаимодействующими с лимбической системой и отвечающими за обмен данными между неокортексом и эволюционно древними подкорковыми отделами.

Этот вывод подтвердился при сопоставлении данных по масштабированию с особенностями клеточного строения разных участков коры, а также с данными по экспрессии генов. По сравнению с другими отделами, в “опережающих” участках повышена экспрессия генов, связанных с энергетическим метаболизмом, транспортом ионов калия и работой синапсов. Судя по всему, для “опережающих” отделов характерно высокое энергопотребление и максимально разветвленная сеть дендритов с повышенным числом дендритных шипиков и синапсов, служащих для приема сигналов от других нейронов неокортекса[34].

Все это говорит о том, что в большом мозге по сравнению с маленьким непропорционально увеличены отделы коры, связанные с высшими – интегрирующими и обобщающими – уровнями обработки информации. Самое удивительное, что при этом даже не важно, сравниваем ли мы мозговитого взрослого человека с ребенком, обезьяной или взрослым обладателем более компактного мозга. Во всех трех случаях наблюдается одна и та же тенденция.

Причины и следствия обнаруженной закономерности еще предстоит выяснить. Пока можно лишь отвлеченно порассуждать о том, что непропорциональное разрастание ассоциативных зон может быть связано либо просто с поддержанием нормальной работы увеличивающегося мозга, либо с увеличением эффективности его работы (желательно без уточнения, что такое эффективность). Чтобы в этом разобраться, нужно использовать разнообразные тесты мозговых функций (одним IQ тут явно не обойтись), причем результаты нужно сопоставлять по отдельности с размером коры и с пропорциями ее частей.

Результаты исследования можно при желании сформулировать так, что они будут выглядеть практически сенсацией. Например: “Люди с маленьким мозгом занимают промежуточное положение между людьми с большим мозгом и обезьянами”. Или: “У людей с маленьким мозгом недоразвиты отделы коры, отвечающие за высшие психические функции”. Формально говоря, авторы именно это и обнаружили. Но в действительности, скорее всего, ситуация не так драматична. Выявленным закономерностям можно найти простое и “политкорректное” объяснение. Исследователи отмечают, ссылаясь на теорию алгоритмов, что вычислительная нагрузка интегрирующего алгоритма по мере увеличения объема входных данных может расти не линейно, а с ускорением. Поэтому не исключено, что причина опережающего роста ассоциативных зон – чисто техническая: если вы увеличиваете кору вдвое, то ассоциативные зоны нужно увеличить, скажем, втрое, иначе эта кора у вас просто не будет нормально работать. Иными словами, небольшое усиление рабочих узлов коры требует резкого расширения зон технического обслуживания.

С другой стороны, в эволюции сплошь и рядом бывает так, что орган, изначально развившийся для чего-то одного, открывает новые неожиданные возможности и со временем начинает использоваться для чего-то другого. Кто знает, может быть, ускоренное разрастание ассоциативных зон изначально было лишь неизбежным побочным эффектом общего увеличения неокортекса, но потом эти зоны стали приобретать новые функции, что постепенно создало предпосылки для перехода наших когнитивных способностей на качественно новый уровень?

Размер, пропорции частей… что-нибудь еще?

Хотя люди явно отличаются от других приматов по поведению и когнитивным способностям, вопрос о том, какими свойствами мозга обусловлены эти отличия, далек от разрешения. Понятно, что наш мозг крупнее, чем у других обезьян (рис. 9.6), и у нас больше нейронов в неокортексе. Но этого, пожалуй, недостаточно для объяснения уникальных черт нашего разума. Положительные корреляции, прослеживающиеся между размером мозга, числом нейронов и когнитивными способностями как у приматов, так и у других млекопитающих, не настолько просты и однозначны, чтобы сводить уникальность нашего мышления исключительно к массе мозга или количеству нейронов в коре.

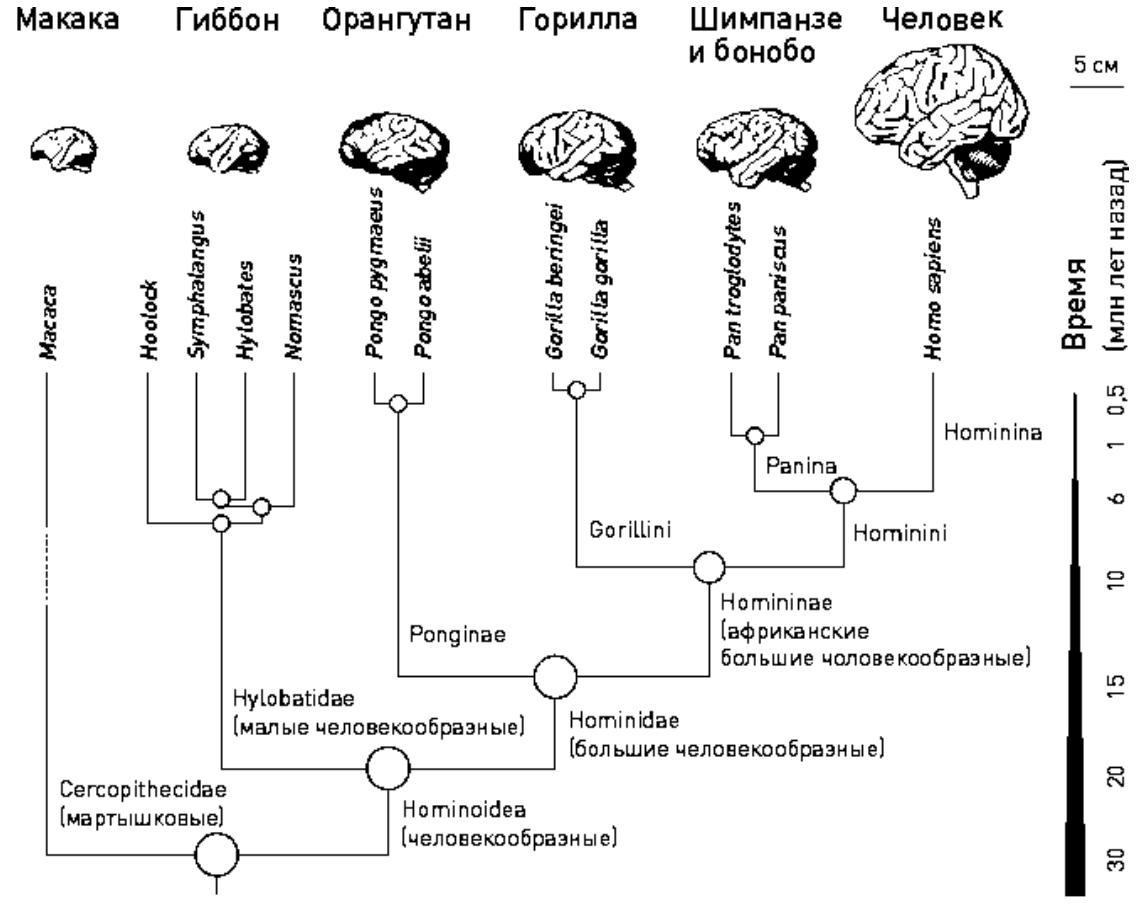


Рис. 9.6. *Мозг человека резко отличается от мозга других обезьян по размеру, но не по анатомии. По рисунку из* Sousa et al., 2017a.

Как писал Гилберт Честертон, легко найти изображение оленя, сделанное человеком. Но вот изображения человека, сделанного оленем, не найти. “…Это – потрясающая тайна”[35]. Что же такого уникального в мозге человека помимо размера, какие его особенности позволяют нам делать вещи, абсолютно недоступные другим животным?

Уже более полутора веков – начиная с выхода в свет дарвиновского “Происхождения видов” – ученые пытаются найти в мозге человека хоть какие-то уникальные черты, кроме размера. Поначалу этому вопросу придавали преувеличенное значение, так что дебаты протекали весьма бурно. Противники Дарвина думали, что наличие в мозге человека анатомических деталей, отсутствующих у обезьян, доказало бы независимое сотворение видов и несостоятельность дарвиновской теории. Ричард Оуэн, блестящий анатом (придумавший, кстати, термин “динозавры”) и при этом один из самых авторитетных антидарвинистов, утверждал, что такой уникальной деталью является “малый гиппокамп” (*hippocampus minor*). Теперь эта часть мозга известна как “птичья шпора” (*calcar avis*) – выпуклость на медиальной стенке заднего рога бокового желудочка. Но дарвинистам удалось показать, что и малый гиппокамп, и другие найденные Оуэном структуры мозга, якобы уникальные для человека, у обезьян тоже имеются. Этот громкий диспут способствовал росту популярности дарвиновской теории, хотя сегодня нам уже нелегко понять логику тогдашних ученых, полагавших, будто наличие или отсутствие пустяковой выпуклости на стенке мозгового желудочка может быть аргументом за или против эволюционного происхождения видов. У каждого вида есть какие-то уникальные черты, иначе его не считали бы отдельным видом. Впрочем, и сегодня еще можно встретить креационистов, придерживающихся очень старой идеи о том, что в мозговых желудочках находится душа (*Schiller,* 1997).

За прошедшие полтора века между мозгом человека и шимпанзе так и не удалось найти серьезных анатомических различий. Правда, нашлись более тонкие различия, затрагивающие структуру связей между отделами (например, между речевыми зонами коры), а также детали строения нейронов (например, пирамидальные нейроны коры у людей несколько крупнее и имеют более разветвленную систему дендритов с большим числом дендритных шипиков). Кроме

того, было показано, что у человека и других приматов различаются уровни экспрессии некоторых генов в мозге (*Sousa et al.,* 2017*a*).

В 2017 году журнал *Science* сообщил о результатах масштабного исследования транскриптомов 16 отделов мозга у взрослых людей, шимпанзе и макак-резусов, выполненного большим международным коллективом биологов (*Sousa et al.,* 2017*b*). Ученые измерили уровни экспрессии белок-кодирующих генов и некодирующих РНК в 247 образцах мозговой ткани шести людей, пяти шимпанзе и пяти макак. Образцы были взяты из гиппокампа, миндалевидного тела, полосатого тела, медиодорсального ядра таламуса, коры мозжечка и 11 отделов неокортекса.

Оказалось, что уровни экспрессии множества генов в мозге у этих приматов значимо различаются. Результат ожидаемый – было бы странно, если бы у всех все было одинаково. Цифры такие: хотя бы в одном отделе мозга и хотя бы у одной пары видов по-разному экспрессируются 25,9 % матричных РНК (мРНК, кодируют белки) и 40,6 % микроРНК (регулируют экспрессию). У человека по сравнению с обоими видами обезьян значимо сдвинута (понижена или повышена) экспрессия 11,9 % мРНК и 13,6 % микроРНК. Специфичные для человека изменения экспрессии мРНК за редкими исключениями приурочены лишь к некоторым отделам мозга, в частности к полосатому телу, а не ко всем сразу. Напротив, среди дифференциально экспрессирующихся микроРНК много таких, чья экспрессия у человека повышена или понижена во всех или многих отделах сразу. При этом генов микроРНК с повышенной экспрессией у человека втрое больше, чем с пониженной (155 против 47).

Многие гены, экспрессия которых изменилась у людей по сравнению с шимпанзе и макаками, связаны с передачей сигналов при помощи нейромедиаторов ацетилхолина, серотонина и дофамина. Например, в полосатом теле у человека понижена экспрессия трех из пяти типов дофаминовых рецепторов (DRD1, DRD2, DRD3). Эти нейромедиаторы оказывают модулирующее влияние на нейроны мозга и играют важную роль в обучении, рассудочной деятельности и эмоциональной регуляции поведения (см. раздел “Нейрохимическая гипотеза происхождения человека” ниже). Напротив, профили экспрессии генов, связанных с главными “рабочими лошадками” мозга – возбуждающим медиатором

глутаматом и тормозным медиатором ГАМК, оказались у трех видов сходными. Нуклеотидные последовательности этих генов тоже отличаются высокой консервативностью у приматов.

Особое внимание исследователи уделили генам, связанным с биосинтезом дофамина: *TH* (тирозингидроксилаза) и *DDC* (дофадекарбоксилаза). Экспрессия *TH* и *DDC* резко повышена у человека в полосатом теле по сравнению с шимпанзе и макакой. При этом в неокортексе у шимпанзе экспрессия *TH* ниже, чем у макаки и человека.

Заинтересовавшись этой необычной картиной, исследователи изучили образцы мозговой ткани шести других видов обезьян.

Различия в экспрессии *TH*, как выяснилось, зависят от числа вставочных нейронов, экспрессирующих *TH* (такие нейроны обозначаются TH^+). Чем больше таких вставочных нейронов, тем выше суммарный уровень экспрессии *TH*. У человека в двух отделах полосатого тела (в хвостатом ядре и скорлупе) вставочных нейронов TH^+ оказалось намного больше, чем у всех остальных обезьян. В неокортексе нейроны TH^+ есть у человека, орангутана и всех нечеловекообразных обезьян, однако они полностью отсутствуют у наших ближайших родственников – больших африканских человекообразных обезьян (шимпанзе, бонобо и горилл).

О присутствии в человеческом неокортексе немногочисленных нейронов TH^+ было известно и раньше, но теперь удалось выяснить о них новые важные подробности. Судя по набору экспрессирующихся генов, нейроны TH^+, расположенные в неокортексе, могут синтезировать дофамин, и дополнительные эксперименты с клеточными культурами это подтвердили.

Изучение проб человеческой мозговой ткани на разных стадиях развития показало, что кортикальные вставочные нейроны TH^+ формируются в ганглионарных бугорках (временной структуре эмбрионального мозга, производящей нейроны для некоторых отделов взрослого мозга) и начинают мигрировать в полосатое тело и неокортекс незадолго до или вскоре после рождения. У шимпанзе и горилл они, по-видимому, до неокортекса не добираются.

Скорее всего, исходно у обезьян вставочные нейроны TH^+ присутствовали в небольшом количестве и в полосатом теле, и

в неокортексе. У общего предка больших африканских человекообразных обезьян они пропали из неокортекса. Или, может быть, сами нейроны не пропали, но перестали экспрессировать *TH* – а значит, и синтезировать дофамин. Наконец, у предков людей после их отделения от предков шимпанзе произошло два изменения: во-первых, восстановилось присутствие нейронов TH^+ в неокортексе, во-вторых, резко выросло их количество в полосатом теле.

Поскольку дофаминовая система влияет на многие аспекты нашей психики (включая память, интеллект, обучаемость, мотивацию поступков и социальное поведение), эти эволюционные изменения могли сыграть важную роль в антропогенезе. Так ли это – покажут дальнейшие исследования. На сегодня известно, что число нейронов TH^+ в неокортексе снижается при болезни Паркинсона и некоторых видах деменции (*Marui et al.,* 2003). Поэтому вполне вероятно, что эти нейроны действительно важны для нормальной работы человеческого разума (а про возможную роль повышенного уровня дофамина в полосатом теле мы поговорим в следующем разделе).

Значимость этого исследования не сводится к расшифровке эволюционной истории вставочных нейронов TH^+. Ученые получили внушительный список генов, активность которых в тех или иных отделах мозга существенно изменилась у людей по сравнению с другими обезьянами. Наверняка многие из этих генов повлияли на становление наших уникальных особенностей. Разбираясь последовательно с пунктами списка (то есть долго и нудно изучая их один за другим), можно будет, скорее всего, найти еще немало интересного вдобавок к истории с нейронами TH^+.

Нейрохимическая гипотеза происхождения человека

Уже около 40 лет выдающийся американский палеоантрополог Оуэн Лавджой развивает свою гипотезу о роли моногамии и отцовской заботы о потомстве в происхождении человека, и делает это довольно успешно. Мы подробно рассказали об этой гипотезе в первой книге (глава 1, раздел “Семейные отношения – ключ к пониманию нашей эволюции”). Лавджой считает, что наши предки начали практиковать *социальную моногамию*[36] – уникальное для приматов общественное устройство, основанное на мирном сосуществовании нескольких семейных пар в одной социальной группе (другие моногамные приматы практикуют *территориальную моногамию*, когда каждая парочка живет сама по себе, охраняя территорию от чужаков). Переход к такому социальному устройству, согласно Лавджою, был связан с формированием у самок скрытой овуляции, что способствовало неослабевающему интересу самцов к самкам, и с практикой самцов приносить самкам еду в обмен на секс, что заодно привело и к развитию двуногого хождения.

В научной литературе было высказано много аргументов как за, так и против гипотезы Лавджоя, но в целом ее позиции постепенно укрепляются. Особенно сильную поддержку она получила после детального изучения Арди, самки ардипитека, жившей 4,4 млн лет назад. Многие особенности анатомии и образа жизни ардипитеков (насколько их можно реконструировать по скелету, изотопному составу зубной эмали, микроскопическим царапинам на зубах и так далее) удивительно точно совпали с предсказаниями гипотезы Лавджоя о том, как должны были выглядеть и жить ранние гоминиды (об этом подробно рассказано в первой книге, в главе 1).

Гипотеза Лавджоя подкрепляется множеством косвенных свидетельств, порой довольно неожиданных. Вот только один пример. Специалисты по сравнительной геномике обнаружили, что у наших предков под действием отбора был утрачен консервативный (то есть упорно сохраняющийся у других обезьян) регуляторный участок ДНК, отвечающий за формирование кератиновых шипиков на пенисе. Эти шипики,

связанные с механорецепторами, повышают чувствительность пениса и способствуют быстрой эякуляции. Это выгодно в условиях острой конкуренции между самцами за возможность спариться с рецептивной (готовой к спариванию) самкой. Но то, что хорошо для склонных к промискуитету шимпанзе, было вовсе не так хорошо для наших предков, перешедших к социальной моногамии. Для поддержания супружеской любви и верности, особенно если все происходит в большом и разномастном коллективе, полезно, чтобы половой акт продолжался подольше (это сплачивает), и поэтому отбор способствовал редукции чувствительных бляшек на пенисе (*McLean et al.,* 2011).

Продолжая развивать эти идеи, Лавджой и его коллеги из нескольких американских университетов обратились к нейрохимическим особенностям полосатого тела (стриатума) – участка мозга, играющего важную роль в контроле моторных функций, системе внутреннего подкрепления и социальном поведении (*Raghanti et al.,* 2018). От активности разных отделов полосатого тела зависит мотивация поведения и так называемый *личностный стиль*. В частности, полосатое тело влияет на то, в какой мере поведение индивида мотивируется изнутри (собственными потребностями и желаниями), а в какой – внешними стимулами, в том числе социальными. Эксперименты на людях, мышах, крысах, кошках и макаках показали, что для особей с повышенной активностью дорсального стриатума[37] в большей степени характерны внутренняя мотивация, автономное поведение, пониженная склонность подстраиваться под обстоятельства (в том числе социальные) и в целом более поверхностное представление о нюансах окружающей обстановки. Такие особи склонны к доминированию и агрессии. Напротив, у индивидов с высокой активностью вентрального стриатума (куда входят прилежащее ядро и обонятельный бугорок) чаще отмечается преобладание внешней мотивации, они склонны занимать в социуме подчиненное положение (это показано на макаках), чутко реагируют на поведение сородичей и тщательнее исследуют окружающее пространство. У людей вентральный стриатум предположительно отвечает за социальную конформность, желание соответствовать требованиям общества и получать одобрение окружающих.

Все эти проявления “личностного стиля” зависят от баланса нейромедиаторов в полосатом теле. Ацетилхолин повышает склонность к внутренне мотивированным поступкам

в противовес мотивированным извне. Макаки с высоким базовым уровнем ацетилхолина в полосатом теле чаще занимают доминирующее положение в социуме. Инъекция антагонистов ацетилхолина, понижающих его уровень в полосатом теле, повышает чуткость особи к социальным стимулам.

Серотонин в полосатом теле у макак и людей способствует когнитивному контролю над эмоциями, что крайне важно для жизни в сложно устроенном социуме и для поддержания хороших отношений с сородичами. Низкий уровень серотонина в полосатом теле ассоциирован с раздражительностью, импульсивностью (несдержанностью) и слабыми социальными навыками. Серотонин помогает сдерживать агрессивные реакции и не бросаться на всех вокруг. В целом высокий уровень серотонина в полосатом теле, по-видимому, должен помогать особям эффективно функционировать в сложном обществе, сохраняя при этом когнитивную гибкость.

Дофамин, как ключевой нейромедиатор системы внутреннего подкрепления, способствует социальности, отвечая за удовольствие, приносимое взаимодействием с сородичами. Исследования, выполненные на павианах, показали, что высокий уровень дофамина в сочетании с низким уровнем ацетилхолина в полосатом теле способствует социальному поведению, мотивированному извне, и повышенной чувствительности к социальным стимулам. Так что, может быть, не случайно у наших предков в полосатом теле вставочные нейроны TH^+, производящие дофамин, стали многочисленны (как рассказано в предыдущем разделе).

Еще один нейромедиатор, концентрация которого может влиять на социальное поведение, – нейропептид Y. О социальных аспектах его функций известно мало, но есть данные, что концентрация нейропептида Y в спинномозговой жидкости у больных шизофренией коррелирует с социальной компетентностью.

Разумеется, эффекты разных нейромедиаторов сильно переплетены и зависят от множества нюансов, так что “в действительности все сложнее”[38].

Лавджой и его коллеги предполагают, что на ранних этапах эволюции гоминид (вскоре после отделения предков человека от предков шимпанзе) на представителей нашей эволюционной линии, таких как ардипитеки, действовал отбор на усиление

социальных связей, кооперации, дружбы и супружеской привязанности. Если говорить конкретнее, это был отбор на такой личностный стиль, который предполагает сильную внешнюю мотивацию поведения, чуткость к социальным и иным внешним стимулам, когнитивный контроль над эмоциями, способность сдерживать агрессивные реакции, социальную конформность, а также склонность к формированию прочных социальных связей с половыми партнерами и просто друзьями. Такой личностный стиль, по-видимому, соответствует у приматов высокому уровню дофамина и серотонина в сочетании с не слишком высоким уровнем ацетилхолина в полосатом теле. Таким образом, из гипотезы Лавджоя следует, что у гоминид под действием отбора должны были произойти серьезные изменения в нейрохимии полосатого тела.

Чтобы это проверить, ученые изучили баланс четырех нейромедиаторов (дофамина, ацетилхолина, серотонина и нейропептида Y) в трех участках дорсального стриатума (рис. 9.7) у шести видов обезьян: капуцинов-фавнов (*Cebus apella*), павианов-анубисов (*Papio anubis*), свинохвостых макак (*Macaca nemestrina*), западных равнинных горилл (*Gorilla gorilla*), шимпанзе *Pan troglodytes* и людей *Homo sapiens*. Исследовались срезы мозга 5–7 особей каждого вида. В случае горилл это были самцы, для остальных видов – примерно поровну самцов и самок (лимитирующим фактором здесь является трудность добывания свежего мозга человекообразных обезьян для изучения).

Рис. 9.7. *Исследованные участки дорсального стриатума (обведены пунктиром): дорсальное хвостатое ядро (dC), медиальное хвостатое ядро (mC), дорсальная скорлупа (dP). C – хвостатое ядро, P – скорлупа, cc – мозолистое тело, ic – внутренняя капсула, vS – вентральный стриатум. Слева на схеме мозга шимпанзе показано приблизительное положение плоскости сечения. Из* Raghanti et al., 2018.

Уровень нейромедиаторов оценивали по суммарной длине аксонов, выделяющих тот или иной нейромедиатор, отнесенной к общему числу нейронов в данном участке мозговой ткани (клетки, производящие те или иные вещества, можно покрасить при помощи специфических меченых антител – этот метод называют “иммуногистохимическим”).

Полученные результаты (рис. 9.8) хорошо согласуются с гипотезой Лавджоя. Оказалось, что люди сильно отличаются по нейрохимическому профилю полосатого тела от других приматов, причем отличаются примерно так, как и

предсказывает гипотеза. В частности, у людей выявлен максимальный уровень дофамина в медиальном хвостатом ядре – участке, который задействован в разных формах социального поведения, включая языковую коммуникацию. Известно, например, что мутации в знаменитом “гене речи” *FOXP*2, связанные с нарушением речевой функции, влияют на работу медиального хвостатого ядра и на уровень дофамина в этой области. Кроме того, известно, что дофамин играет центральную роль в формировании супружеской привязанности у моногамных видов (*Curtis et al.,* 2006).

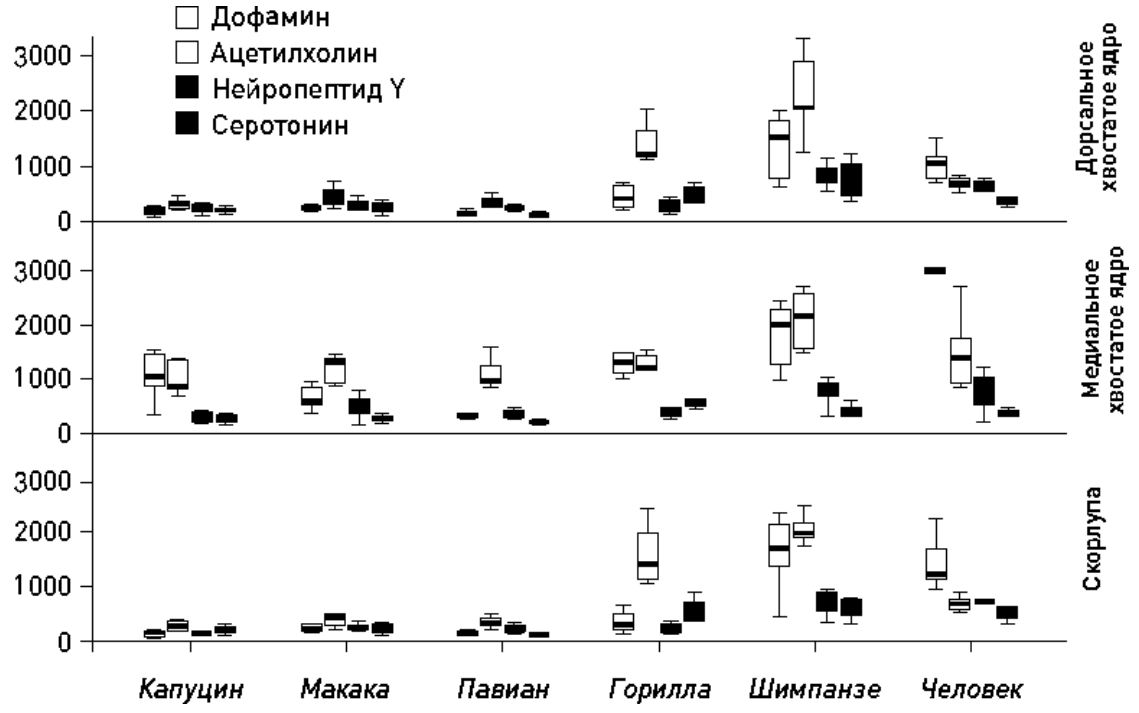


Рис. 9.8. *Нейрохимические профили трех участков стриатума (дорсального хвостатого ядра, медиального хвостатого ядра, скорлупы) для шести видов приматов (капуцина, макаки, павиана, гориллы, шимпанзе, человека). Уровни нейромедиаторов указаны в условных единицах. По рисунку из* Raghanti et al., 2018.

Уровень серотонина в полосатом теле у человекообразных обезьян (включая человека) повышен по сравнению с “низшими” обезьянами (капуцином, макакой и павианом). Это может быть связано с развитием у человекообразных сознательного контроля над эмоциями, без чего трудно выжить в сложно организованной группе умных индивидов.

Уровень нейропептида Y повышен в полосатом теле у человека и шимпанзе по сравнению с другими обезьянами. Не исключено, что это как-то связано с высокой социальной компетентностью человека и шимпанзе.

Уровень ацетилхолина в полосатом теле повышен у человекообразных по сравнению с “низшими” обезьянами, но при этом у человека он заметно ниже, чем у шимпанзе и горилл. Этот результат был для исследователей отчасти неожиданным, поскольку известно, что ацетилхолин в полосатом теле способствует обучению и памяти. С другой стороны, все становится на свои места, если учесть влияние ацетилхолина на социальное поведение. Как уже говорилось, низкий уровень ацетилхолина в полосатом теле соотносится с внешней мотивацией и может вносить вклад в снижение агрессивности, повышенную чуткость к социальным стимулам и социальную конформность.

Люди оказались единственным видом, у которого уровень дофамина в полосатом теле выше, чем ацетилхолина, причем во всех трех исследованных участках. Максимальный сдвиг в противоположную сторону (ацетилхолина намного больше, чем дофамина) характерен для самцов горилл, известных своим территориальным поведением и гаремной организацией семей. Это опять же согласуется с идеей Лавджоя о том, что у ранних гоминид в связи с особенностями их местообитания и диеты территориальное поведение сошло на нет, а самцы и самки стали образовывать устойчивые пары и вместе заботиться о потомстве.

Исследования, выполненные на обезьянах, позволяют предположить, что личностный стиль, соответствующий высокому уровню дофамина и низкому уровню ацетилхолина, соотносится с повышенным вниманием не только к социальным стимулам, но и вообще к деталям окружающей обстановки. Это могло быть крайне важно для ранних гоминид, таких как ардипитеки, в связи с их пищевым поведением. В отличие от горилл, чья основная пища (листья) равномерно распределена по территории и не требует долгих поисков, или шимпанзе, питающихся в основном плодами (ресурс, распределенный неравномерно, но образующий большие скопления на урожайных деревьях), ардипитеки были всеядными собирателями, которым, по-видимому, приходилось тратить много сил на выискивание редко встречающихся, но зато вкусных и питательных объектов на земле и в нижнем ярусе

растительности в саванне и редколесьях. При такой жизни внимание к деталям становится необходимостью, а охрана территории теряет смысл.

Рисунок 9.9 в схематичном виде показывает, как новые нейрохимические данные вписываются в логическую структуру гипотезы Лавджоя. Появление человекообразных обезьян соответствует сдвигу в сторону *K*-стратегии, то есть более долгому детству, росту материнского вклада в потомство, увеличению промежутков между родами, а значит, и общему снижению плодовитости. Повышение уровня серотонина и нейропептида Y в полосатом теле у человекообразных по сравнению с “низшими” обезьянами, возможно, отражает адаптивные изменения социального поведения, необходимые для того, чтобы обеспечить благоприятные условия для выживания малочисленных и потому очень ценных детенышей. Этому могло способствовать развитие когнитивного контроля над эмоциями и рост общей социальной компетентности.

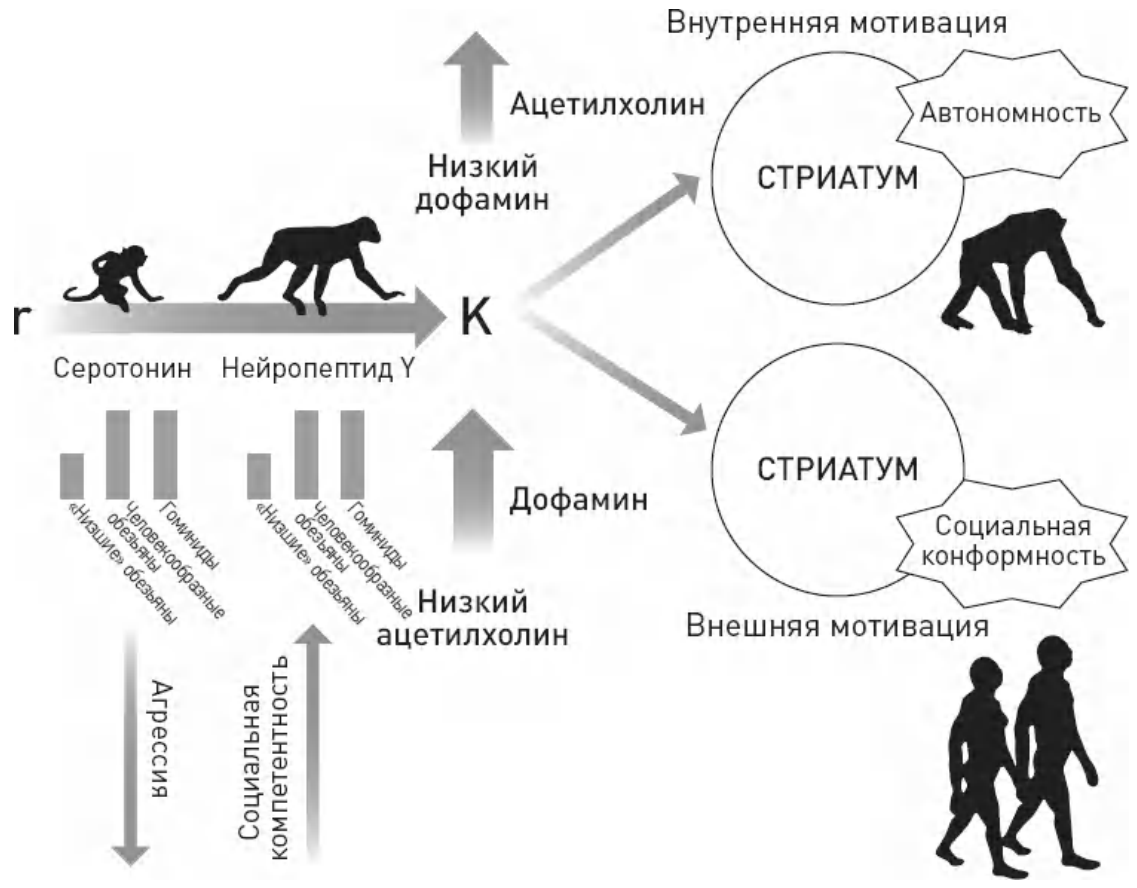


Рис. 9.9. Предполагаемые нейрохимические основы эволюции социального поведения гоминид и других обезьян. Переход от “низших” обезьян к человекообразным

соответствует сдвигу от r-*стратегии к* K-*стратегии (долгое детство, высокий материнский вклад в потомство, большие промежутки между родами). Это сопровождалось повышением уровня серотонина и нейропептида Y в стриатуме, что способствовало росту социальной компетентности и развитию умения сдерживать агрессивные порывы. Для современных человекообразных обезьян (шимпанзе и горилл) характерен высокий уровень ацетилхолина в сочетании с низким уровнем дофамина в стриатуме, что соответствует преобладанию внутренних мотивов поведения, ориентации на собственные желания, стремлению добиваться своего, не слишком считаясь с интересами сородичей. У гоминид уровень дофамина в стриатуме повысился, а ацетилхолина – снизился, что способствовало увеличению роли внешней мотивации, большему вниманию к сородичам, социальной конформности и устойчивым семейным связям. По рисунку из* Raghanti et al., 2018.

В дальнейшем эволюция человекообразных пошла двумя путями. Один путь, соответствующий высокому уровню ацетилхолина и низкому уровню дофамина в полосатом теле, привел к современным шимпанзе и гориллам. У этих животных преобладает внутренняя мотивация, автономность поведения, агрессивная борьба за доминирование и не слишком крепкие связи между индивидами. Виды, пошедшие по этому пути, не достигли больших успехов – ни демографических, ни эволюционных. Сейчас они фактически являются реликтовыми видами, находящимися на грани вымирания.

Ранние гоминиды выбрали иной путь, возможно, в связи с особенностями своей пищевой специализации. Длительные рейды в поисках пропитания были слишком трудны и опасны для беременных и кормящих самок (а ведь самки, скорее всего, находились в одном из этих двух состояний большую часть своей взрослой жизни). Поэтому отбор стал поддерживать склонность самцов приносить самкам еду и умение самок привязать к себе партнера. Неагрессивные надежные кормильцы и верные жены с невыраженными признаками овуляции стали оставлять больше потомства, чем агрессивные драчуны и “секс-бомбы” (об этом подробно рассказано в первой книге, в главе 1).

Все это вело к отбору на высокий уровень дофамина в сочетании с не слишком высоким уровнем ацетилхолина в полосатом теле. В результате у гоминид сложился уникальный для приматов тип общественного устройства, основанный на содружестве нескольких семейных пар. Это, в свою очередь, создало предпосылки для кооперации между самцами в целях защиты самок с детенышами и добычи пропитания (отсюда, между прочим, просматривается и возможность освоения принципиально новых пищевых ресурсов). Кооперация между самками позволила лучше заботиться о детенышах – отсюда прямая дорога к демографическому успеху.

Эти изменения социального поведения и общественного устройства оказались очень выигрышными, причем их преимущества проявились задолго до того, как в одной из эволюционных линий гоминид (а именно у рода *Homo*) начал увеличиваться мозг. Потомки ардипитеков – австралопитеки – стали многочисленными и разнообразными. Они широко расселились по Африканскому континенту, освоив разные биотопы и пищевые ниши. Между тем палеонтологическая летопись предков шимпанзе и горилл настолько скудна, что это трудно объяснить лишь тем, что кости лесных обитателей сохраняются хуже костей жителей саванны. Скорее всего, шимпанзе и гориллы и 2–3 млн лет назад, как и сейчас, сильно уступали по численности гоминидам.

Новый тип социума, сложившийся у гоминид, создал предпосылки для возникновения положительных обратных связей в развитии когнитивных способностей. Природа этих связей могла быть разной: от возрастания роли социального обучения[39] и внутригрупповой кооперации до макиавеллиевского интеллекта и полового отбора. Но в любом случае для того, чтобы заработал мощный отбор на интеллект, необходима социальная среда, в которой, во-первых, не приветствуются силовые методы повышения репродуктивного успеха, во-вторых, есть широкое поле для разнообразных и результативных взаимодействий с сородичами. Именно это и дала гоминидам социальная моногамия.

К сожалению, исследователям не удалось раздобыть мозг бонобо, чтобы измерить и у них уровни дофамина и ацетилхолина. Это могло бы уточнить предложенную схему. Ведь бонобо отличаются от шимпанзе многими аспектами поведения, причем большинство отличий направлены в ту же сторону, что и предполагаемые отличия древних гоминид от

шимпанзе и горилл (низкая агрессивность, менее выраженное территориальное поведение, большая склонность делиться пищей, более терпимое отношение к сородичам, менее строгая привязка времени, когда самка готова спариваться, к овуляторному циклу). Может быть, бонобо начали частично воспроизводить тот эволюционный путь, по которому некогда прошли гоминиды? Хотя, конечно, не стоит преувеличивать это сходство (тем более что нейрохимических данных по бонобо пока нет). Не будем забывать, что у бонобо нет острой межгрупповой конкуренции (без которой вряд ли разовьются кооперация и альтруизм), не развито сотрудничество между самцами и, разумеется, нет ничего похожего на социальную моногамию или систематическое подкармливание самцами самок, а ведь это – ключевые элементы гипотезы Лавджоя.

Эволюционные корни агрессии

Раз уж мы заговорили об эволюции и нейрохимии поведения, нельзя обойти молчанием и такую тему, как агрессия, тем более что и в этом вопросе наука за последние годы заметно продвинулась. В частности, появились новые данные по летальной агрессии у наших ближайших родственников шимпанзе.

Систематическое убийство себе подобных – крайне редкое явление среди обезьян, которое на сегодняшний день доподлинно известно только у одного вида – у обыкновенного шимпанзе, *Pan troglodytes*. На первый взгляд кажется, что естественный отбор мог бы чаще поддерживать такое поведение, ведь физическое устранение конкурентов, по идее, должно повышать приспособленность агрессоров, то есть их шансы на успешное размножение (книга 2, глава 5, раздел “Окситоцин и парохиальность”, подраздел “Обезьяньи войны”).

Однако этого не наблюдается, а причины редкости смертельных схваток у обезьян тоже, в общем-то, очевидны. По мнению многих исследователей, главная причина состоит просто-напросто в том, что эскалация агрессии повышает риск получить сдачи, который сильно перевешивает ожидаемые выгоды от расправы над конкурентом. Даже нападение на одинокого детеныша у высокосоциальных приматов чревато последствиями, ведь малыш обязательно криком позовет на помощь родню. Еще одно препятствие на пути эволюции крайних форм агрессии состоит в том, что весь риск берут на себя сами агрессоры, тогда как выигрыш от ослабления соседнего сообщества и расширения территории делится на всю группу. В такой ситуации больше потомства в среднем оставят как раз менее агрессивные члены сообщества (в теории эволюции альтруизма это называют “проблемой безбилетника”; книга 2, глава 5).

И все же у шимпанзе схватки с летальным исходом происходят систематически. Это привлекает внимание исследователей в том числе и потому, что многие склонны усматривать здесь истоки человеческой воинственности. Как-никак шимпанзе и куда менее агрессивные бонобо – два наших ближайших родственника из всех ныне живущих видов.

Согласно самой распространенной среди специалистов точке зрения, агрессивное поведение шимпанзе – это не случайность и не патология, а нормальная адаптация, то есть признак, повышающий приспособленность и закрепившийся под действием естественного отбора. Предполагается, что особенности экологии и социальной организации шимпанзе (в отличие от других обезьян) способствуют увеличению выигрышей и снижению рисков, связанных с убийством себе подобных. Например, сообщества шимпанзе постоянно то разбиваются на подгруппы, сильно различающиеся по численности, то снова объединяются. Это позволяет агрессорам время от времени использовать подавляющее численное превосходство, сводя к минимуму риск получения нападающими серьезных травм. Для многих популяций шимпанзе характерна острая конкуренция между самцами за самок, а успешный военный рейд на территорию соседнего сообщества дает доступ к дополнительным половым партнершам. Такие особенности шимпанзе, как развитый социальный интеллект и огромная роль личных взаимоотношений и репутации, вероятно, позволяют этим умным животным успешно решать проблему безбилетника и обходить другие трудности, связанные с организацией рискованных коллективных предприятий.

Впрочем, не все антропологи согласны с таким эволюционным объяснением. Альтернативная точка зрения состоит в том, что убийство себе подобных – не адаптация, а случайный побочный результат человеческого вмешательства в обезьянью жизнь. Например, в национальном парке Гомбе, где Джейн Гудолл начала наблюдения за дикими шимпанзе в 1960 году, она поначалу подкармливала обезьян, чтобы они перестали ее бояться. В результате шимпанзе стали больше времени проводить около лагеря и чаще ссориться друг с другом (ожидаемое следствие конкуренции за обильный ресурс, сконцентрированный в одном месте). Подобные наблюдения навели некоторых исследователей на мысль, что замеченные позже смертельные схватки у шимпанзе вызваны антропогенным влиянием: если не подкармливанием, то охотой (ведь некоторые африканцы до сих пор охотятся на шимпанзе ради мяса!), разрушением местообитаний, хозяйственной деятельностью человека в местах проживания обезьяньих сообществ. Все это гипотетически может способствовать росту общего уровня агрессии у шимпанзе, и в таком случае

рассматривать убийство себе подобных как эволюционно обусловленную адаптацию было бы неверно.

Чтобы проверить эти гипотезы, большой международный коллектив приматологов, долгие годы наблюдавших за 22 дикими сообществами шимпанзе и бонобо, проанализировал все накопленные сведения о стычках с летальным исходом. Объем информации внушает уважение: были обработаны данные, сложившиеся в сумме в 426 лет наблюдений за коллективами шимпанзе и 92 года наблюдений за коллективами бонобо (*Wilson et al.,* 2014).

Все убийства подразделили на три группы: 1) наблюдавшиеся непосредственно, 2) установленные на основе неопровержимых улик (таких как найденный труп с характерными ранами от зубов шимпанзе), 3) предполагаемые (например, когда особь после жестокого избиения исчезла и больше никогда не попадалась на глаза исследователям). В общей сложности ученые насчитали 152 убийства у шимпанзе (58 наблюдавшихся, 41 доказанное и 53 предполагаемых) и одно-единственное предполагаемое убийство у бонобо[40].

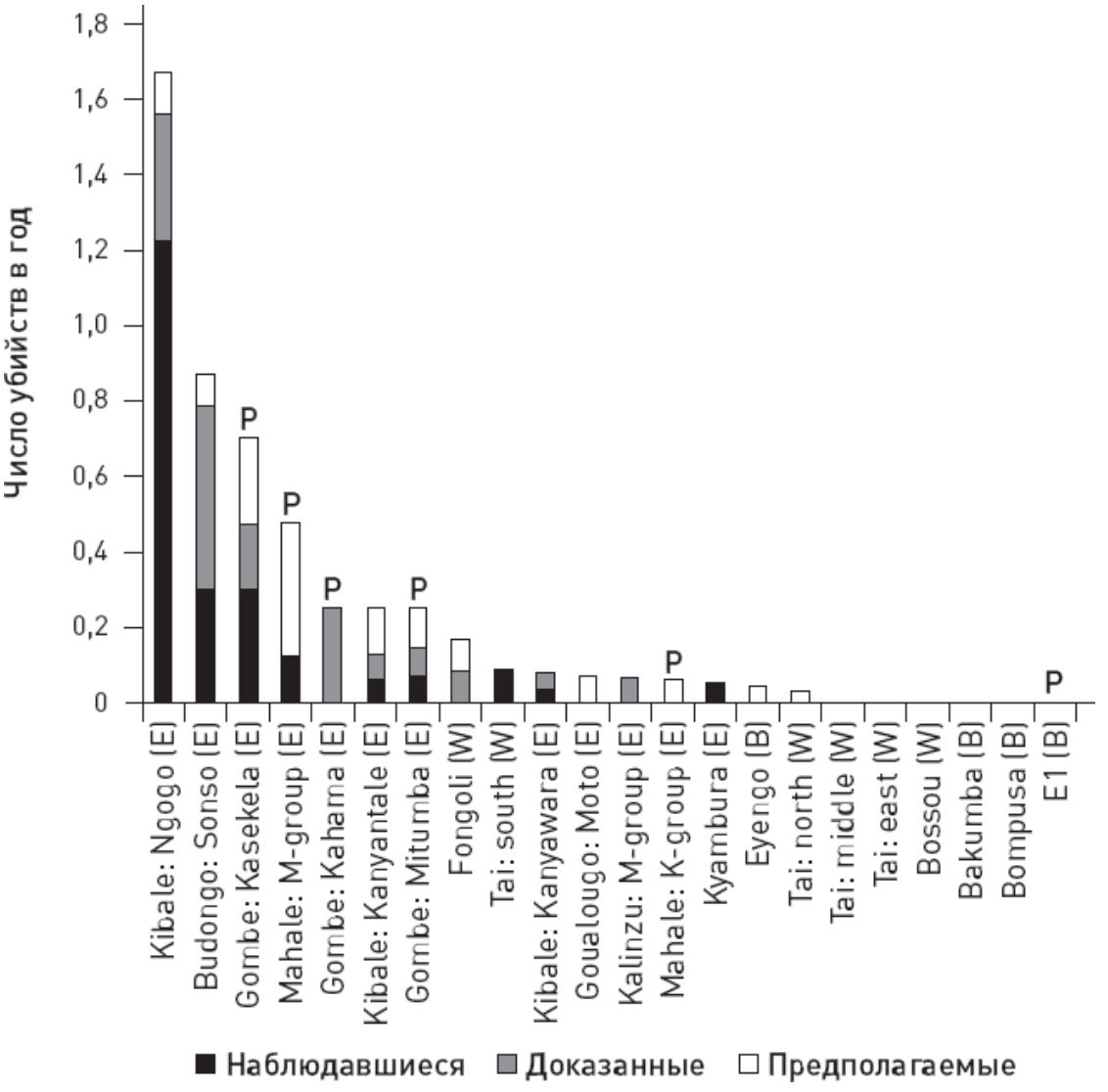


Рис. 9.10. *Частота убийств, совершаемых членами* 22 *сообществ шимпанзе и бонобо, в расчете на год. Черным цветом обозначены наблюдавшиеся убийства, серым – доказанные, белым – предполагаемые. Для каждого сообщества указаны его название и район наблюдений (например, для первого сообщества* Kibale *– район,* Ngogo *– название). E – восточные популяции шимпанзе, W – западные, B – бонобо, P – сообщества, подкармливавшиеся людьми. По рисунку из* Wilson et al., 2014.

Исследованные сообщества сильно различаются по частоте убийств (рис. 9.10). Некоторые группы западных шимпанзе, обитающие в относительно сухих и голодных районах, ни разу не замарали рук убийством сородичей, тогда как в самых жестоких сообществах (все они относятся к восточным популяциям, живущим в высокопродуктивных тропических

лесах) частота убийств достигает устрашающих значений: 0,7–1,7 убийства в год на сообщество, что с учетом численности сообществ соответствует уровню 1,1–1,4 убийства на 100 особей в год. Это в 50–70 раз больше, чем в сообществах *Homo sapiens*, населяющих ныне Центральную и Западную Африку (по данным ООН за 2012 год).

Ученые исходили из того, что две гипотезы – эволюционная и антропогенная – по-разному предсказывают, с какими факторами должны коррелировать межгрупповые различия по частоте убийств и каким должен быть характер этих убийств, то есть кто кого и при каких обстоятельствах должен чаще убивать.

Если во всем виновато человеческое влияние, логично предположить, что больше убийств будет там, где это влияние сильнее. Исследователи принимали во внимание три показателя, связанные с антропогенным воздействием: 1) наличие или отсутствие подкормки, 2) площадь охраняемой территории (большинство изученных сообществ обезьян, хотя и не все, живут в заповедниках и национальных парках) и 3) совокупный показатель “человеческого воздействия”, учитывающий данные по интенсивности охоты на обезьян, разрушению местообитаний, хозяйственной деятельности и наличию крупных хищников (предполагается, что в районах с многочисленным человеческим населением или с его активной хозяйственной деятельностью крупных хищников должно быть мало). Проверялись гипотезы как о совместном, так и об индивидуальном влиянии каждого из трех показателей на частоту убийств у шимпанзе.

Если же верна эволюционная гипотеза, то следует ожидать, что интенсивность убийств и их характер будут определяться теми факторами, которые влияют на эволюцию экстремальных форм агрессии. Так, теория родственного отбора предсказывает, что чужаки (члены других сообществ) должны подвергаться жестоким атакам существенно чаще, чем свои, хотя встречи и конфликты со своими происходят у шимпанзе в природе во много раз чаще, чем с иноплеменниками. Кроме того, в роли агрессоров должны чаще выступать самцы, а не самки. Дело в том, что самцы получают наибольший выигрыш от устранения соперников, поскольку их репродуктивный успех зависит от числа доступных половых партнеров намного сильнее, чем у самок. Логично также предположить, что чем больше самцов в группе (и чем выше плотность популяции), тем острее

конкуренция и, следовательно, тем чаще самцы будут проявлять экстремальные формы агрессии. Кроме того, следует ожидать, что жертвами убийц чаще всего будут самцы (как прямые конкуренты) и маленькие детеныши (поскольку самка, лишившаяся грудного детеныша, быстрее становится готовой к новому зачатию). Наконец, баланс рисков и выигрышей, направляющий действие отбора на поведенческие признаки, должен способствовать тому, чтобы агрессоры старались использовать численное преимущество, атакуя противника всерьез лишь при максимальных шансах на победу и минимальной вероятности ранений.

Статистический анализ данных не подтвердил ни одного из предсказаний антропогенной гипотезы. Частота убийств у шимпанзе не зависит ни от подкормки, ни от интенсивности хозяйственной деятельности людей, ни от природоохранных мер.

Предсказания же эволюционной гипотезы, напротив, получили весомые подтверждения. Оказалось, что для того, чтобы предсказать максимально точно уровень убийств в сообществе, достаточно знать только две переменные из всех рассмотренных, а именно плотность популяции и число самцов в группе. Чем эти показатели выше, тем чаще происходят убийства. Прочие показатели существенного влияния на частоту убийств, по-видимому, не оказывают.

Например, максимальный уровень убийств отмечен в сообществе Нгого (Уганда) с высокой плотностью популяции и низким уровнем антропогенного воздействия, тогда как в сообществе Боссу (Гвинея) с максимальным антропогенным вмешательством и низкой плотностью популяции убийств ни разу не наблюдали. При этом плотность популяции и у шимпанзе, и у бонобо достоверно коррелирует с обилием пищевых ресурсов (которых много в дождевом лесу и мало в сухой саванне), но не связана с уровнем антропогенного воздействия.

В последние годы приматологи стали регистрировать у шимпанзе больше убийств, чем раньше. Было высказано предположение, что это связано с ростом антропогенного воздействия. Исследователи проверили это и выяснили, что на самом деле никакого роста кровопролитности у шимпанзе не происходит. Суммарное количество регистрируемых убийств выросло из-за того, что в фокус внимания ученых попало

большее число сообществ шимпанзе. Если взять не сумму, а частоту убийств в расчете на сообщество или на 100 особей, то никаких значимых изменений за период наблюдений не было.

В полном соответствии с предсказаниями эволюционной гипотезы, среди шимпанзе-убийц резко преобладают самцы. Если суммировать все 64 случая, когда атакующих обезьян удалось точно распознать, то выходит, что самцы составляли 92 % от общей численности нападающих (338 особей из 366). Самки изредка присоединялись к самцам во время нападения на взрослого противника (3 случая), но самки-убийцы, действующие без помощи самцов, умерщвляли лишь беспомощных младенцев (8 случаев).

Жертвами убийств чаще всего становятся самцы и грудные детеныши, что тоже соответствует предсказаниям эволюционной гипотезы. Более того, ученые сообщают о нескольких случаях, когда атакующие убивали грудного детеныша, но оставляли в живых его мать, хотя явно могли расправиться и с ней тоже.

Из 99 смертоносных атак, для которых известно, к какому сообществу принадлежали нападающие и их жертвы, 62 (63 %) были межгрупповыми, а не внутригрупповыми стычками. Как видим, соответствующее предсказание эволюционной гипотезы тоже подтвердилось, хотя возможностей и поводов для конфликтов со своими у шимпанзе куда больше, чем с чужаками. С членами своего сообщества обезьяны контактируют ежедневно, а с чужаками – лишь изредка (например, в сообществе Каньявара в Уганде такие встречи наблюдались в среднем лишь раз в 50 дней).

В межгрупповых стычках команда атакующих обычно включала много самцов (от 2 до 28, медианное значение – 9), а нападали они почти всегда или на самок с грудными детенышами, или, реже, на самцов. При этом численное превосходство агрессоров, как правило, было подавляющим. Только одна из всех наблюдавшихся стычек началась при равных силах атакующих и обороняющихся, а в среднем агрессоры имели восьмикратный численный перевес (восемь на одного: нечестно, зато надежно).

Таким образом, полученные результаты – весомый аргумент против идеи о зловредном (буквально убийственном) влиянии антропогенного фактора на поведение шимпанзе. По-видимому, склонность к агрессии у шимпанзе представляет

собой адаптацию, повышающую репродуктивный успех агрессора, когда риск получить сдачи сведен к минимуму.

Вывод об адаптивном характере склонности к убийству у шимпанзе не следует трактовать в духе “наивного биологического детерминизма”. Иными словами, не нужно думать, что раз наши ближайшие родственники выработали в ходе эволюции такую адаптацию, то и наша человеческая воинственность имеет глубокие эволюционные корни и потому не может быть преодолена. Эволюционные корни она, скорее всего, действительно имеет (книга 2, глава 5; ниже мы еще вернемся к этой теме), но это вовсе не делает ее непреодолимой. Ведь человеческое поведение – результат не только биологической, но и культурной эволюции; эти два процесса у рода *Homo* с давних пор тесно переплетены (книга 2, глава 3; глава 12 здесь). Если общество выработает соответствующие моральные нормы и институты, то мрачное биологическое наследие вполне может быть если не искоренено, то в достаточной мере подавлено и обуздано. И потом, миролюбивые, сексуальные и демократичные бонобо являются нашими родственниками ровно в той же степени, что и воинственные, склонные к построению жестких “вертикалей власти” шимпанзе. Так на чье же наследие мы станем ориентироваться? Осмысленный выбор за нами[41].

Еще одно важное исследование, результаты которого были опубликованы в 2017 году, пролило несколько неожиданный свет на роль нейропептида окситоцина в агрессивном поведении наших ближайших родичей (*Samuni et al.,* 2017).

О роли окситоцина в регуляции поведения млекопитающих, включая человека, рассказано во второй книге (главы 3 и 5). Напомним, что, похоже, у всех млекопитающих окситоцин стимулирует заботу о потомстве. Например, если девственной крысе ввести в мозг окситоцин, она начинает заботиться о чужих крысятах, которые в норме ей безразличны. Если же у крысы-матери блокировать окситоциновые рецепторы, она перестает заботиться о своих детенышах. Окситоцин, по-видимому, подавляет чувство страха, что способствует эффективной родительской заботе, например бесстрашной защите любимого детеныша от опасного хищника (книга 2, глава 3, раздел “Нейрохимия личных отношений”).

У видов, ведущих социальный образ жизни или формирующих устойчивые брачные пары, окситоциновая

система регуляции родительской привязанности, судя по всему, неоднократно кооптировалась для обслуживания дружеских[42] взаимодействий и супружеской привязанности.

В последние годы стали появляться данные, показывающие, что у наших предков окситоциновая система, по всей видимости, была привлечена для обслуживания еще одной функции – парохиальности, то есть хорошего отношения к своим в противовес чужакам (книга 2, глава 5, раздел “Окситоцин и парохиальность”). Парохиальность – один из механизмов выживания социальных животных в условиях острой межгрупповой конкуренции. По-видимому, у людей в ситуации межгрупповой вражды окситоцин способствует доброму отношению только к тем, кого мы считаем своими, а по отношению к чужакам он может стимулировать враждебные действия, правда, скорее оборонительные, чем наступательные, хотя грань тут бывает очень зыбкой (*De Dreu et al.,* 2012; *De Dreu,* 2016).

Эти данные хорошо согласуются с гипотезой сопряженной эволюции парохиального альтруизма и войн у наших предков. Согласно этой гипотезе, в условиях чрезвычайно острой межгрупповой вражды повышенная склонность к внутригрупповой кооперации и альтруизму развивалась в неразрывной связке с ксенофобией (книга 2, глава 5).

Для наших ближайших родственников шимпанзе (но не для наших столь же близких родственников бонобо), как мы уяснили из предыдущего исследования, характерна ярко выраженная парохиальность. Она проявляется в более частых нападениях на чужаков, чем на членов своего коллектива. Если соображения о связи между окситоцином, внутригрупповой сплоченностью и враждебностью к чужакам верны, то следует ожидать, что межгрупповые конфликты у шимпанзе должны сопровождаться усиленным выделением окситоцина нейронами гипоталамуса. Ведь сплоченность группы повышает шансы на успех в борьбе с внешними врагами, и если такая борьба происходит постоянно, а окситоцин повышает сплоченность, то отбор должен способствовать усиленному производству окситоцина в контексте межгруппового конфликта.

Германские антропологи решили проверить, так ли это, на примере двух враждующих сообществ диких шимпанзе в национальном парке Тай в Кот-д’Ивуаре (*Samuni et al.,* 2017). У тамошних шимпанзе, по сравнению с другими популяциями, в

межгрупповых стычках дело редко доходит до убийства (см. рис. 9.10). Но все же они регулярно патрулируют границы своих территорий и по-честному дерутся с членами соседних групп. Может быть, относительно низкий уровень риска является причиной того, что в парке Тай в рейдах по патрулированию границ и в драках активно участвуют самки (даже обремененные грудными детенышами), тогда как в популяциях с высоким уровнем кровопролитности воюют в основном самцы. Или, наоборот, женское участие снижает кровопролитность конфликтов?

Еще одна особенность шимпанзе из парка Тай состоит в том, что они давно привыкли к присутствию антропологов и уже не обращают на них внимания. Это позволило ученым следовать за обезьянами буквально по пятам, снимая все их действия на видео и оперативно собирая пробы мочи с опавшей листвы при помощи пластиковых пипеток. Эти пробы замораживались и отправлялись в Европу для определения уровня окситоцина. В научной литературе существуют разногласия по поводу того, насколько точно уровень окситоцина в моче отражает его концентрацию в мозге. Окситоцин, производимый нейронами некоторых участков (ядер) гипоталамуса, попадает, с одной стороны, в кровь и затем в мочу, с другой – работает нейромодулятором в мозге, влияя на функционирование отделов, связанных с системой внутреннего подкрепления, социальным поведением и привязанностями. На сегодняшний день большинство специалистов склоняется к тому, что уровень окситоцина в моче служит адекватной мерой концентрации окситоцина в мозге. Если происходит какое-то событие, способствующее выбросу окситоцина, то его уровень в моче повышается через 15 минут после события и остается повышенным около часа. Исследователи, конечно, учитывали это при анализе данных.

Наблюдения и сбор проб проводились в 2013–2015 годах. В общей сложности было отснято около 4500 часов наблюдений и собрано 482 пробы мочи от 20 индивидов (по 5 самцов и 5 самок из каждого сообщества).

Для начала ученые проверили гипотезу о том, что межгрупповой конфликт стимулирует внутригрупповую сплоченность. Для этого они подсчитали случаи, когда какой-нибудь индивид “дезертировал”, то есть покидал свою компанию во время межгрупповых конфликтов (к конфликтам относили как групповое патрулирование границ, так и

собственно драки с чужаками), и когда особь отходила от коллектива в мирных обстоятельствах. Контрольные наблюдения (мирные) были проведены таким образом, чтобы они максимально точно соответствовали наблюдениям, проведенным во время конфликтов, как по продолжительности, так и по числу обезьян, попадающих в поле зрения камер.

Оказалось, что во время боевых действий обезьяны втрое реже покидают свою группу, чем в спокойной обстановке. Между патрулированием и собственно дракой по этому показателю различий не обнаружилось: в обеих ситуациях случаи дезертирства были немногочисленны. Дополнительные расчеты показали, что дело тут не в близости границ участка: если компания обезьян находится на краю своей территории, но занимается мирными делами, а не патрулированием, то особи свободно уходят и возвращаются. Когда же начинается боевой рейд (а начинается он с весьма специфического группового поведения[43]), сплоченность группы резко возрастает. Исследователи отмечают со ссылками на психологическую литературу, что повышенная сплоченность и дружеские чувства по отношению к своим характерны и для человеческих солдат, отправляющихся в атаку.

Результаты анализа уровня окситоцина в моче показаны на рисунке 9.11. Оказалось, что участие в военных действиях сопровождается повышением уровня окситоцина. Это справедливо как для патрулирования, не закончившегося дракой, так и для драк, причем между этими двумя вариантами разницы не обнаружилось. Аффилиативные проявления во время подготовки к рейду (объятия, груминг, коллективные игры) не оказывают значимого влияния на уровень окситоцина – тот подскакивает у бойцов независимо от того, обнимались ли они с товарищами перед выходом в рейд или нет (две правых позиции на рис. 9.11). В мирное время уровень окситоцина у обезьян значительно ниже – и тоже вне зависимости от наблюдаемых проявлений дружбы, таких как груминг (две левых позиции). Ранее уже было показано, что груминг у шимпанзе сам по себе не ведет к повышению уровня окситоцина – здесь все зависит от социального контекста и, наверное, от “истинных чувств”, которые трудно измерить. Однако известно, что окситоцин у шимпанзе повышается, когда они делятся с сородичами пищей – и потому такие случаи в данном исследовании исключались из рассмотрения.

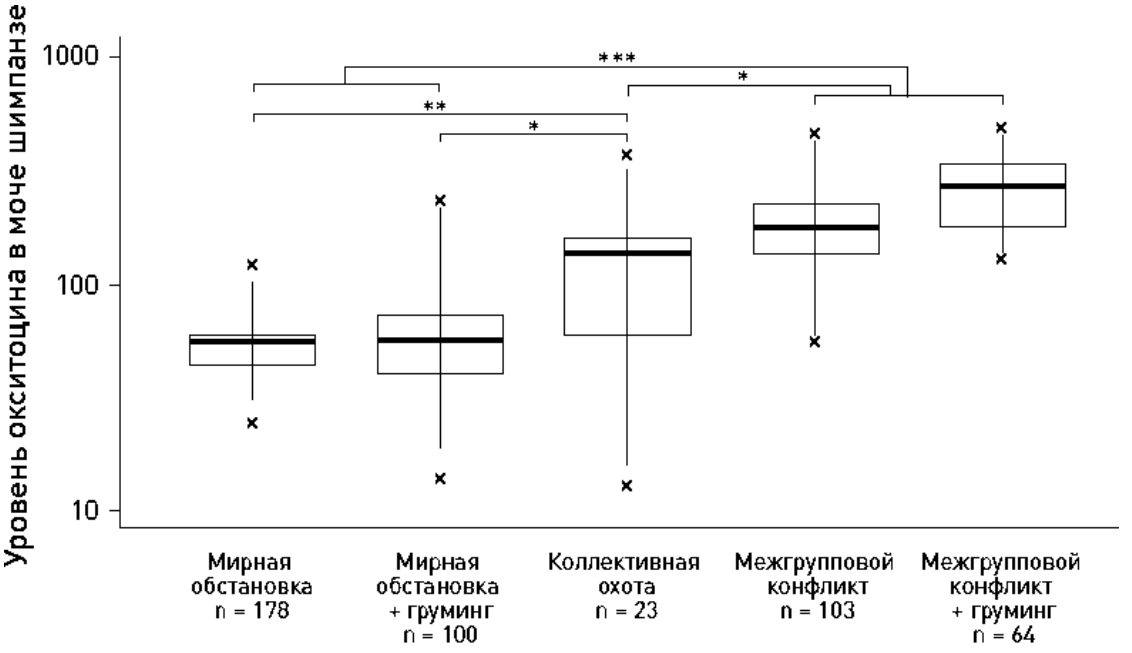


Рис. 9.11. *Уровень окситоцина (в условных единицах) в моче шимпанзе в пяти ситуациях, слева направо:* 1*) мирная обстановка, обезьяна не участвует в груминге или иных проявлениях дружбы;* 2*) мирная обстановка, обезьяна участвует в продолжительном (не менее* 10 *минут за* 90-*минутный период наблюдения) коллективном груминге;* 3*) коллективная охота на мелких обезьян;* 4*) межгрупповой конфликт без предшествующего участия в аффилиативных действиях, таких как груминг или игра;* 5*) межгрупповой конфликт с предшествующим участием в аффилиативных действиях. Показаны медианные значения (черные горизонтальные линии), квартили (прямоугольники), перцентили (*2,5 *и* 97,5 *%, вертикальные линии), минимумы и максимумы (крестики). По рисунку из* Samuni et al., 2017.

В качестве дополнительного контроля рассматривалась коллективная охота на мелких обезьян – поведение, требующее координации групповых действий, но не связанное с риском и враждебностью к чужакам. Оказалось, что у охотников концентрация окситоцина повышается, но не так сильно, как у участников боевых рейдов (третья позиция на рис. 9.11). При этом такие факторы, как пол обезьяны, ее социальный статус, число особей в группе и близость границ участка, не влияют на уровень окситоцина.

Полученные результаты согласуются с предположением о том, что окситоцин усиленно вырабатывается во время

коллективных действий, боевых или охотничьих. Он способствует координации групповых действий, которые необходимы как для охоты, так и для успешной защиты территории от воинственных соседей. При этом угроза со стороны чужаков, даже только предполагаемая, как в случае рейдов, не приведших к столкновению, сильнее активирует окситоциновую систему по сравнению с охотой на безобидных колобусов.

Кроме того, выяснилось, что у шимпанзе, участвовавших в патрулировании, а перед этим – в коллективном груминге, уровень окситоцина был повышен еще до того, как начались вопли, беготня и объятия, связанные непосредственно с инициацией рейда. Это стало ясно из сравнения их с обезьянами, которые участвовали в груминге, но в рейд не пошли. Иными словами, если у шимпанзе, участвующего в коллективном груминге в мирной обстановке, измерить уровень окситоцина, то по результатам анализа можно с известной точностью предсказать, пойдет ли данная обезьяна в ближайшем будущем в боевой поход. Похоже, на войну идут те, кого переполняет любовь к сородичам. Ранее у шимпанзе было обнаружено такое же “предваряющее” повышение уровня тестостерона перед межгрупповыми конфликтами (*Sobolewski et al.,* 2012).

Таким образом, окситоцин у шимпанзе, по-видимому, является не столько “гормоном любви и дружбы”, сколько “гормоном любви, дружбы, координации коллективных действий и войны”. Исследование показало, что нейрофизиологические основы человеческого парохиального альтруизма, возможно, сформировались уже у общего предка человека и шимпанзе, то есть раньше, чем предполагалось до сих пор. Впрочем, пока нельзя утверждать, что полученные результаты в полной мере приложимы к человеку. Брать пробы мочи у воюющих людей, следуя за ними по пятам с видеокамерами и пипетками, куда труднее, чем у воюющих шимпанзе. Но антропологи наверняка что-нибудь придумают.

В продолжение разговора о войнах и убийствах упомянем еще об одном любопытном исследовании, которое было посвящено поиску истоков человеческой жестокости и агрессивности. Вопрос этот, надо сказать, обсуждается уже не первое тысячелетие. Одни мыслители, подобно философу

Томасу Гоббсу, полагали, что люди агрессивны и жестоки по самой своей природе. Другие думали, что люди от природы добродетельны, но цивилизация их портит (образ “благородного дикаря”), третьи – что все определяется культурой и воспитанием, а от природы люди не хороши и не плохи (концепция “чистого листа”).

Данные, накопленные современной наукой, в том числе психогенетикой (книга 2, глава 3), позволяют уверенно утверждать, что истина где-то посередине. Агрессивность, безусловно, зависит от культуры и среды, но она имеет также и генетическую составляющую, что проявляется в высокой наследуемости индивидуальных различий по уровню агрессии у многих млекопитающих, включая человека. А если признак имеет ненулевую наследуемость и при этом ненулевое значение для выживания и успешного размножения, то он просто по определению не может не эволюционировать под действием отбора.

Хосе Мария Гомес с факультета экологии Гранадского университета и его коллеги попытались реконструировать эволюционную историю летальной (то есть приводящей к гибели сородичей) внутривидовой агрессии у млекопитающих (*Gómez et al.,* 2016). Для этого они собрали максимально подробные данные по летальной агрессии у 1024 видов, относящихся к 137 семействам (80 % всех семейств млекопитающих). Уровень летальной агрессии оценивался как число убийств, совершенных сородичами (представителями того же вида), выраженное в процентах от общего числа задокументированных смертей. Сюда входит инфантицид[44], каннибализм, межгрупповые стычки с летальным исходом и все прочие виды убийства сородичей. В итоге получилась внушительная сводка, содержащая данные более чем о четырех миллионах смертей у млекопитающих.

Убийства себе подобных отмечены почти у 40 % исследованных видов. Однако средний уровень летальной агрессии, характерный для млекопитающих, невелик: 0,3 ± 0,19 % (три убийства на тысячу смертей). Таким образом, летальная агрессия у млекопитающих – явление, с одной стороны, нечастое, с другой – встречающееся у значительного числа видов. Но это если данные по всем видам усреднить. Интересны в данном случае отклонения от среднего. У каких-то видов летальная агрессия повышена, а у каких-то вообще отсутствует – с чем это связано?

Первым делом исследователи проверили, имеется ли в данных по летальной агрессии “филогенетический сигнал”. Иными словами, они оценили, имеют ли родственные виды сходный уровень агрессии, или же агрессивность распределена по эволюционному дереву хаотично. Оказалось, что филогенетический сигнал есть, хотя и не очень сильный. Это значит, что агрессивность, с одной стороны, наследуется в череде происходящих друг от друга видов, с другой – может быстро меняться в отдельных ветвях. Например, в одних больших группах (таких как киты, рукокрылые и зайцеобразные) летальная агрессия встречается очень редко, а в других (приматы, некоторые семейства хищных) она вполне обычна. Но при этом встречаются случаи, когда два близкородственных вида имеют контрастно различающиеся уровни агрессии. Один из самых ярких примеров такого контраста – жестокие шимпанзе и миролюбивые бонобо.

Наличие в данных по агрессии значимого филогенетического сигнала позволило рассчитать для каждого вида (а также для глубоких ветвей и узлов дерева) “филогенетически ожидаемый” уровень агрессии. То есть оценить, каким должен быть этот уровень, исходя из положения данного вида на эволюционном дереве. Для подобных реконструкций существуют специально разработанные статистические методы и компьютерные программы.

Главный вопрос, конечно, в том, насколько надежны и информативны полученные оценки “эволюционно ожидаемого” уровня агрессивности. Проверить это в данном случае довольно просто: нужно для каждого вида взять ожидаемую величину агрессивности (которая вычисляется без учета реальных цифр по данному виду) и сравнить ее с эмпирически установленной. Проверка показала, что для 63 % видов эмпирический уровень летальной агрессии находится внутри 95-процентных доверительных интервалов для вычисленной ожидаемой величины. Иными словами, зная только позицию вида на эволюционном дереве, но ничего не зная о его реальных обстоятельствах, можно для 2/3 видов с приемлемой точностью предсказать уровень внутривидовой агрессивности. Не так уж плохо для признака, который многими по сей день считается исключительно средовым, а не врожденным.

Ученые также обнаружили, что на уровень летальной агрессии влияют, помимо эволюционного наследия, еще два параметра: социальность и территориальность. И то и другое

способствует повышенной агрессии. Это вполне естественно: жизнь в группе сама по себе создает предпосылки для конфликтов, а если группа еще и охраняет свою территорию от других подобных групп, вероятность кровопролития дополнительно повышается.

Самыми агрессивными млекопитающими оказались сурикаты: 19,4 убийства на каждые 100 смертей.

Люди, как выяснилось, принадлежат к эволюционной ветви с чуть ли не самыми древними традициями убийства себе подобных. Для *Homo sapiens* ожидаемый уровень летальной агрессии, вычисленный на основе нашего положения на эволюционном дереве, составляет 2,0 ± 0,02 % (два убийства на 100 смертей). В ведущей к нам эволюционной линии уровень агрессии постепенно повышался. У последнего общего предка всех млекопитающих он составлял около 0,3 %, такой же уровень характерен и для общего предка всех плацентарных. Поднимаемся выше по эволюционному дереву: у общего предка приматов с их ближайшей сестринской группой, включающей грызунов с зайцами, уровень агрессии увеличился до 1,1 %. Еще выше располагается общий предок приматов, тупай и шерстокрылов (группа, объединяющая этих зверей, называется Euarchonta) – здесь уровень агрессии поднимается до 2,3 %. Этот показатель немного снизился у последнего общего предка человекообразных обезьян (1,8 %) и, наконец, слегка увеличился у предков человека (2,0 %). У шимпанзе агрессия выросла до 4,49 %, а у бонобо – снизилась до 0,68 %. По последним двум видам здесь приведены не ожидаемые, а эмпирические значения, что накладывает некоторые ограничения на прямое сравнение чисел.

Разумеется, первое, что хочется сделать, глядя на эти цифры, – это сравнить вычисленную ожидаемую величину летальной агрессии у *H. sapiens* (2 %) с реальными данными по палеолиту или по современным племенам охотников-собирателей. Ученые попытались решить эту задачу, собрав из литературных источников внушительный массив данных по летальной агрессии у человека, охватывающий почти 600 человеческих популяций от палеолита (древнейшие из учтенных археологических находок имеют возраст 50 тыс. лет) до современности.

Информации в итоге набралось много, однако она крайне разнородна по своему характеру, полноте и достоверности. К

тому же при сборе подобных данных и их систематизации невозможно полностью избежать субъективности. Например, в данных по неандертальцам, использованных авторами в качестве вспомогательных при оценке эволюционно ожидаемого уровня агрессивности нашего вида, материал из пещеры Эль-Сидрон (книга 1, глава 5, раздел “Людоеды”) учтен как 12 ненасильственных смертей, потому что, дескать, данные по каннибализму у неандертальцев спорны и могут быть интерпретированы по-разному. Так же авторы поступили и с другими находками неандертальцев, съеденных соплеменниками, – и в итоге неандертальцы получились у них исключительно миролюбивым видом приматов. Поэтому делать слишком детальные выводы на основе приводимых авторами данных рискованно. Общая же картина получилась (со всеми этими оговорками) следующая.

Для палеолитических (начиная с 50 тыс. лет назад) и более поздних человеческих популяций вплоть до конца бронзового века (3200 лет назад по хронологии, используемой авторами) уровень летальной агрессии у людей не демонстрирует статистически значимых отличий от эволюционно ожидаемого уровня в 2 %. То есть наши предки были кровожадны ровно настолько, насколько эту кровожадность предопределяло их эволюционное наследие. В железном веке и в Средние века летальная агрессия резко превысила ожидаемый уровень – вплоть до 15–30 %, с очень большим межпопуляционным разбросом. В Новое время (500–100 лет назад) она снизилась до значений, достоверно меньших эволюционно обусловленного уровня, – до 0,14 % по данным письменных источников. Правда, по археологическим данным за тот же период значение получилось другое – 2,4 %. Для последних 100 лет, опираясь только на письменные источники, авторы приводят значение 1,3 %.

У авторов также получилось, что современные группы охотников-собирателей, судя по имеющимся этнографическим данным, характеризуются очень высоким уровнем летальной агрессии: 10,3 % для мелких групп, 3,9 % для более крупных племен. Однако для доисторических сообществ того же типа авторы приводят, на основании археологических данных, совсем другие значения: 3,3 и 3,6 % соответственно. То ли дожившие до наших дней охотники-собиратели действительно стали кровожаднее своих палеолитических коллег (что может быть, например, следствием контактов с более продвинутыми

социумами, знакомства с их оружием и так далее), то ли в исходных данных что-то не так[45].

Но все же исследование довольно убедительно показало, что склонность людей к убийству себе подобных отчасти унаследована от далеких предков. Мы принадлежим к одной из самых агрессивных ветвей класса млекопитающих, а это что-нибудь да значит. Вероятно, дело тут не только или даже не столько в эволюционно обусловленной психологической склонности к убийству, сколько в эволюционно обусловленных особенностях образа жизни, способствующих агрессивному поведению, таких как чрезвычайно сильно развитая социальность.

Кроме того, исследование показало, что эволюционное наследие – это вовсе не приговор. Во-первых, последний общий предок шимпанзе и бонобо, живший 2 млн лет назад, имел такую же “эволюционно обусловленную” агрессивность, что и первые *H. sapiens*, однако один из потомков этого предка стал агрессивным шимпанзе, а другой – мирным бонобо. Во-вторых, степень летальной агрессии у людей резко менялась в разные эпохи и в разных типах общества, то превышая в несколько раз ожидаемый уровень, то опускаясь, как в современную эпоху, до обнадеживающе низких значений. Культурные и социальные факторы, несомненно, могут самым радикальным образом модифицировать и направлять наше поведение, либо стимулируя, либо подавляя эволюционно обусловленные предрасположенности.

Глава 10
Социальность и интеллект

Согласно *гипотезе социального интеллекта*, увеличение мозга в эволюции приматов вообще и гоминид в частности было неразрывно связано с общественным образом жизни. У приматов между особями в группе формируются сложные взаимоотношения и личные связи, которые у других животных, как правило, бывают только между матерью и детенышами, реже (у моногамных видов) – между брачными партнерами. Для поддержания этих отношений общественному примату необходимо понимать поступки и мотивы соплеменников, а это крайне сложная и ресурсоемкая вычислительная задача. Ведь соплеменники, чье поведение нужно научиться моделировать у себя в голове, сами являются высокоорганизованными приматами со сложным поведением, которые тоже пытаются вас смоделировать. Это еще больше усложняет дело: не просто “я понимаю, что ты думаешь”, а “я понимаю, что ты думаешь, что я думаю”. Если статус и репродуктивный успех особи начинают зависеть от ее социального интеллекта, в сообществах может запуститься эволюционная гонка вооружений, которая будет вести к увеличению мозга в череде поколений. Теория социального интеллекта подтверждается положительными корреляциями между размером мозга (или его наиболее эволюционно молодой части – неокортекса) у приматов, а иногда также у хищных, копытных и китообразных с различными показателями сложности общественных отношений. К таким показателям относят размер группы, наличие устойчивых семейных связей, частоту образования коалиций, частоту случаев тактического обмана и социального обучения. Мы подробно рассказали о теории социального интеллекта во второй книге (глава 4). К этому необходимо добавить несколько важных фактов и идей, получивших экспериментальную поддержку в последние годы.

“Социальный мозг” – древний комплекс нейронных сетей

Одна из важных идей, укрепившихся в последние годы, – это представление о большой древности и эволюционной консервативности тех участков мозга позвоночных, которые отвечают за социальное поведение. Эти данные помогают осознать, что взаимоотношения с сородичами, социальная жизнь – вовсе не позднейшая надстройка над неким более древним и более важным базисом, таким как поиск пищи или убегание от хищников. Социальное поведение – ничуть не менее фундаментальная и древняя функция нервной системы. Задним числом это кажется, пожалуй, даже очевидным. Никогда не бывало животного-одиночки, будь то муха, червяк или синий кит, которому вовсе не приходилось бы хоть как-то взаимодействовать с сородичами: брачными партнерами, родителями, детенышами, соседями и конкурентами.

Исследования последних лет показали, что у костистых рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих социальное поведение (включая агрессию, брачное поведение и заботу о потомстве) контролируется фактически *одним и тем же комплексом отделов мозга*. Этот комплекс называют “нейронной сетью социального поведения”. В ее работе важную роль играют стероидные половые гормоны (андрогены, эстрогены) и нейропептиды, в том числе окситоцин, вазопрессин и их гомологи (книга 2, глава 3, раздел “Нейрохимия личных отношений”). Сеть социального поведения тесно связана с системой внутреннего подкрепления, задача которой – отличать, образно говоря, что для меня сейчас хорошо, а что плохо, и сообщать о результатах другим отделам мозга при помощи нейромедиатора дофамина. Вместе эти два нейронных контура (социального поведения и внутреннего подкрепления) образуют *систему принятия социальных решений* (СПСР).

Самое удивительное свойство СПСР – ее эволюционный консерватизм, то есть крайне медленный темп эволюционных изменений. На первый взгляд, это противоречит тому громадному многообразию форм социального поведения, которое наблюдается у позвоночных. Хотя, с другой стороны, базовые социально ориентированные задачи у всех

позвоночных схожи: привлечь хороших половых партнеров, одолеть конкурентов, повысить свой социальный статус, вырастить побольше здоровых потомков… Это фундаментальное сходство жизненных устремлений, вероятно, и создает предпосылки для развития более или менее универсальных социально ориентированных нейронных структур в ходе эволюции. Та нейронная сеть, которая сформировалась еще у доисторических рыб – общих предков современных лучеперых рыб и наземных позвоночных, – очевидно, оказалась достаточно универсальной, чтобы в ходе дальнейшей эволюции ее не пришлось в корне перестраивать (впрочем, радикальные перестройки вообще даются эволюции нелегко, ее главный конек – бесконечные мелкие доделки и модификации того, что есть).

Постепенно исследователям стало ясно, что даже очень небольших модификаций отдельных компонентов сети СПСР часто оказывается достаточно для значительного изменения социального поведения (*Goodson,* 2005). Иногда, конечно, может развиться и нечто принципиально новое. Скажем, у млекопитающих значительную часть социальных функций взяла на себя префронтальная кора, которой нет у других позвоночных. Именно поэтому, кстати, префронтальная кора не рассматривалась в исследовании, о котором сейчас пойдет речь.

В 2012 году Лорен О'Коннелл и Ханс Хофманн из Техасского университета в Остине решили выяснить, была ли СПСР так же консервативна на уровне генной экспрессии, как и на уровне структуры. Для этого они проанализировали опубликованные результаты 152 исследований, в которых изучалась активность генов в разных участках сети СПСР у разных позвоночных (*O'Connell, Hofmann,* 2012). Ученые сконцентрировались на десяти генных продуктах, особенно важных для принятия социальных решений. Первые шесть – это рецепторы, а оставшиеся четыре – ферменты, необходимые для синтеза сигнальных веществ, воспринимаемых этими рецепторами, или сами сигнальные вещества. Итак, изучались дофаминовый рецептор первого типа; эстрогеновый рецептор; андрогеновый рецептор; прогестероновый рецептор; вазопрессиновый рецептор; окситоциновый рецептор; тирозингидроксилаза (фермент, необходимый для синтеза дофамина); аргинин-вазопрессин, чаще для краткости называемый просто вазопрессином; окситоцин; ароматаза (фермент, отвечающий за синтез эстрогенов).

Имеющихся данных пока недостаточно, чтобы сравнивать активность соответствующих генов количественно, поэтому анализ проводился на качественном уровне. Для каждой группы позвоночных и для каждого отдела сети СПСР ученые пытались выяснить, в каком состоянии находится каждый из десяти генов: включенном или выключенном (“экспрессия есть” или “экспрессия отсутствует”).

Распределение генной экспрессии по отделам сети СПСР оказалось сходным у всех изученных групп. Наиболее консервативен рисунок экспрессии рецепторов. Почти у всех исследованных видов позвоночных все шесть рецепторов экспрессируются во всех или почти всех отделах сети СПСР.

Экспрессия генов, связанных с производством сигнальных веществ, более изменчива. Самые значительные изменения произошли при отделении предков лучеперых рыб от предков лопастеперых и тетрапод (наземных позвоночных), а также при расхождении линий птиц и чешуйчатых рептилий (последние были представлены змеями и ящерицами).

Рыбы отличаются от других позвоночных тем, что синтез тирозингидроксилазы происходит у них в большем числе отделов. В центральном сером веществе, латеральной перегородке, прилежащем ядре и стриатуме экспрессия тирозингидроксилазы зарегистрирована только у рыб[46].

У ящериц и змей окситоцин производится в вентральном паллидуме и вентромедиальном гипоталамусе, где у других позвоночных ген окситоцина выключен. Отличительной особенностью млекопитающих является отсутствие экспрессии вазопрессинового и андрогенового рецепторов в полосатом теле. Кроме того, андрогеновый рецептор у млекопитающих обычно не экспрессируется в центральном сером веществе и прилежащем ядре.

Крайне консервативный профиль экспрессии характерен для преоптической области гипоталамуса – там у всех групп работают все десять генов. Единообразно работают гены также и в вентральной области покрышки – в ней у всех позвоночных выключены гены окситоцина и вазопрессина, остальные восемь включены. Наибольшая эволюционная пластичность характерна для полосатого тела – в этом отделе мозга нейрохимический профиль менялся в ходе эволюции сильнее всего. Как рассказано выше (см. раздел “Нейрохимическая гипотеза происхождения человека” в главе 9), уровень дофамина и

ацетилхолина в полосатом теле у разных приматов сильно различается, причем эти различия, скорее всего, напрямую связаны с особенностями социального поведения.

Можно заключить, что “сеть принятия социальных решений” у позвоночных оказалась консервативной не только на структурном, но и на нейрохимическом уровне. Все эволюционные изменения социального поведения у позвоночных осуществлялись, по-видимому, за счет относительно небольших изменений соответствующих нейронных сетей. При этом распределение сигнальных веществ – нейромедиаторов – менялось быстрее, чем распределение рецепторов, реагирующих на эти нейромедиаторы.

Коррелирует ли размер мозга с социальным интеллектом?

Если мозг у наших предков рос в первую очередь для решения когнитивных задач, связанных с социальной жизнью, то логично предположить, что у современных людей размер мозга тоже коррелирует с социально ориентированными умственными способностями. Впрочем, это не обязательно должно быть так – хотя бы потому, что рост среднего объема мозга у *Homo sapiens* давно прекратился, и даже, по некоторым данным, в последние 10–40 тыс. лет наметилась тенденция к его уменьшению. Это значит, что если на наших предков раньше и действовал ведущий к увеличению мозга отбор на социальный интеллект, то сейчас его действие то ли прекратилось, то ли уравновесилось другими факторами, направленными в обратную сторону, то ли по каким-то причинам перестало стимулировать рост мозга. Тем не менее обнаружение подобной корреляции стало бы весомым аргументом в пользу гипотезы социального мозга.

Иногда какие-нибудь отважные ученые, не боящиеся браться за неполиткорректную тему (не секрет, что в последние годы изучать биологические основы различий между людьми по когнитивным способностям становится все рискованнее), пытаются найти такую корреляцию. Порой эти попытки вроде бы оказываются удачными, порой нет. Например, в 2011 году венгерские психологи и нейробиологи сопоставили размеры разных отделов мозга с развитостью такой психологической черты, как социабельность, или общительность (*Horváth et al.,* 2011). Для этой характеристики существуют стандартные, многократно испытанные тесты, а ее осмысленность и информативность подтверждена факторным анализом и другими сложными математическими методами. Здесь необходимо пояснить, что дискуссия о выборе универсальной системы координат для анализа индивидуальных психических различий (личностных характеристик) давно уже ведется психологами не на уровне общих рассуждений, а на основе изощренной математики. По итогам многолетних исследований наибольшую поддержку получила пятифакторная модель – так называемая *большая пятерка*. В нее входят следующие пять базовых психологических характеристик (или измерений): экстраверсия, доброжелательность, добросовестность,

невротизм и открытость новому опыту. Важно помнить, что это не более чем условные названия пяти комплексных характеристик, вычисляемых по сложным формулам на основе результатов анкетирования. Общеупотребительные значения этих понятий лишь приблизительно отражают смысл пяти измерений этой модели. Параллельно с “большой пятеркой” существует ряд других моделей, тоже достаточно хорошо обоснованных, но, по-видимому, приложимых к менее широкому кругу исследовательских задач.

Ранее уже были предприняты безуспешные попытки найти корреляцию между размером мозга и экстраверсией – характеристикой, которая, с одной стороны, входит в состав “большой пятерки”, а с другой стороны, отчасти отражает социальный интеллект. Однако параметр “экстраверсия” учитывает и показатели, не имеющие к социальному интеллекту прямого отношения.

Поэтому ученые решили использовать другую комплексную психологическую характеристику – социабельность. Она не входит в “большую пятерку”, но зато входит в другую, тоже вполне респектабельную модель – альтернативную пятерку Цукермана (*Zuckerman,* 2002). Считается, что модель Цукермана более биологична и в большей степени ориентирована на задачи психогенетики и эволюционной психологии. Забегая вперед, заметим, что результаты обсуждаемой работы подтверждают это мнение. Параметр “социабельность” учитывает такие показатели, как количество друзей, проводимое с ними время, частота выходов в свет, участие в коллективных затеях, непереносимость социальной изоляции.

В исследовании приняли участие 25 добровольцев (7 женщин, 18 мужчин). Социабельность оценивали при помощи стандартного опросника, размеры отделов мозга – при помощи магнитно-резонансной томографии и стандартного программного обеспечения, разработанного для этой задачи. По отдельности оценивался объем конечного мозга, неокортекса, левой и правой лобной и височной долей (потому что именно в них находятся основные центры, связанные с социальным интеллектом). При обработке данных использовались поправки на рост и возраст, а также другие процедуры, предназначенные для оценки достоверности результатов.

Оказалось, что социабельность положительно коррелирует с объемом всех перечисленных отделов мозга. Корреляция с объемом лобных долей оказалась менее четкой, чем с объемом височных долей, неокортекса и всего конечного мозга. При раздельном рассмотрении мужчин и женщин положительные корреляции сохраняются, но перестают быть статистически значимыми – скорее всего, из-за маленького размера выборки.

Полученные результаты можно рассматривать как дополнительное подтверждение гипотезы социального интеллекта, согласно которой сложные социальные отношения были важным стимулом для увеличения мозга в эволюции наших предков. Главная слабость этого и других подобных исследований – в малом числе участников. Кроме того, исследование не дает ответа на вопрос о причинах и следствиях. Теоретически здесь возможны три варианта: 1) большой мозг, наряду с другими факторами, способствует повышенной общительности; 2) общительные люди активнее тренируют социально ориентированные мозговые центры, что ведет к их увеличению; 3) какой-то третий фактор схожим образом влияет и на социабельность, и на объем мозга. Эти варианты не являются взаимоисключающими: возможны любые переходы и комбинации.

Подобные исследования проводятся не только на людях, но и на других социальных животных. Ниже мы рассмотрим несколько примеров таких работ.

Птицам нужен большой мозг, чтобы выживать в городе и общаться с многочисленными сородичами

В 2011 году шведские ученые собрали и проанализировали данные о птицах, гнездящихся в городах Центральной Европы (*Maklakov et al.,* 2011). Исследователи хотели понять, как влияет размер мозга на способность птиц селиться в городах. Этот вопрос имеет и практическое, и теоретическое значение. Практика в данном случае увязывается с проблемами охраны биоразнообразия на фоне быстро растущих городских площадей. Теоретический смысл поставленной задачи примыкает к вопросу об эволюционном значении большого мозга. Кому-то кажется более важным первый аспект, ну а нам, конечно, второй. Итак, есть ли связь между размером мозга у птиц и их способностью адаптироваться к городской среде?

Шведские специалисты показали, что такая связь есть. В качестве базовой выборки ученые взяли воробьиных, населяющих Центральную Европу. Воробьиные – наиболее массовый отряд птиц, хорошо изученный с точки зрения и биологии, и экологии, с разработанной филогенией. Из биологических характеристик понадобились данные об относительном размере мозга, а из экологических – о месте гнездовий в городах и дикой природе. Филогенетические построения нужны для рассмотрения гипотез о связи эволюционного происхождения с размером мозга и способностью жить в городах.

Были учтены данные по 82 видам воробьиных из 22 семейств. Каждый вид был отнесен к одной из двух категорий – городской или сельский. Городскими считались виды, которые могут успешно выводить птенцов в центре города. Если же птицы гнездятся только за городом или на окраинах, то их относили к условным сельским жителям, предпочитающим свои исконные местообитания.

Оказалось, что относительный размер мозга у городских жителей в среднем выше, чем у сельских. Сопоставление с филогенией на уровне семейств показало, что увеличение мозга связано не с родством, а именно с местом жительства. Если в семействе много городских видов, то и средний размер мозга в

нем будет больше (по сравнению с семействами с низкой долей городских видов). Однако жизнь в городе является более хорошим предиктором размера мозга, чем принадлежность к тому или иному семейству. Иными словами, для успешной адаптации к городу важно иметь собственный крупный мозг, а не принадлежать к более мозговитому (в среднем) семейству.

Ясно, что увеличение мозга у городских птиц не может быть результатом отбора на адаптацию к городу. Ведь городская среда появилась недавно, и к тому же у большинства “городских” видов воробьиных реально проживает в городах лишь небольшая часть особей. Поэтому морфологическая эволюция, связанная с адаптацией к городу, вряд ли имеет отношение к выявленной закономерности. Нет, перед нами результат определенной предрасположенности более мозговитых пернатых к городским условиям. Чем крупнее мозг, тем проще птице освоить новую среду обитания. Птицы с маленьким мозгом не смогли столь же успешно внедриться в новую, порой враждебную, среду и воспользоваться ее преимуществами – прежде всего богатой кормовой базой.

Здесь на примере птиц мы видим подтверждение того, что большой мозг нужен позвоночным животным, чтобы успешно вписываться в новые места, справляться с новыми обстоятельствами и использовать себе на пользу нестандартные условия, а еще что города стали именно таким эволюционным предложением – привлекательным, но сложным (предъявляющим высокие требования к когнитивным способностям).

Птицы – удобный объект для подобных исследований. Для млекопитающих, пожалуй, не наберется хорошей статистики (не так уж много видов млекопитающих освоилось в городах), а у “низших” позвоночных и беспозвоночных стратегии адаптации к городской среде могут оказаться совсем другими, не имеющими отношения к сообразительности.

Гипотезу о связи интеллекта с социальностью тоже пытались проверить на птицах, оценивая уровень социальности по размеру групп. Хотя надо признать, что способность жить в большом коллективе – не единственный возможный показатель развитости социального интеллекта. Например, в ряде работ было показано, что размер мозга у птиц коррелирует не столько с размером групп, сколько с формированием устойчивых брачных пар. Что ж, поддержание стабильных отношений в

семье – тоже важная социальная задача (и весьма ресурсоемкая, по-видимому).

Чтобы лучше разобраться в сложных взаимосвязях социальности и интеллекта, необходимы данные по внутривидовой изменчивости этих показателей. Такие данные удалось получить австралийским и британским орнитологам, работавшим с вороной-свистуном, или черноспинной певчей вороной, – *Gymnorhina tibicen dorsalis* (*Ashton et al.,* 2018).

Эти птицы формируют устойчивые группы, различающиеся по размеру, имеют иерархию доминирования и практикуют коллективную оборону территории и кооперативное родительство (помогают друг другу выращивать птенцов).

В течение четырех лет (с 2013 по 2016 год) ученые наблюдали за 14 группами ворон в парковой зоне Гилдфорда – пригорода Перта (Западная Австралия). Птицы привыкли к людям и были индивидуально помечены (окольцованы). Группы различались по размеру: в самой маленькой было всего три вороны, в самой большой – 12 взрослых особей. За время наблюдений не было замечено переходов ворон из одной группы в другую, что подтверждает мнение о стабильности вороньих коллективов.

Чтобы оценить умственные способности ворон, им предлагали четыре типа задач:

1) Тест на *тормозной контроль*, то есть на способность подавлять первый “естественный” позыв, если он не рационален. Для этого приманку накрывали прозрачной пластиковой крышкой, открытой с боков, но непроницаемой со стороны птицы. Правильное решение заключалось в том, чтобы зайти сбоку и достать приманку, неправильное – долбить клювом по пластику. Считалось, что птица справилась с заданием, если она принимала правильное решение три раза подряд. И чем меньше ей для этого понадобилось обучающих попыток, тем лучше результат.

2) Тест на ассоциативное обучение. Птица должна была понять, что еда всегда находится под крышкой определенного цвета.

3) Тест на переучивание. После того как птица усваивала, что еду нужно искать под крышкой одного цвета,

экспериментаторы начинали накрывать приманку крышкой другого цвета и смотрели, как быстро птица переучится.

4) Тест на пространственную память. Птица должна была запомнить, в какой из восьми закрытых лунок находится еда.

Удалось протестировать в общей сложности 56 птиц. Тесты проводили в естественной для птиц обстановке, улучая момент, когда интересующая исследователей особь находилась как минимум в десяти метрах от сородичей, чтобы те ее не отвлекали и не вмешивались в процесс. Во всех четырех тестах наилучшие результаты показали вороны из больших групп (рис. 10.1).

На всякий случай ученые повторили тестирование, предложив птицам такие же по смыслу, но иначе оформленные задачки. Результаты получились те же, причем птицы, хорошо выступившие в первой серии тестов, успешно справились и со второй, и наоборот.

Статистический анализ показал, что успешность решения разных задач строго скоррелирована: птицы, хорошо справляющиеся с задачами одного типа, быстрее решают также и задачи других типов. Эта корреляция позволяет говорить уже не просто о способностях к решению каких-то конкретных задач, а о некой общей сообразительности, или *общем интеллекте* (его еще называют фактором G)[47]. Для его количественной оценки ученые использовали метод главных компонент. Оказалось, что результаты всех четырех тестов вносят вклад в первую главную компоненту (PC1), которая отражает 64,6 % общей вариабельности по успешности прохождения тестов (это очень много по сравнению с аналогичными результатами у других видов животных), и поэтому PC1 можно рассматривать как количественную меру интеллекта ворон. Лучшим предиктором этой меры опять-таки оказался размер группы.

Затем ученые решили выяснить, как меняются когнитивные показатели с возрастом. Для этого были протестированы молодые птицы, научившиеся летать 100, 200 и 300 дней назад. Как и следовало ожидать, с возрастом птицы умнеют, но этот процесс идет быстрее в больших группах. У самых молодых, “100-дневных”, птиц еще не прослеживается связи между размером группы и успешностью решения задач. Более того, в

этом возрасте нет и корреляции между успешностью выполнения разных заданий, то есть нет оснований говорить об “общем интеллекте”. Но уже через 200 дней после начала взрослой жизни обе корреляции (между успешностью решения разных задач и между сообразительностью и размером группы) четко прослеживаются.

Таким образом, жизнь в большом коллективе коррелирует с умственным развитием. Чтобы доказать, что речь идет о причинно-следственной связи, а не просто о корреляции, опосредованной каким-то третьим фактором, нужно ставить дополнительные эксперименты – например, искусственно менять численность групп и смотреть, как это скажется на умственном развитии птенцов. Этого исследователи не сделали. Зато они проверили несколько альтернативных возможностей. Например, предположили, что в больших группах птицы вырастают более умными, потому что их лучше кормят. Эта гипотеза не подтвердилась: птенцы в больших и маленьких группах получают примерно одинаковое количество пищи. Сообразительность не коррелирует ни с размером птицы, ни с тем, как ее кормили, когда она была птенцом. Еще одна интересная возможность: вороны объединяются в группы по сходству умственных способностей, то есть умные пристраиваются к умным, а глупые – к глупым. Также можно предположить, что в больших группах оказывается больше умных индивидов чисто случайно, просто потому, что группы большие. Но эти гипотезы плохо согласуются с количественным распределением умных и глупых особей, которое оказалось разным в больших и малых группах. В малых группах присутствуют особи с самыми разными способностями, а в больших – почти исключительно умные.

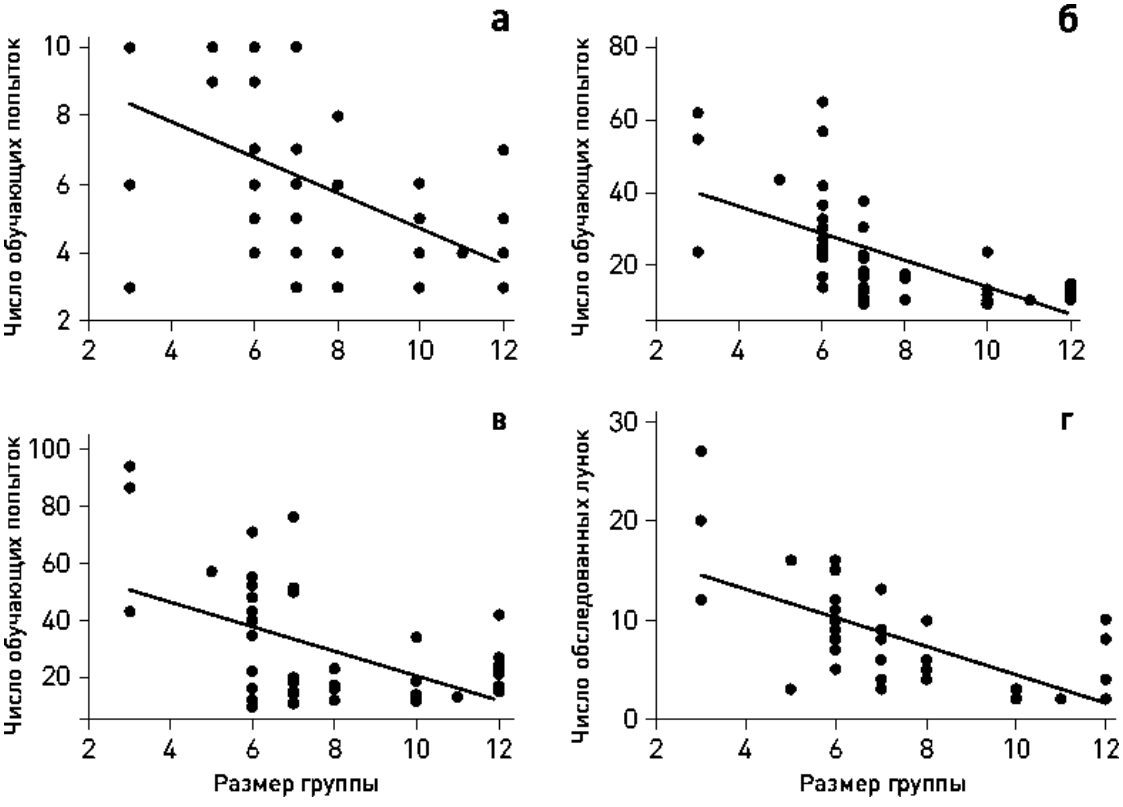


Рис. 10.1. *Зависимость когнитивных способностей ворон от размера группы. Проводились тесты на тормозной контроль (*а*), на ассоциативное обучение (*б*), на переучивание (*в*) и на пространственную память (*г*). Каждая точка соответствует результату, показанному одной птицей в одном тесте. По горизонтальной оси – размер группы, к которой принадлежит исследуемая ворона. По вертикальной – число обучающих попыток, сделанных птицей до того, как она наконец справилась с задачей (*а—в*), или число обследованных лунок (*г*). Таким образом, во всех четырех случаях результат тем лучше, чем меньше значение по вертикальной оси. Видно, что успешность птиц во всех тестах положительно коррелирует с размером группы. По рисунку из* Ashton et al., 2018.

Самое правдоподобное объяснение полученных результатов состоит в том, что жизнь в большой группе ставит перед воронами сложные когнитивные задачи, связанные в том числе и с социальными отношениями. А это способствует интеллектуальному развитию. Наверняка важную роль здесь играет и социальное обучение (см. главы 11 и 12): в больших коллективах есть чему и у кого поучиться. Большее количество

выученных навыков, в свою очередь, повышает шансы на успешное решение новых задач.

Практически все признаки зависят отчасти от среды, отчасти от генов, и интеллект – не исключение. В больших группах вороны в среднем быстрее набираются ума, чем в малых, но при этом во всех группах, особенно в маленьких, сохраняется изменчивость по интеллекту. Это значит, что в одной и той же среде кто-то развивает свой интеллект быстрее, кто-то медленнее. Это наверняка в какой-то степени зависит от генов, что делает возможной эволюцию умственных способностей под действием отбора (книга 2, глава 3).

Чтобы выяснить, подвергается ли отбору вороний интеллект, исследователи сопоставили сообразительность самок с их приспособленностью (репродуктивным успехом). Самцов с этой точки зрения не изучали, потому что у австралийских ворон-свистунов семейные отношения достаточно сложны, самцы часто заводят птенцов на стороне, спариваясь с самками из других групп, и поэтому измерить репродуктивный успех самок намного проще, чем самцов.

В качестве меры репродуктивного успеха самок использовали два показателя: среднее число высиженных кладок и среднее число выживших (то есть доживших до перехода к самостоятельной жизни) птенцов за год. Как выяснилось, оба показателя положительно коррелируют с сообразительностью самки. Эти эффекты не зависят от размера группы. Иначе говоря, умные самки лучше размножаются.

Механизм положительного влияния когнитивных способностей на репродуктивный успех самок ворон пока неясен. Удалось лишь показать, что интеллект самки не коррелирует с количеством пищи, которую она приносит своим птенцам. Впрочем, не исключено, что он коррелирует с ее качеством: возможно, умные самки таскают детям более полезную, питательную или разнообразную еду. Или, может быть, умные самки выращивают больше птенцов, потому что обеспечивают им лучшие условия для развития, в том числе путем налаживания хороших отношений с сородичами. Еще одна возможность состоит в том, что птенцам умных самок помогает выжить их собственная сообразительность, унаследованная от матерей (или навыки, приобретенные от матери в результате социального обучения).

Положительная связь между сообразительностью самки и ее репродуктивным успехом в принципе могла бы быть *причиной* того, что в больших группах вороны умнее. Может быть, дело просто в том, что группы, где много умных особей, производят больше потомков и поэтому быстрее наращивают свою численность. По мнению исследователей, это маловероятно в силу двух обстоятельств. Во-первых, численность каждой группы остается практически неизменной из года в год. Большие группы, где много умных особей, производят больше потомков, но “лишняя” молодежь разлетается. Во-вторых, самцы постоянно заводят романы на стороне, обеспечивая эффективное перемешивание групповых генофондов, и поэтому между группами не должно быть существенных генетических различий, в том числе и по “генам интеллекта”. Скорее всего, птицы из маленьких групп глупее не из-за генов, а из-за среды, то есть из-за отсутствия подходящих социальных условий для интеллектуального роста.

Конечно, для глобальных и окончательных выводов о связи социальности с интеллектом имеющихся данных пока недостаточно. Нужно провести еще много подобных исследований. Но все же полученные результаты – веский аргумент в пользу того, что жизнь в больших коллективах способствует интеллектуальному развитию по крайней мере у некоторых птиц. Кроме того, это один из немногих случаев, когда удалось четко показать *положительную связь между когнитивными способностями и репродуктивным успехом в природной популяции животных*. Почему таких данных мало? Вряд ли из-за того, что интеллект на самом деле не очень-то коррелирует с приспособленностью. Просто у диких животных в природных условиях измерить одновременно и сообразительность, и репродуктивный успех весьма и весьма непросто (*Morand-Ferron et al.,* 2016).

Но если интеллект поддерживается отбором, то возникает естественный вопрос: почему вороны (и другие животные) не становятся постепенно все более разумными?

Во-первых, очень может быть, что становятся, хоть и не быстро. С этим согласуется общая тенденция к увеличению мозга, прослеживающаяся, судя по палеонтологическим данным, во многих линиях наземных позвоночных. Во-вторых, интеллект – дорогое удовольствие: трудно стать умнее, не увеличивая мозг, а нервная ткань потребляет много калорий. У птиц к этому добавляются ограничения, связанные с массой

тела, ведь любые лишние граммы затрудняют полет. В-третьих, достаточно сильный отбор в пользу более умных особей, по-видимому, возможен лишь при соблюдении определенных условий (одним из которых, но не единственным, является высокоразвитая социальность). Мы поговорим об этом подробнее в главе 12, где постараемся понять, почему именно у наших предков, плейстоценовых *Homo*, так сильно усложнилось поведение и увеличился мозг.

А у ос – наоборот!

На самом деле, конечно, “все сложнее и не так однозначно”, как любят писать комментаторы в соцсетях под любыми сообщениями о результатах научных исследований, ошибочно полагая, что высказывают что-то умное и оригинальное. В действительности связь между когнитивными способностями, размером мозга и социальным поведением вовсе не обязана всегда быть положительной. Иногда она может оказаться отрицательной, и это тоже будет вполне логично. Например, легко себе представить, что в развитом обществе, где все функции поделены, жизненные ситуации предсказуемы, а решения большинства возникающих задач заранее известны, у индивидов появляется возможность сэкономить на мозгах. Это, кстати, тоже подкрепляется кое-какими “птичьими” данными: например, у дятлов жизнь в стабильных социальных группах коррелирует с уменьшенным объемом мозга (*Fedorova et al.,* 2017).

Что-то похожее, по-видимому, наблюдается у некоторых общественных насекомых.

В 2015 году биологи из Дрексельского университета (Филадельфия, США) сравнили относительные размеры частей центральной нервной системы[48] у видов двух близких групп настоящих ос (семейство Vespidae): у бумажных ос, Polistinae, и одиночных ос, Eumeninae (*O’Donnell et al.,* 2015). К первым относятся общественные виды, а вторые, как следует из названия, живут поодиночке. Сравнение должно было показать, имеется ли корреляция между общественным образом жизни и размерами каких-то частей осиного мозга.

Ученые взяли 180 самок из 29 видов. Шесть видов представляли одиночных ос, остальные – общественных. Общественных видов взяли больше, потому что нужно было изучить изменчивость мозга в зависимости от параметров общественной организации. Один из таких параметров – кастовость. Она может выражаться неодинаково: у одних видов это различия только в размерах и физиологии, у других – в морфологии и поведении, а у третьих касты вообще не выражены, хотя живут такие осы семьями. Кроме того, важно было оценить влияние численности колоний на размер мозга.

Все это вместе потребовало более обширной информации по общественным видам, чем по одиночным.

Для каждой особи были сделаны срезы мозга (последовательные серии, позволяющие оценить его объем и структуру), подсчитаны суммарный объем мозга и размеры отдельных его частей: грибовидных тел, оптических и медуллярных пластинок (вместе составляющих оптические доли) и дейтоцеребрума, заключающего в себе обонятельные области.

Что же выяснилось, когда все расчеты были выполнены? Во-первых, общий размер мозга мало связан с социальностью. Также не коррелируют с социальностью и размеры отдельных частей мозга, кроме одной – грибовидных тел. У одиночных ос чашечки грибовидных тел были примерно в полтора раза больше, чем у общественных (рис. 10.2). Грибовидные тела интегрируют и анализируют информацию от сенсорных систем насекомого; в грибовидных телах локализуется долговременная память, они отвечают за обучение. Это мини-аналог неокортекса млекопитающих. И именно эта часть мозга общественных ос оказалась уменьшенной, а не увеличенной, как можно было ожидать.

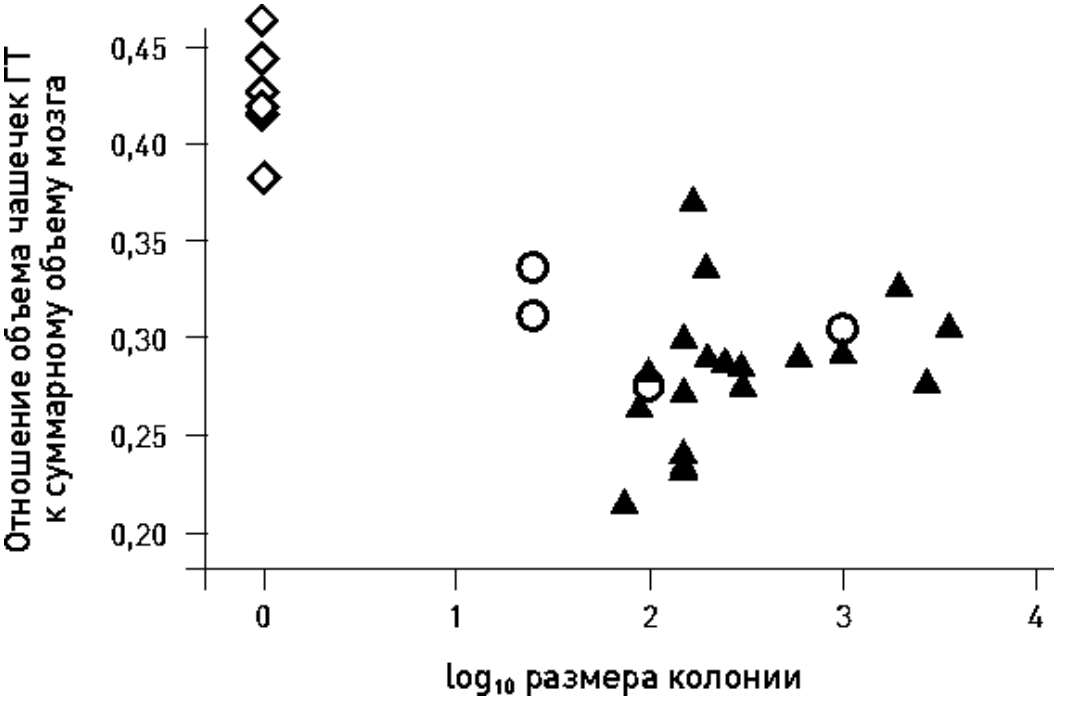


Рис. 10.2. *Зависимость размера чашечек грибовидных тел (ГТ) у ос от размера колоний. По горизонтальной оси отложен десятичный логарифм размера колоний, ноль соответствует*

одиночным осам (отмечены ромбиками). Кружками отмечены виды с одной самкой-основательницей, треугольниками – виды, образующие рой при размножении колоний. По рисунку из O'Donnell et al., 2015.

Кастовые различия, как бы они ни выражались, а также различия в способах размножения колоний не связаны с размером грибовидных тел. На него влияет только сам по себе общественный образ жизни: стоит осам тем или иным способом перейти к социальности, как их высший аналитический центр съеживается.

Ученые предполагают, что общественный образ жизни позволяет разделить когнитивные функции между членами колонии. В этом случае пропадает необходимость поддерживать энергоемкий орган каждому члену группы. Возможно, общественные осы больше полагаются на распределенный "коллективный разум", чем на индивидуальную сообразительность особей.

Это исследование лишний раз демонстрирует, что связь социальности и развития мозга не следует понимать слишком односторонне. Социальность может порождать факторы, способствующие уменьшению мозга (такие как распределение когнитивных функций), наряду с факторами, способствующими его увеличению. Какая из тенденций окажется сильнее, зависит от множества нюансов. Например, очевидно, что к общественным осам едва ли приложимы некоторые гипотезы, предложенные для объяснения положительной связи между социальностью и размером мозга у позвоночных, – такие как гипотеза макиавеллиевского интеллекта (книга 2, глава 4) или культурного драйва (о котором пойдет речь в главе 12). Осы не интригуют, как обезьяны, заключая друг с другом выгодные альянсы ради повышения своего статуса, не склонны обманывать сородичей в своих корыстных интересах, да и о наличии у ос полезного культурного багажа (комплекса навыков, передающихся путем социального обучения) практически ничего не известно. Осы по сравнению с высшими позвоночными больше полагаются на инстинкты, "прописанные в генах", чем на обучение; их социальное поведение в целом, по-видимому, менее пластично и более жестко детерминировано генами и средой. Все это помогает понять, почему у

общественных ос грибовидные тела оказались меньше, чем у одиночных.

В какой мере тенденция к распределению когнитивных функций выражена у общественных млекопитающих, пока толком не известно. Также непонятно, насколько она доминирует среди других общественных насекомых. У муравьев, например, есть четкие кастовые различия по размеру грибовидных тел: у рабочих особей, выполняющих множество сложных действий и обладающих хорошими способностями к обучению, грибовидные тела крупнее, чем у репродуктивной касты – размножающихся самок и самцов, чьи жизненные задачи намного проще.

В любом случае ясно, что прямое перенесение данных по эволюции центральной нервной системы у общественных насекомых на социальных позвоночных, в том числе человека, вряд ли будет продуктивным. Эволюция социальности у позвоночных и насекомых шла разными путями, по-разному сказываясь на мозге и когнитивных функциях.

Связь размера мозга и социальности у обезьян

Данные по нечеловеческим приматам в целом неплохо согласуются с идеей о том, что жизнь в больших, сложно организованных коллективах, где между особями складывается запутанная система личных отношений, была важным стимулом для развития мозга в эволюции обезьян, включая и предков человека.

В частности, широко известны пионерские работы британского антрополога Робина Данбара, который обнаружил у обезьян положительную корреляцию между характерным для данного вида размером социальной группы и относительным размером неокортекса. На этом основании Данбар даже пытался предсказать размеры групп вымерших гоминид – австралопитеков, хабилисов и так далее, опираясь на известные размеры их эндокранов (книга 2, глава 4).

Что показали дальнейшие исследования? Разумеется, то, что всегда показывают дальнейшие исследования: “все сложнее и не так однозначно”. Это настолько строгая закономерность, что даже скучно: если вы видите пионерскую работу с яркими результатами, будьте уверены – дальнейшие исследования обязательно покажут, что “все сложнее”.

Мы уже знаем, что у современных людей размер некоторых отделов мозга положительно коррелирует с общительностью, которую можно оценивать как по результатам специальных психологических тестов, так и просто по количеству друзей и знакомых (хотя этот вывод основан, как мы помним, на маленькой выборке и не может считаться окончательным, см. раздел “Коррелирует ли размер мозга с социальным интеллектом?” выше).

На обезьянах были получены похожие результаты, например, в исследовании, проведенном в 2011 году британскими нейробиологами на макаках-резусах (*Sallet et al.,* 2011).

Теория социального мозга предсказывает, что жизнь в большом коллективе должна повышать нагрузку на определенные отделы коры. Следовательно, в этих отделах может возрасти объем серого вещества. Ведь объем серого

вещества (он отражает размер тел нервных клеток), как и объем мышечной ткани, от постоянных тренировок может увеличиться. А может и не увеличиться – если теория надуманна.

Предположение проверили следующим образом. Взяли молодых (четырехлетних) обезьян и на год поместили их в новые коллективы разного размера (от 1 до 7 особей в группе). Размер группы, в которую попала та или иная обезьяна, не зависел ни от особенностей ее характера, ни от того, в какой группе она жила до начала эксперимента. А через год при помощи магнитно-резонансной томографии у этих уже пообвыкшихся в новом коллективе животных оценили объем серого вещества в разных отделах мозга.

Результаты совпали с теоретическими ожиданиями, основанными на теории социального мозга. У обезьян, живших в больших группах, объем серого вещества в нескольких отделах мозга к концу эксперимента оказался больше, чем у обезьян, живших в маленьких группах. Обратного эффекта, то есть меньшего объема серого вещества у обезьян из больших групп по сравнению с обезьянами из маленьких групп, ни в одном участке мозга замечено не было.

Наиболее сильная положительная корреляция между размером группы и объемом серого вещества характерна для нескольких участков височной доли неокортекса: середины верхней височной борозды, ростральной части верхней височной извилины, нижней височной извилины и височного полюса. Увеличение коллектива обезьян на одну особь (в пределах исследованного диапазона, то есть от одной особи до семи) приводит к увеличению объема серого вещества в этих отделах мозга в среднем на 5,42 %.

Перечисленные отделы мозга как у макак, так и у людей участвуют в восприятии лиц и жестов (верхняя височная борозда), в распознавании звуковых сигналов и хранении семантической памяти (верхняя височная извилина); повреждение височного полюса у макак ведет к нарушению эмоциональных реакций. Так что увеличение объема серого вещества в этих отделах, вероятно, отражает повышенную потребность в анализе мимики, жестов и звуковых сигналов многочисленных соплеменников.

У макак, живших в больших группах, увеличилась также амигдала – отдел мозга, играющий важную роль в

эмоциональной регуляции поведения. У людей тоже выявлена положительная корреляция между размером круга общения (социальной сети, в которую вовлечен человек) и объемом амигдалы, однако для людей не удалось выяснить, где тут причина, а где следствие. Эксперимент на макаках показал, что причинно-следственная связь здесь имеется и что направлена она от размера коллектива к размеру амигдалы. Что, впрочем, не исключает существования связи, направленной в обратную сторону – от размера амигдалы к количеству особей, с которыми данный индивид взаимодействует.

Размер группы у подопытных макак положительно коррелировал также с объемом ростральной части префронтальной коры. У людей эта часть мозга (вместе с верхней височной бороздой и некоторыми другими участками) играет ключевую роль в оценке намерений других людей и прогнозировании их реакций, то есть в том, что называют “теорией ума” или “моделью психического состояния другой особи” (*theory of mind*). Скорее всего, у макак ростральная префронтальная кора выполняет сходные функции. Некоторые приматологи сомневаются, что у макак есть полноценная “теория ума”, но макаки, по крайней мере, могут предугадывать поступки соплеменников на основе того, что те видят или не видят. А это уже важный шаг на пути к приобретению данной способности. Например, известны эксперименты, когда обезьяны намеренно обманывали друг друга. Если одной обезьяне показать, где спрятана вкусная еда, скажем банан, то она в присутствии высокоранговой особи будет вести себя так, будто ни о каком банане не знает. И подойдет к тайнику только тогда, когда останется в одиночестве. Она своим поведением обманывает высокоранговую особь, предугадывая ее поведение, ведь та с большой вероятностью отберет припрятанное угощение. А если усложнить дело, спрятав огурец и банан (последний, очевидно, предпочтительнее), то обезьяна будет всем своим поведением, взглядами или движениями, подводить высокоранговую товарку к огурцу. Получается, что обманщица ведет себя в соответствии с построенной моделью поведения соплеменницы (*Whiten, Byrne,* 1988). Между прочим, данных по “тактическому обману” у разных видов приматов накоплено довольно много. Анализ этих данных еще в 2004 году показал, что частота случаев обмана у обезьян положительно коррелирует с объемом неокортекса (*Byrne, Corp,* 2004).

Логично предположить, что увеличенный объем серого вещества в участках мозга, связанных с социальными отношениями, способствует более результативному социальному поведению. У макак хорошей мерой этой результативности является социальный статус, или ранг, занимаемый особью в группе. Показано, что у самцов макак социальный ранг зависит от способности к формированию коалиций, которая, в свою очередь, определяется умением поддерживать товарищеские отношения с другими самцами. Ученые оценили социальный ранг 11 подопытных самцов (9 из которых жили в группах из 4 или 5 обезьян) по количеству побед в конфронтациях с соплеменниками. Оказалось, что общественное положение этих самцов положительно коррелировало с объемом серого вещества в ростральной префронтальной коре и нижней височной извилине. Таким образом, предсказания теории социального интеллекта снова подтвердились.

Исследователи также обнаружили, что у обезьян из больших коллективов повышена корреляция между уровнями активности верхней височной борозды и передней части поясной извилины. Последний отдел у макак, как и у людей, отвечает за оценку социально значимой информации, получаемой от соплеменников. Повышенная согласованность также отмечена в работе верхней височной борозды и тех участков мозга, из которых в нее приходит зрительная информация. Таким образом, с ростом коллектива не только увеличивается объем некоторых участков мозга, но и растет степень скоординированности их работы.

Исследование показало, что увеличение объема социально ориентированных отделов мозга может быть не только причиной (или базисом) участия индивида в сложной сети общественных взаимоотношений, но и следствием такого участия. Эти отделы можно натренировать подобно мышцам, а конечным результатом такой тренировки может стать рост общественного статуса индивида.

Все подобные исследования основаны на понимании того, что мозг позвоночных в целом имеет мозаичную (модульную) структуру: он состоит из множества довольно-таки специализированных отделов, различающихся как анатомически, так и функционально. Если в ходе эволюции общий объем мозга увеличивается или уменьшается, то пропорции его частей имеют обыкновение меняться

предсказуемым образом (см. раздел “Опережающее развитие ассоциативных сетей” в главе 9). Это свидетельствует о неких онтогенетических или функциональных ограничениях, не позволяющих отделам мозга совсем уж произвольно менять свои пропорции. Однако на этом фоне все же существует значительная межвидовая (а также межродовая, межсемейственная и так далее) изменчивость по относительным размерам отделов мозга (*Barton, Harvey,* 2000).

Предполагается, что эта изменчивость во многом связана с адаптацией к различным условиям существования. Например, если мы видим, что у первых млекопитающих по сравнению с их предками цинодонтами (группа зверозубых ящеров) резко увеличились отделы мозга, связанные с обонянием и осязанием, то логично предположить, что это было напрямую связано с переходом к ночному образу жизни[49]. Среди примеров такого рода – положительная корреляция между богатством песенного репертуара и относительным объемом вокального центра у певчих птиц (*Devoogd et al.,* 1993) и увеличенный гиппокамп у пернатых, запасающих пищу впрок (*Krebs,* 1990). Также широко известно исследование, в котором изучались лондонские таксисты, вынужденные профессионально ориентироваться в одном из самых сложных для автомобилистов городов мира. Выяснилось, что у них заметно увеличена задняя часть гиппокампа по сравнению с людьми других профессий (*Maguire et al.,* 2000), хотя в этом случае речь идет о пластических изменениях, то есть о результатах тренировки, а не эволюции.

В пределах отряда приматов изменчивость размера и пропорций мозга чрезвычайно высока – и столь же изменчивы экологические и социальные характеристики. Поэтому на приматах удобно смотреть, какие части мозга связаны с теми или иными экологическими и социальными адаптациями. В 2019 году американские приматологи сопоставили имеющиеся литературные данные по анатомии мозга приматов с несколькими социальными и экологическими факторами, а именно с диетой, ночным или дневным образом жизни и со сложностью социальной организации (*DeCasien, Higham,* 2019). Вид *Homo sapiens* был исключен из рассмотрения, поскольку он слишком резко отличается от остальных приматов как по строению мозга, так и по социоэкологическим особенностям.

В исследовании было учтено больше видов приматов и больше отделов мозга, чем в прежних публикациях на эту тему:

33 отдела мозга, для каждого из которых нашлись данные по 17–58 видам приматов. Учитывалось все, что удалось найти в литературе, так что информация для каждой комбинации “отдел мозга / вид” включала сведения по десяткам особей. Для внесения поправок на родство видов (чтобы минимизировать влияние так называемой филогенетической инерции[50]) использовались новейшие уточненные эволюционные деревья.

Качество диеты оценивалось двумя альтернативными способами. В первом случае использовалось простейшее бинарное деление: всеядные и плодоядные виды относили к группе с “высококалорийной диетой”, а питание листьями считалось “низкокалорийной диетой”. Второй подход основан на вычислении *индекса качества питания*, который для приматов традиционно рассчитывают по формуле $1s + 2r + 3{,}5a$, где s – доля структурных частей растений, r – доля репродуктивных частей растений, a – доля животной пищи в рационе. Оба подхода дали практически одинаковые результаты.

Сложность социальной организации тоже оценивалась двумя альтернативными способами – либо по среднему размеру группы, либо путем разделения всех видов на три категории: одиночки, живущие парами и живущие группами. Это тоже, как выяснилось, мало влияет на результаты.

Получилось, что обонятельные отделы мозга относительно крупнее у полуобезьян (Strepsirrhines) по сравнению с обезьянами (Haplorrhines), у видов с высококалорийной диетой, у ночных видов и живущих большими группами (рис. 10.3). Любопытно, что у последних по сравнению с видами, живущими парами или поодиночке, увеличены только дополнительные обонятельные луковицы, связанные с вомероназальным органом и восприятием социально значимых химических сигналов (феромонов), но не основные обонятельные луковицы, отвечающие за обычное обоняние. Это косвенно свидетельствует о важной роли химической коммуникации у социальных приматов, живущих большими группами (но не у моногамных видов и одиночек).

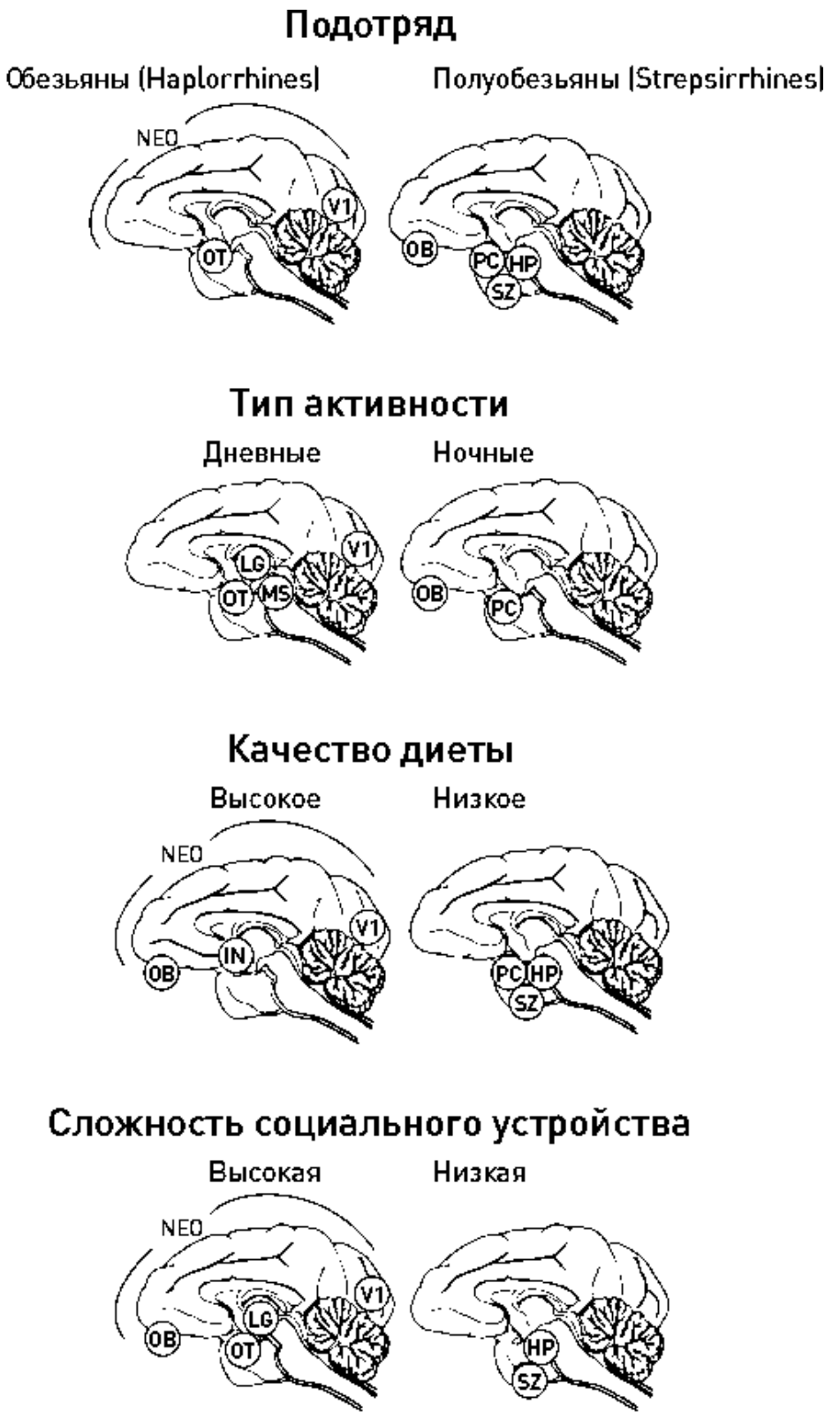


Рис. 10.3. *Относительные размеры отделов мозга у приматов в зависимости от подотряда (Haplorrhines или Strepsirrhines) и социоэкологических факторов. Отмечены отделы мозга, относительно более крупные у данной группы по сравнению с другой: связанные со зрением (OT – зрительный*

*тракт, V*1 *– первичная зрительная кора, LG – латеральное коленчатое тело таламуса, MS – средний мозг), с обонянием (OB – обонятельные луковицы), со вкусовым восприятием (IN – островок) и с пространственным мышлением (HP – гиппокамп, PC – палеокортекс, SZ – так называемый шизокортекс, включающий энторинальную кору и ряд других областей, тесно связанных с гиппокампом). Отдельно показан неокортекс (NEO), относительный объем которого увеличен у обезьян (по сравнению с полуобезьянами) и у видов со сложной социальной жизнью и высококачественной диетой (всеядных и плодоядных). По рисунку из* DeCasien, Higham, 2019.

Зрительные отделы относительно крупнее у обезьян по сравнению с полуобезьянами, у дневных и сумеречных видов по сравнению с ночными, а также у видов с высококалорийной диетой и у живущих большими группами. Последний факт косвенно свидетельствует о важной роли визуальных сигналов в социальной жизни приматов.

Объем серого вещества в островковой коре оказался относительно больше у плодоядных по сравнению с листоядными, что может быть связано с улучшенным вкусовым восприятием, поскольку плодоядным приматам важно отличать на вкус спелые, сладкие фрукты от незрелых (ну а про листоедов и так понятно, что они не гурманы).

Относительный объем неокортекса больше у обезьян по сравнению с полуобезьянами, а также у видов, живущих большими группами, и у видов, потребляющих высококалорийную пищу. При этом калорийность диеты оказалась не менее, а даже чуть более надежным предиктором объема неокортекса, чем размер группы.

Отделы мозга, связанные с пространственным мышлением (это прежде всего гиппокамп и ряд прилегающих областей), относительно сильнее развиты у полуобезьян, а также у видов с низкокалорийной диетой и простой социальной организацией. Может быть, дело в том, что для высокосоциальных приматов, перемещающихся с места на место вместе с сородичами и живущих бок о бок с потенциальными половыми партнерами, не так критично умение ориентироваться в пространстве.

Некоторые подкорковые структуры и отделы ствола мозга (полосатое тело, бледный шар, таламус, гипоталамус, мозжечок, продолговатый мозг) относительно крупнее у полуобезьян. У

видов с простой социальной структурой тоже сильнее развиты таламус, гипоталамус, мозжечок и продолговатый мозг, а также миндалевидные тела. Качество диеты положительно коррелирует с объемом субталамического ядра и отрицательно – с объемом мозжечка, гипоталамуса, эпиталамуса и продолговатого мозга.

Эти результаты в целом подтверждают идею о мозаичном характере эволюции мозга у приматов и о том, что особенности образа жизни, от которых зависит интенсивность отбора на те или иные сенсорные и когнитивные функции, могут приводить к изменению пропорций отделов мозга в ходе эволюции. Особенно хорошо это видно на примере зрительных и обонятельных отделов, относительные размеры которых явно зависят от того, насколько важную роль в жизни вида играют зрение или обоняние соответственно[51].

Тот факт, что высококалорийная диета, по-видимому, влияет на относительный объем неокортекса чуть ли не сильнее, чем сложность социальной организации, на первый взгляд, не очень хорошо согласуется с идеей о ведущей роли социальности в прогрессивном развитии мозга у приматов. Собственно, авторы исследования именно так и интерпретировали этот результат, полагая, что он ставит под сомнение теорию социального мозга.

Однако природа обнаруженной связи между диетой и объемом неокортекса может быть разной. С одной стороны, добывание высококалорийной пищи действительно может способствовать отбору на сообразительность. С другой стороны, хорошее питание *ослабляет энергетические ограничения на рост неокортекса*. То есть, возможно, оно не столько стимулирует эволюционный рост неокортекса напрямую, порождая отбор на когнитивные способности, сколько “разрешает” неокортексу увеличиться для выполнения иных, в том числе социальных, функций (книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”, подраздел “Мозг, мясо и огонь”). А еще нужно помнить, что на свете живет очень много разных животных – и чем они только не питаются, однако мало кто достиг столь же впечатляющих когнитивных успехов, как обезьяны, тем более как человек. Вряд ли наши предки отрастили себе такой огромный мозг *только* потому, что предпочитали труднодобываемые деликатесы вроде мяса крупных животных в африканской саванне. Специфические пищевые предпочтения могли быть одним из важных факторов

антропогенеза, но сами по себе они еще не дают положительной обратной связи в развитии мозга и когнитивных способностей, о которой говорилось выше.

Глава 11
Социальное обучение и культурные традиции

Многим кажется совершенно очевидным, что главная причина небывалого успеха гоминид из рода *Homo*, заселивших весь мир и создавших искусство, земледелие и космические корабли, кроется в нашем могучем интеллекте. Но интеллект – понятие многогранное и довольно расплывчатое. Иногда его определяют как способность справляться с новыми проблемами, для которых у особи нет готового (ранее выученного или унаследованного) решения. Причем справляться нужно не методом проб и ошибок (так и одноклеточные умеют), а за счет понимания и просчитывания ситуации, то есть путем создания адекватных мысленных моделей тех или иных аспектов окружающего мира. Некоторые исследователи, однако, сомневаются, что люди так уж сильно превосходят других животных по своей врожденной способности к такому моделированию и по изобретательности. Маленькие дети, например, существенно превосходят орангутанов и шимпанзе только в решении социальных задач, а с физическими задачами справляются не лучше обезьян (книга 2, глава 4, раздел “Ключевое различие найдено?”). Но, даже если рассматривать не интеллект вообще, а только социальный интеллект, пространство возможностей все равно остается очень широким. Какими именно аспектами социальной жизни наших предков был порожден сильный и длительный отбор на увеличение мозга? Может быть, мозг развивался ради макиавеллиевских хитростей, помогавших особям без прямого насилия повышать свой статус в группе, привлекая половых партнеров и получая эксклюзивный доступ к дефицитным ресурсам? Или ради способностей к кооперации, слаженным коллективным действиям, обузданию эгоистических порывов во имя общего блага, выявлению и наказанию обманщиков-“фрирайдеров”? Или, может быть, ради способностей к социальному обучению, которые, достигнув определенного уровня совершенства, создали предпосылки для старта культурной эволюции? Все перечисленные варианты предполагают умение моделировать психику других особей, их мотивы и намерения (то, что в англоязычной литературе

называют *theory of mind*). Но какой из них ближе к истине? В последние годы некоторые антропологи, этологи, психологи и эволюционисты-теоретики стали склоняться к последнему варианту (“мозг для социального обучения и культуры”). Мы тоже за годы, прошедшие с написания первых двух книг, начали отдавать ему предпочтение. В этой главе мы поговорим о социальном обучении и культурных традициях у животных, а в следующей – о той роли, которую, вероятно, сыграла в становлении человека сопряженная эволюция социального обучения, мозга и культуры.

Оптимальный способ обучения

Умение учиться, наблюдая за действиями сородичей, – полезная способность. Она экономит время и силы, а главное, позволяет осваивать выгодные способы поведения и получать ценные знания без рискованных проб и ошибок. Такое обучение называют *социальным* (*Резникова,* 2009).

Социальное обучение очень широко распространено в животном мире. Многие животные, включая даже некоторых беспозвоночных, перенимают те или иные особенности поведения у других особей, наблюдая за ними и копируя их действия. Распространенность социального обучения в живой природе, по-видимому, объясняется тем, что во многих случаях это самый простой и безопасный способ выработать оптимальное поведение.

Два других способа – метод проб и ошибок и “аналитическое”, разумное решение проблем – имеют серьезные ограничения. Чтобы просчитать ситуацию в уме и найти правильное решение, не подглядывая за другими и не экспериментируя, нужны обширные познания и незаурядные когнитивные способности. Впрочем, даже если вам так повезло, что у вас есть и то и другое, вы все равно не застрахованы от роковых ошибок. Это крайне затратный путь, в большинстве случаев недоступный даже самым умным животным, включая людей (хотя бы потому, что мы редко располагаем всей информацией, необходимой для разумного решения).

Этнограф и специалист по культурной эволюции Джозеф Хенрик в своей книге “Секрет нашего успеха. Как культура направляет эволюцию человека, одомашнивает наш вид и делает нас умнее” (*Henrich,* 2015) приводит много ярких исторических примеров того, как в незнакомых условиях (например, в дальних неизведанных странах) интеллект европейских исследователей оказывался бессилен перед задачами, с которыми легко справляются аборигены (нецивилизованные охотники-собиратели) благодаря своему культурному багажу – накопленному опыту бесчисленных поколений предков. Среди этих примеров есть душераздирающий рассказ о том, как хорошо подготовленная арктическая экспедиция под руководством Джона Франклина

погибла от голода в местности, которую жившие там инуиты считали весьма изобильной. В отличие от прибывших европейцев, они знали, как найти и добыть ее богатые ресурсы. Или еще история о том, как европейские исследователи, отправившиеся в Центральную Австралию, отравились местными растениями просто потому, что не посчитали нужным прислушаться к аборигенам, которые знали, как эти растения правильно готовить. Причем аборигены не могут объяснить, *почему* их надо готовить так, а не иначе – просто у них так принято. Сами охотники-собиратели, случайно утратив какой-то ценный навык, обычно не в состоянии изобрести его заново даже под угрозой смерти. Например, известен случай, когда изолированная группа инуитов разучилась делать каяки и луки, потому что внезапный мор унес всех членов сообщества, обладавших этими жизненно важными знаниями. Численность сообщества начала быстро падать, и оно наверняка вымерло бы полностью (а добраться без каяков до других людей было невозможно), если бы не счастливая случайность – прибытие кочующей группы охотников из другого инуитского племени. Гибнущее сообщество переняло у гостей утраченные технологии, и дела сразу пошли на лад. По мнению Хенрика, секрет нашего успеха – вовсе не в интеллекте, а в способности накапливать опыт поколений благодаря эффективному социальному обучению. Никто на свете не сумел бы изобрести с нуля ашельское рубило, не говоря уж о каяке или паровой машине. Но это можно сделать постепенно, маленькими шажками (даже случайными), опираясь на имеющийся культурный багаж и запоминая удачные шажки. Культурная эволюция может быть (и почти наверняка была в течение большей части истории рода *Homo*) таким же слепым процессом, как и эволюция биологическая. При этом она, как и естественный отбор, способна создавать на удивление мудрые, как будто кем-то нарочно спроектированные поведенческие и технологические адаптации. Для того чтобы культура успешно развивалась, людям вовсе не обязательно понимать, почему то или иное поведение выгодно, а тот или иной инструмент – удобен и эффективен. Достаточно лишь тщательно копировать действия других людей, в первую очередь – успешных и уважаемых. Обычно именно это и происходит. Так обеспечивается отбор удачных инноваций.

Метод проб и ошибок гораздо проще, чем пресловутое разумное решение проблем: он не требует ни большого ума, ни обширных знаний. Однако он тоже связан со значительными издержками. Возможных вариантов поведения много, а удачных среди них, как правило, куда меньше, чем провальных. Пробовать все варианты – долго и рискованно.

Куда быстрее и безопаснее использовать *социальное обучение*, то есть наблюдать за поведением сородичей и поступать так же, как они. Эта стратегия тоже не лишена недостатков, но у нее есть большой плюс: поведение, демонстрируемое сородичами, скорее всего, *уже испытано на практике*. Оно прошло проверку и оказалось достаточно успешным, чтобы сородичи его выучили и использовали. Вероятно, именно поэтому многие животные полагаются на социальное обучение в большей степени, чем на экспериментирование.

Эти соображения получили яркое и оригинальное подтверждение в 2010 году, когда группа эволюционистов во главе с Кевином Лаландом из Сент-Эндрюсского университета организовала соревнование компьютерных программ – алгоритмов, разработанных специально для этого турнира 104 коллективами добровольцев (ученых и программистов из разных стран). Ранее такие компьютерные турниры с успехом использовались для выявления выигрышных стратегий в так называемой дилемме заключенного. Об этих увлекательных исследованиях, важных для понимания эволюции альтруизма (книга 2, глава 5), рассказано во многих научно-популярных книгах, в том числе у Роберта Сапольски в “Биологии добра и зла” (*Сапольски,* 2019).

Успешное использование компьютерных турниров в изучении дилеммы заключенного вдохновило Лаланда и его коллег организовать аналогичный турнир для выяснения вопроса о том, как выгоднее учиться новым способам поведения. В этом турнире компьютерные программы соревновались, какая из них сумеет лучше приспособиться к стабильной или переменчивой среде, подстраивая свое поведение под текущую обстановку (*Rendell et al.,* 2010). Текущая обстановка (состояние окружающей среды) задавалась неким числом из заранее предопределенного набора (например, можно предусмотреть 100 возможных состояний среды). Переменчивость условий определялась тем, насколько часто это число сменялось другим числом из того же набора (например, в

среднем раз в 10 или 100 лет). Соревнующиеся игроки (компьютерные программы) могли выбирать тот или иной способ поведения, который тоже задавался в виде числа из заранее установленного набора (например, можно предусмотреть 50 возможных способов поведения). При этом для каждого способа поведения было заранее задано, насколько он выгоден при каждом из возможных состояний среды. Выгодность поведения выражалась в количестве ресурсов, получаемых игроком.

Чтобы выбирать оптимальное поведение, подстраивая его под меняющуюся среду, каждый игрок во время каждого хода мог использовать либо метод проб и ошибок (то есть попробовать какой-нибудь способ поведения наугад, чтобы выяснить, насколько он выгоден), либо социальное обучение – подсмотреть, как ведет себя другой игрок. При этом подсматривающий ничего не узнавал о том, насколько выгодно это поведение для другого игрока. Подсмотренное или апробированное в эксперименте поведение можно было в дальнейшем (начиная со следующего хода) использовать для получения ресурсов из среды. Выигрывала, естественно, та стратегия, которая позволяла добыть больше всего ресурсов.

Условия среды в ходе игры могли в любой момент измениться (с какой-то заданной вероятностью, которую можно было менять от игры к игре). При смене условий менялась и степень выгодности разных вариантов поведения. Предсказать, как именно и в какой момент изменится обстановка, игроки не могли, хотя у них была возможность на основе своего “жизненного опыта” прикинуть, как часто в среднем происходят изменения.

Оба способа обучения (запоминание чужого поведения и “инновация”, то есть метод проб и ошибок) были дорогостоящими: нужно было потратить ход, чтобы осуществить акт обучения любым из двух способов. В первом случае игрок узнавал лишь, что какой-то другой игрок X использует поведение Y, но не получал никакой дополнительной информации о выгодности поведения Y. Во втором случае игрок получал на основе собственного опыта точную информацию о выгодности определенного поведения (Z) в текущих условиях. Каждый раз игрок должен был решать, на что ему потратить свой ход: на обучение одним из двух способов или на то, чтобы применить выбранный способ поведения для получения ресурсов из среды.

Ученые ожидали, что самыми выигрышными окажутся стратегии, при которых для обучения будут со сравнимой частотой использоваться оба подхода, то есть социальное обучение (копирование) и асоциальное обучение (инновация). Например, можно было предположить, что если условия среды меняются часто, то более выигрышными окажутся стратегии, предпочитающие инновацию, а если редко, то выгоднее будет больше полагаться на копирование.

Результаты турнира удивили исследователей. Оказалось, что в широком диапазоне входных параметров (в том числе при разной степени переменчивости условий среды) в долгосрочной перспективе уверенно побеждают стратегии, полагающиеся в обучении *почти исключительно* на копирование чужих действий. По сумме преимуществ и недостатков инновации оказались плохой идеей по сравнению с копированием[52].

Задним числом, конечно, можно сказать, что результат этот очевидный и ожидаемый. Ведь все игроки постоянно пытаются оптимизировать свое поведение. Если отдача от привычного, то есть с успехом применявшегося в прошлом, поведения вдруг уменьшилась, то это, скорее всего, означает, что поведение пора менять. Любая сколько-нибудь конкурентоспособная стратегия должна реже менять поведение, если дела идут хорошо, и чаще – если плохо. Если все игроки меняют свое поведение, когда оно дает низкую отдачу, то сам факт того, что кто-то из ваших соседей ведет себя так, а не иначе, кое о чем говорит. А именно о том, что в текущих условиях с большой вероятностью данное поведение является выигрышным. Конечно, вам может не повезти. Вы можете подглядеть поведение неудачника, который даже не доживет до следующего хода. Но вероятность этого все же меньше, чем шанс наткнуться на негодный вариант поведения, действуя методом проб и ошибок. Логика здесь примерно такая же, как при сравнении случайного мутирования с горизонтальным переносом генов. Внося случайную мутацию в один из своих генов, вы сильно рискуете – ведь новую мутацию еще никто не проверял на совместимость с жизнью. Если же вы заимствуете чужой ген и аккуратно заменяете им свой собственный, похожий, то рискуете меньше, потому что чужой ген все-таки принадлежал какому-то живому существу, чьи предки успешно прошли через фильтр естественного отбора.

Хорошие способности к социальному обучению могут привести к появлению в популяции *культурных традиций* – способов поведения, устойчиво передающихся от одних особей к другим и сохраняющихся в ряду поколений. Как уже говорилось, многие специалисты допускают, что социальное обучение и постепенно развивающаяся культура сыграли ключевую роль в антропогенезе. Мы постараемся развить эту важную мысль. Но сначала познакомимся с некоторыми новыми фактами, касающимися социального обучения и культурных традиций у животных.

Социальное обучение черепах и культурные традиции синиц

Очевидная тенденция последних десятилетий состоит в том, что круг животных, у которых задокументировано социальное обучение, непрерывно расширяется. Социальное обучение наблюдали у многих млекопитающих, птиц, рыб и даже насекомых. Обычно оно обнаруживается у животных, ведущих общественный образ жизни или как минимум практикующих активные контакты между родителями и детенышами, в ходе которых могут передаваться полезные знания (илл. XXII на цветной вклейке). До какого-то момента этологи полагали, что способность к социальному обучению развивалась в различных ветвях эволюционного дерева животных исключительно как адаптация к социальной жизни. С другой стороны, способность учиться у других может оказаться еще древнее, если исходно она развивалась не как специальная адаптация общественных животных, а как удобный и довольно-таки универсальный способ оптимизации собственного поведения, эффективный вне зависимости от того, какой образ жизни – общественный или одиночный – ведет животное. Например, в компьютерном турнире, о котором мы говорили в разделе выше, соревнующиеся алгоритмы не изображали из себя социальных животных. Скорее они вели себя как одиночки. При этом копировать чужое поведение им было все равно очень выгодно.

На птицах и млекопитающих идею о досоциальных корнях социального обучения проверить трудно, поскольку и птицы, и млекопитающие заботятся о своем потомстве, то есть живут группами хотя бы в период выращивания детенышей. Даже если группа состоит только из матери и ее отпрыска, все равно это некий коллектив, жизнь в котором может способствовать развитию специфических адаптаций, в том числе склонности учиться у других.

Чтобы выяснить, действительно ли социальное обучение неразрывно связано с социальностью, необходимы эксперименты с животными, у которых контакты с сородичами сведены к минимуму. Этому условию вполне удовлетворяют сухопутные угольные черепахи, *Geochelone carbonaria*, обитающие в Центральной и Южной Америке. Они не только

ведут одиночный образ жизни, но и о потомстве не заботятся: самка откладывает яйца в ямку в земле и бросает их на произвол судьбы, а детеныши потом сами выкапываются и расползаются в разные стороны.

В 2010 году этологи из Венского университета экспериментально показали, что угольные черепахи способны извлекать полезную информацию из наблюдений за сородичами (*Wilkinson et al.,* 2010). В опытах использовали восемь черепах, которых разделили на две равные группы – “наблюдатели” и “контроль”. Эксперименты проводились в комнате, посередине которой была установлена прозрачная загородка в виде буквы V. В углу, образованном двумя стенками загородки, помещалось лакомство. Чтобы до него добраться, черепаха должна была обойти одну из стенок, причем для этого требовалось какое-то время двигаться прочь от приманки.

Задача оказалась непосильной для необученных (контрольных) черепах. Они видели угощение, подходили к углу загородки, но что делать дальше – не знали. Понять, что нужно сначала уйти от лакомства, чтобы потом до него добраться, бедные рептилии не смогли. Каждой из четырех контрольных черепах было предоставлено по 12 попыток, и все они оказались безуспешными.

Затем одну из контрольных черепах научили решать задачу, воспользовавшись стандартным учительским приемом: начали с упрощенного варианта, а потом постепенно усложняли задание. После 30 уроков черепаха уверенно справлялась с этим нелегким делом, причем обходила она загородку всегда справа – так ее научили.

Когда “демонстратор” был обучен, начались опыты с четырьмя оставшимися черепахами – “наблюдателями”. Наблюдателя сажали в небольшую клетку, откуда он видел, как демонстратор добирается до угощения. Затем демонстратора убирали из комнаты, за загородкой ставили новую порцию пищи, а наблюдателя выпускали из клетки (рис. 11.1).

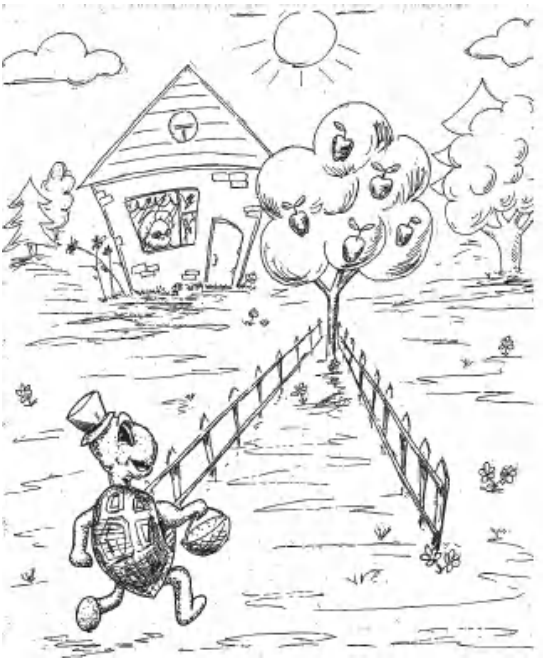


Рис. 11.1. *Схема эксперимента по выявлению способностей к социальному обучению у черепах.*

Каждому наблюдателю, как и контрольным черепахам, было предоставлено по 12 попыток. Из четырех наблюдателей один справился с заданием все 12 раз, второй – 11 раз, третий – 3 раза, четвертый – 2 раза. В общей сложности, таким образом, было зарегистрировано 28 успешных попыток из 48. В контрольной группе, как мы помним, все 48 попыток были неудачными. Это статистически значимое различие, которое свидетельствует о том, что черепахи действительно сумели извлечь полезное знание из наблюдений за сородичем.

В большинстве случаев наблюдатели обходили загородку справа, как это делал демонстратор, однако в 8 тестах из 28 они обошли препятствие слева. Таким образом, черепахи не всегда в точности копировали поведение демонстратора, скорее лишь пытались сделать нечто в том же духе. Такое неточное копирование в ходе социального обучения характерно для многих животных. Как отмечает Жанна Резникова в своей статье 2004 года “Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных”:

> Даже самые “умные” особи наиболее “интеллектуальных” видов, наблюдая за успешными действиями сородичей, как правило, не копируют их, а действуют в том же направлении, но своим путем.

> <…> Такая деятельность чаще всего не приносит успеха последователям, и инновации “затухают”, оставаясь частью поведенческого репертуара изобретателя и умирая вместе с ним. Исключение составляют лишь шимпанзе, и притом лишь те особи, что были воспитаны в обществе людей. Только эти животные могут точно копировать поведение демонстратора. *Человек, вероятно, является единственным видом, у которого есть врожденная склонность к точному копированию действий конспецификов*.

Так или иначе, работа австрийских этологов показала, что общественный образ жизни не является обязательным условием для развития способности к социальному обучению. Вероятно, умение делать полезные выводы из наблюдений за сородичами развивается не как специфическая адаптация к общественному образу жизни, а скорее как универсальный способ оптимизации собственного поведения и как следствие общего развития способности к обучению.

Хотя устойчивые культурные традиции, казалось бы, требуют очень высокого уровня развития социального обучения (в том числе высокой точности копирования), они тем не менее на сегодняшний день обнаружены далеко не только у шимпанзе (и не только у приматов). В последние годы культурные традиции начали активно изучать и у других млекопитающих, и у птиц.

Например, биологи из Оксфордского университета совместно с коллегами из Австралии и Канады экспериментально изучили процесс формирования традиций у больших синиц (*Parus major*), проводящих зиму в лесу Уайтем к западу от Оксфорда (*Aplin et al.,* 2015).

Выбор объекта был не случаен: изобретательность этих птиц, а также распространение новых навыков в их популяциях хорошо известны. Знаменитая история о том, как английские синицы научились открывать молочные бутылки, чтобы добраться до сливок, и этот навык стремительно распространился по большой территории, вошла в учебники. Однако констатировать распространение навыка гораздо проще, чем доказать, что он распространился именно благодаря *культурной передаче* нового знания от одной особи к другой.

Ведь возможны и другие механизмы, в том числе многократные независимые изобретения или упрощенные варианты социального обучения (например, вид сородича, клюющего молочную бутылку, может стимулировать исследовательское поведение других птиц без прямого заимствования готового навыка).

Эксперимент проводился в восьми группах (субпопуляциях) больших синиц, численностью в 100–200 особей каждая, занимающих зимой разные участки на территории леса Уайтем. Миграция птиц из одной группы в другую происходит лишь изредка. Как минимум 90 % птиц в каждой группе были помечены индивидуальными метками, что позволило следить за поведением каждой особи по отдельности при помощи специальной аппаратуры, установленной рядом с экспериментальными кормушками-головоломками. Достать пищу из такой кормушки птица может, сдвинув клювом дверцу либо влево, либо вправо.

Восемь групп подразделили на три части: А (две группы), Б (три группы) и контроль (три группы). Из каждой группы было поймано по два самца, которые прошли в неволе тот или иной курс обучения. Самцов из субпопуляций А научили добывать пищу (мучных червей, которых большие синицы обожают), сдвигая дверцу кормушки вправо. Для этого сначала птицам предоставляли открытую кормушку, а затем постепенно, на протяжении четырех суток, прикрывали дверцу. Все птицы успешно освоили технологию открывания дверцы. В ходе обучения движение дверцы в противоположную сторону было заблокировано, так что открыть ее можно было только одним способом.

Самцов из субпопуляций Б научили открывать дверцу, сдвигая ее влево. Контрольных самцов ничему не обучали, а просто давали еды вдоволь. Затем обученных и контрольных самцов выпустили на волю в том же месте, где поймали.

Через двое суток после того, как самцы были выпущены, на территории каждой субпопуляции установили по три кормушки-головоломки, которые можно было открывать любым из двух способов. Открыв кормушку, синица обычно берет оттуда одного мучного червя и улетает. Через секунду после этого кормушка автоматически закрывается. Рядом с кормушками находились видеокамеры и аппаратура для

идентификации птиц по индивидуальным меткам. Наблюдения продолжались в течение 20 зимних дней.

В группах А и Б, куда вернулись обученные демонстраторы, умение открывать кормушки начало стремительно распространяться с первого же дня, а к концу периода наблюдений навыком овладели 68–83 % особей (в среднем 75 %). Правда, птицы из трех контрольных групп тоже оказались не лыком шиты – некоторые особи по прошествии нескольких дней догадывались, как добраться до корма, после чего число обладателей нового знания начинало расти. Однако в целом в контрольных группах процесс шел медленнее: лишь 9–53 % птиц научились открывать кормушки за 20 дней.

Самое интересное, что в группах А и Б подавляющее большинство птиц открывали кормушки именно так, как это делали демонстраторы: слева направо в группах А и справа налево в группах Б. В контрольных группах столь четких преференций не наблюдалось (рис. 11.2).

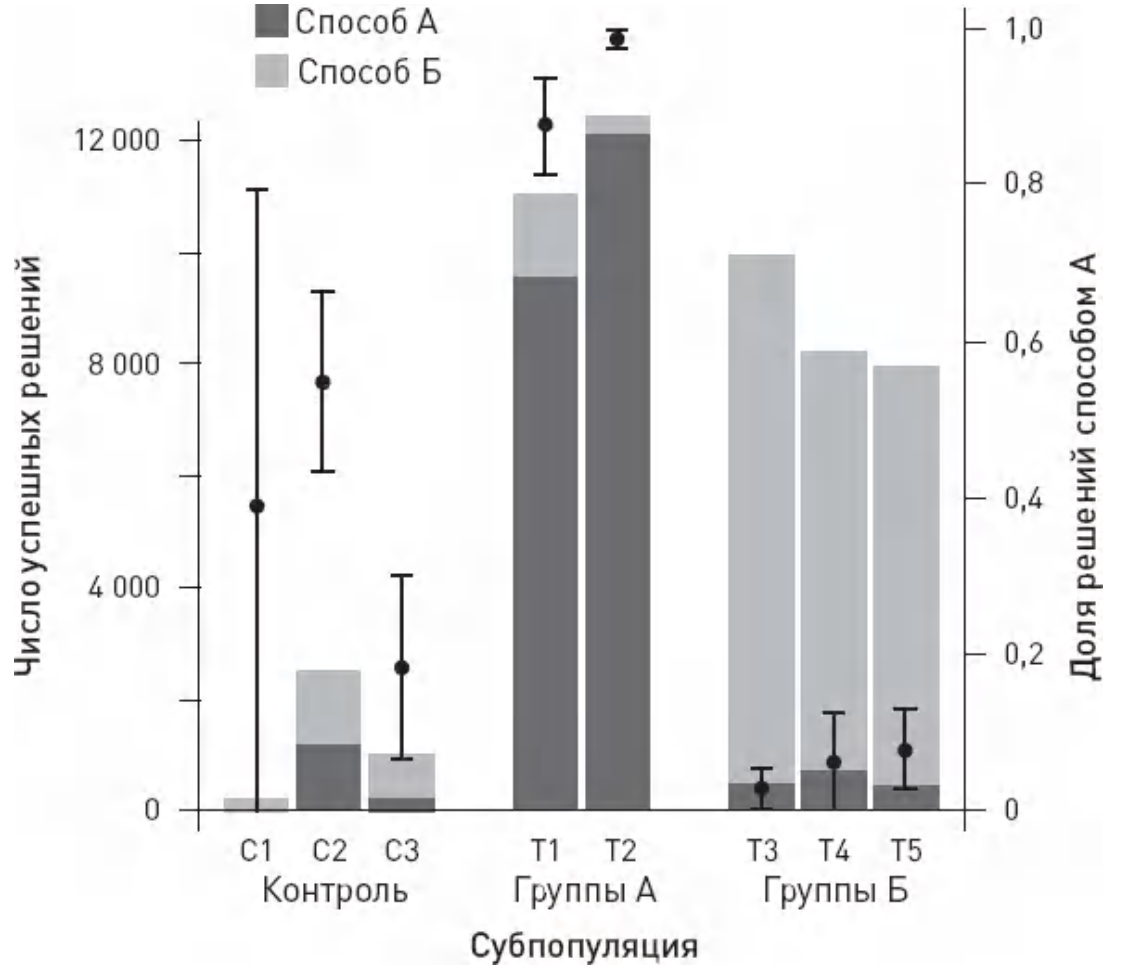


Рис. 11.2. *Распространение умения открывать кормушки в восьми субпопуляциях больших синиц за* 20 *дней. Высота столбцов отражает число успешных решений (левая вертикальная ось). С*1*, С*2*, С*3 *– контрольные группы; Т*1*, Т*2 *– группы А с демонстраторами, обученными открывать дверцу слева направо (способом А, темно-серый цвет); Т*3*, Т*4*, Т*5 *– группы Б с демонстраторами, обученными открывать дверцу справа налево (способом Б, светло-серый цвет). Точки с доверительными интервалами показывают долю случаев, когда дверца была открыта способом А (правая ось). Видно, что в группах А и Б птицы почти всегда пользовались тем способом открывания дверцы, которому были обучены демонстраторы. По рисунку из* Aplin et al., 2015.

Полученные результаты показывают, что навык распространялся в основном благодаря культурной передаче – и это привело к формированию поведенческих различий между группами.

Чтобы проверить, влияет ли социальная структура группы на распространение знаний, ученые составили для каждой субпопуляции схему ее “социальной сети”, отражающую частоту контактов между особями (до недавних пор подобные исследования проводились только на обезьянах, см. раздел “Шимпанзе учатся друг у друга навыкам полезным и не очень” ниже). Для этого в лесу установили 65 обычных кормушек с семенами подсолнечника, оборудованных приборами для идентификации птиц по индивидуальным меткам. Подсчитывалось число совместных посещений кормушек птицами. Считалось, что совместное посещение кормушки – это социальный контакт и что чем чаще две особи посещают кормушку вместе, тем теснее между ними связь.

Выстроенные на основе этих данных социальные сети сопоставили с данными о последовательности приобретения полезного навыка (умения открывать кормушку-головоломку) в каждой субпопуляции.

Оказалось, что структура социальной сети сильно влияет на динамику распространения знаний. Вероятность приобретения нового знания резко повышается в случае близкого знакомства с особью, уже этим знанием обладающей. Эти результаты позволили отвергнуть гипотезу о случайных

заимствованиях у кого попало, равно как и гипотезу о преобладании независимых изобретений.

Чтобы проверить, насколько устойчивыми являются сложившиеся традиции, ученые повторно установили кормушки-головоломки в трех подопытных субпопуляциях (по одной из всех трех групп – А, Б и контрольной) спустя 9 месяцев после описанных экспериментов (в начале следующей зимы). На сей раз наблюдения велись в течение пяти дней. За это время в контрольной субпопуляции только три особи успешно добывали пищу из кормушки, причем все они уже знали, как это делать, по опыту прошлой зимы. Напротив, в субпопуляциях А и Б использование кормушек приобрело массовый характер даже быстрее, чем в первый раз. Навыком быстро овладели и те птицы, которых прошлой зимой здесь не было (из-за высокой смертности, характерной для данного вида, в среднем лишь 40 % птиц, присутствовавших на участке во второй период наблюдений, находились там также и в первый период). Самое удивительное, что местные традиции (приверженность к сдвиганию дверцы влево или вправо) не только сохранились, но даже укрепились: процент альтернативных решений уменьшился по сравнению с прошлым годом.

Это говорит о возможной склонности синиц к *конформизму*. Птицы, по-видимому, не просто заимствуют полезные навыки у любого сородича, продемонстрировавшего такой навык. Скорее они перенимают стиль поведения, характерный для большинства особей в группе. Известно, что конформизм – важнейший фактор культурной эволюции у людей, определяющий развитие и сохранение всевозможных местных, племенных и национальных культур. О конформизме у диких животных (за исключением приматов) почти ничего не известно.

Чтобы проверить гипотезу о конформистском характере социального обучения, ученые проанализировали поведение тех птиц, которые пользовались обоими способами открывания дверцы. Всего таких птиц было 78. Большинство из них сначала открывали кормушку *традиционным* для данной группы способом, потом попробовали альтернативный (и убедились, что он работает ничуть не хуже!), но затем все-таки вернулись к традиционному. Восемь особей начали с нетрадиционного поведения, но потом стали поступать как все. Лишь три птицы продолжали упорствовать, используя изначально освоенный

ими нестандартный способ (есть все-таки и среди синиц настоящие нонконформисты!). Ну а таких птиц, которые начали бы с традиционного способа, а потом переключились на нетрадиционный, не было замечено ни одной. В среднем у всех особей частота использования альтернативного способа открывания дверцы снижалась со временем.

Дополнительные аргументы в пользу конформизма дал анализ поведения 41 птицы, перелетевшей за время наблюдений в другую группу. Из 27 особей, переселившихся в группу с такой же традицией открывания дверцы, 26 остались этой традиции верны. Напротив, из 14 особей, перелетевших в группу с другой традицией, большинство (10) изменили свое поведение и только три птицы продолжали открывать дверцу так, как принято у них на родине. Последняя, 14-я, синица открывала дверцу то так, то эдак, не отдавая предпочтения ни одному из способов.

Кроме того, оказалось, что вероятность усвоения конкретного способа открывания дверцы растет с частотой его использования не линейно (как должно быть при непредвзятом заимствовании навыка), а по сигмоиде – сначала медленно, потом все быстрее. Это значит, что навык заимствуется предвзято, с оглядкой на мнение большинства.

Исследование показало, что некоторые важные закономерности передачи знаний и формирования культурных традиций, ранее известные лишь у человека и отчасти у других приматов, могут быть распространены среди животных шире, чем принято считать.

Вездесущее социальное обучение: от шмелей до лосей

Ученые из Лондонского университета королевы Марии и норвежского Университетского колледжа Волды провели серию экспериментов с обычными шмелями (*Bombus terrestris*), в которых шмели доказали свою способность воспринимать совершенно новый и необычный для них навык и распространять его среди соседей (*Alem et al.,* 2016). Так что теперь при обсуждении эволюции социального обучения придется учитывать не только человека, приматов, птиц и черепах, но даже и беспозвоночных, таких как шмели[53].

Суть экспериментов была в следующем. Сначала необученных шмелей тренировали выполнять необычное для них действие – вытягивать за ниточку из-под прозрачной плексигласовой крышки (столика) кормушку – искусственный синий цветок – с сиропом. Обучение проходило в четыре этапа (рис. 11.3). На первом цветок был наполовину закрыт крышкой и его можно было вытянуть одним движением за ниточку. На втором этапе цветок задвигали под столик на 75 %, на третьем – целиком, а на последнем и подавно торчала только ниточка. Из 40 шмелей 32 перешли на второй этап, обучившись манипулировать ниточкой с помощью передних лапок и челюстей, на третий и четвертый этапы перешли 29 и 28 особей соответственно. Полностью прошли обучение 23 шмеля. То есть больше половины подопытных особей смогли освоить этот трюк.

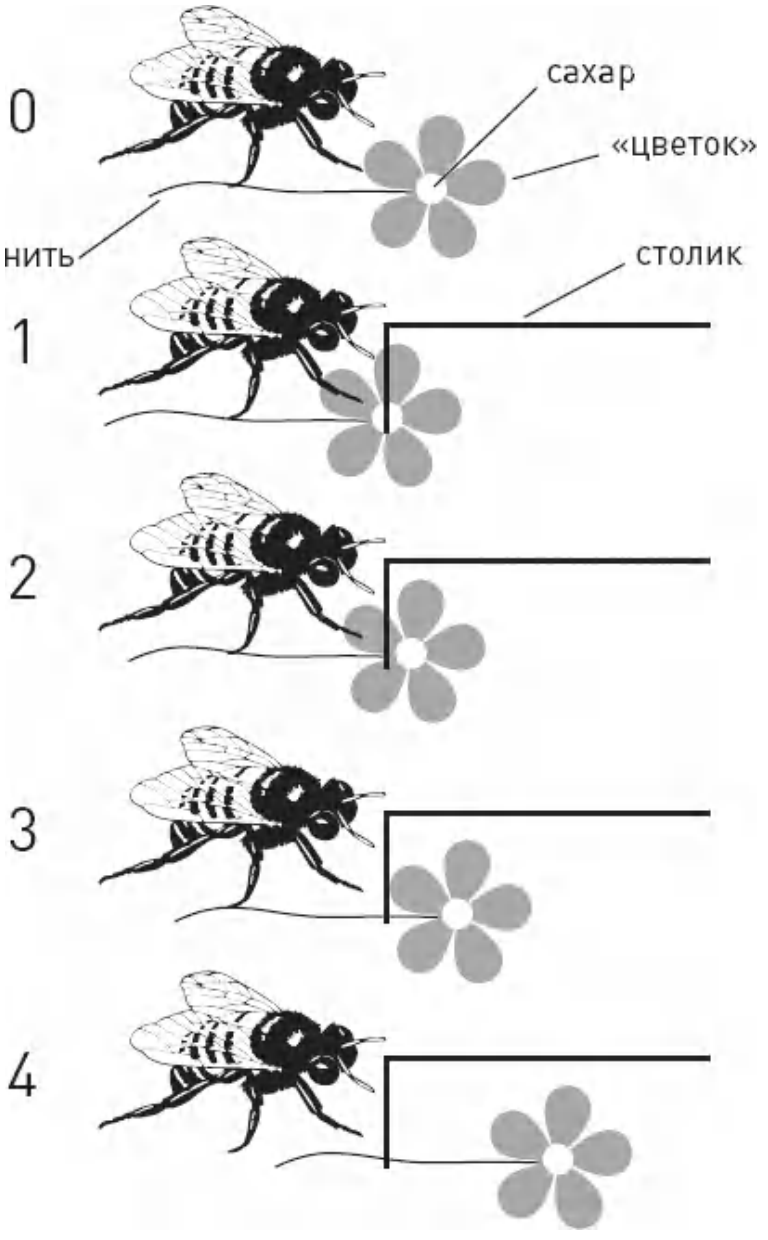


Рис. 11.3. *Этапы обучения шмелей новому навыку. На нулевом этапе шмели учились связывать получение корма с обликом экспериментальной кормушки – синего искусственного цветка. На первом этапе цветок был наполовину задвинут под столик и вытягивался одним движением, на втором этапе – на 75 %, на третьем – целиком, а на последнем из-под столика и подавно торчала одна ниточка. По рисунку из* Alem et al., 2016.

Лишь два шмеля из трехсот сумели вытащить кормушку за ниточку без всяких промежуточных тренировочных этапов, то есть без обучения.

Итак, экспериментаторы обучили шмелей необычному трюку, который случайным образом те вряд ли выполнили бы. Теперь нужно было проверить, могут ли шмели перенимать этот навык друг у друга. Для этого рядом с кормушкой ставили прозрачную коробочку со шмелем-наблюдателем, который до того в тренировках не участвовал, а к кормушке выпускали обученного шмеля. Ученик мог видеть действия умелого товарища. Затем и его самого выпускали к кормушке.

Более половины (60 %) учеников-наблюдателей справлялись с задачей с первого раза. Правда, им требовалось для ее выполнения существенно больше времени, чем демонстратору. Но это и понятно – они ведь только видели, как кормушка вытягивается за ниточку, но сами манипуляции лапками и челюстями ученику приходилось осваивать самостоятельно. Анализ видеозаписей показал, что шмель-ученик осваивал новый трюк методом проб и ошибок: имея в виду конечную цель, он пробовал разные манипуляции и в итоге находил успешный вариант.

Шмель-демонстратор оказывается важным элементом обучения: если убрать его из схемы и просто вытягивать кормушку за ниточку на глазах шмеля-наблюдателя, тот не поймет, что нужно делать. Он будет суетиться вокруг столика с кормушкой, пытаясь залезть под него. Ни один из наблюдателей не справился с задачей без шмеля-демонстратора (о роли учителя мы поговорим отдельно в следующем разделе).

Ученые попытались выяснить, насколько осмысленным является такое обучение, то есть действительно ли ученики понимают, зачем им нужна ниточка. В частности, это проверяли, меняя ее расположение. Эта серия экспериментов показала, что если нить лежит так же, как и во время обучения, то почти все шмели-ученики сразу летят к ней. А вот если расположение нити было другим, она не привлекала внимания насекомых. По-видимому, шмели не поняли общую идею вытягивания цветка за ниточку, а лишь запомнили какие-то элементы ситуации или последовательности событий, которые привели их сородича к успеху.

Так или иначе, эксперименты показали, что шмели способны набираться знаний, глядя на действия успешного демонстратора. Как рассказывает Франс де Вааль в своей книге “Человекообразная обезьяна и мастер суши” (*De Waal,* 2001),

примерно так обучаются искусству приготовления суши – ученики просто день за днем наблюдают за мастером.

Важно было проверить, как распространяется новое знание в шмелином обществе: будет ли оно передаваться от особи к особи, станет ли культурной традицией? В три шмелиные семьи подсадили по одному обученному демонстратору, а затем выпускали шмелей случайными парами к кормушке с ниточкой. Через некоторое время большинство особей в каждой семье освоили новый трюк. Поскольку все парные полеты записывались, а все шмели имели индивидуальные метки, легко было проследить, как идет распространение знаний. Обучать, как выяснилось, могли не только первоначальные носители знаний, но и их ученики, и ученики учеников. Больше того, во время эксперимента один из трех изначальных демонстраторов умер, но распространение навыка в этой шмелиной семье все равно продолжилось.

Аналогичные результаты были получены и в других экспериментах той же группы исследователей, где шмелям предлагались задачи еще изощреннее – например, их учили закатывать в определенную точку арены деревянные шарики, чтобы получить в награду сироп. Это поведение тоже успешно передавалось от шмеля к шмелю путем социального обучения и даже могло оптимизироваться в процессе (*Loukola et al.,* 2016).

В своих статьях ученые рассуждают о том, что способность особей передавать друг другу сложные навыки, минуя генетическое наследование, служит основой для появления культуры. Эта способность проявляется тогда, когда конкретный навык становится важным и осуществимым. Если бы в случае английских синиц – любительниц утреннего молока – крышки оказались не из тонкой фольги, а из листового железа или если бы лишь редкие англичане заказывали утреннее молоко у молочника, то у синиц не было бы ни возможности, ни стимула распространять и поддерживать необычный поведенческий алгоритм. А если бы англичане решили закрывать свои цветы низкими столиками, снабжая цветочки нитями, то английские пчелы наверняка прославились бы привычкой вытягивать себе цветы из-под столика. Механизм культурной передачи состоит из нескольких простых элементов: общей способности к обучению, повышенного внимания к поведению особей своего вида, а также способности к действиям методом проб и ошибок (что бывает полезно для коррекции результатов наблюдений за сородичами). Эти элементы свойственны многим, если не всем,

животным. Поэтому идея о становлении человеческой культуры на базе эволюционного развития простых поведенческих элементов, имеющихся у многих животных, видится очень здравой.

Еще одно недавнее исследование показало, что такое известное явление, как сезонные миграции копытных, основано на культурных традициях, а не на инстинктах или индивидуальном (асоциальном) обучении.

Регулярные миграции играют важную роль в жизни многих копытных, позволяя животным оптимизировать свое питание в течение года. Например, американские толстороги (*Ovis canadensis*) обычно проводят зиму на возвышенностях, где толщина снежного покрова минимальна, а весной спускаются в низины, где раньше всего вырастает молодая трава. Затем в течение лета они постепенно поднимаются по склонам, следуя за “зеленой волной”, – наиболее привлекательными для толсторогов, как и для многих других травоядных, являются участки, где травы уже много, но она еще не слишком старая и жесткая.

Для некоторых видов, например для лосей, показано, что миграционное поведение значительно повышает репродуктивный успех особей, то есть мигрирующие индивиды оставляют больше потомства, чем оседлые (*Rolandsen et al.,* 2016). Предполагается, что популяции, лишенные возможности нормально мигрировать в течение года, могут испытывать спады численности и даже оказаться на грани вымирания.

Но откуда животные знают, когда и куда мигрировать? Многие факты указывают на то, что миграционное поведение у млекопитающих и птиц определяется культурной традицией, то есть негенетической передачей знаний из поколения в поколение, в большей степени, чем генами (*Mueller et al.,* 2013). Например, показано, что бизоны, олени и лоси запоминают расположение хороших кормовых участков и могут приводить туда сородичей, а детеныши перенимают маршруты миграций у своих матерей. Подобные факты говорят о том, что миграционное поведение в принципе может быть основано на культурной традиции, но все же это лишь косвенные указания.

В поисках более строгих доказательств культурной преемственности миграционного поведения у копытных американские биологи провели масштабное исследование, в

ходе которого при помощи GPS-ошейников отслеживались перемещения 267 толсторогов и 189 лосей из нескольких популяций, обитающих на северо-западе США (*Jesmer et al.,* 2018).

Главная идея состояла в том, чтобы сравнить поведение особей из “исторических” популяций, существовавших уже во времена появления в этих краях первых европейцев, с поведением животных, недавно переселенных в новые для них места в рамках мероприятий по восстановлению биоразнообразия. В первом случае животные обитают в районе, где жило много поколений их предков, во втором они попадают в незнакомую местность, где все их прежние знания о том, куда и в какое время года следует мигрировать, оказываются бесполезными. Среди “новых” популяций есть как совсем новые, так и созданные несколько лет или десятилетий назад. В одних случаях животных переселяли в места, где популяция данного вида когда-то существовала, но потом вымерла (численность толсторогов, некогда массового вида, резко сократилась к началу XX века из-за неконтролируемой охоты и инфекций, подхваченных дикими овцами от домашних). В других случаях животных завозили (или они сами переселялись) в районы, где их раньше не было. Таким образом, в поле зрения исследователей попало много разных ситуаций, более или менее благоприятных для формирования и сохранения культурных традиций.

Статистическая обработка собранных данных по перемещениям особей позволила подразделить их на мигрирующих и немигрирующих. Мигрирующими считались особи, регулярно переходящие из одних мест в другие вслед за сменой времен года (хаотические перемещения, не привязанные к определенному сезону, миграциями не считались). Кроме того, сведения о положении каждой особи в каждый момент времени были сопоставлены со спутниковыми данными по состоянию растительности. Это позволило количественно оценить степень оптимальности перемещений животного с точки зрения поиска наилучших кормовых участков.

Оказалось, что в “исторических” популяциях регулярные сезонные миграции характерны почти для всех особей, а маршруты миграций близки к оптимальным. Напротив, особи, переселенные в незнакомую местность, поначалу не мигрируют вовсе. Из этого правила есть исключения, но они наблюдаются

только в тех случаях, когда в районе, куда переселили данное животное, уже живут представители его вида, переселенные сюда ранее. Иными словами, если в новом месте уже есть знающие сородичи, успевшие освоиться и разведать, где вкуснее трава летом и где легче пережить зиму, то некоторым (далеко не всем!) новичкам удается быстро перенять эти знания и сразу же начать мигрировать более или менее оптимальным образом. Если же популяция целиком состоит из новичков, то в первые годы никаких сезонных миграций не наблюдается, особи перемещаются хаотично и неоптимально.

Сравнив между собой популяции, созданные в разное время (от 0 до 110 лет назад), исследователи обнаружили, что доля мигрирующих особей и степень оптимальности их перемещений с годами растут. Процесс этот, по-видимому, медленный и может растянуться на десятилетия (хотя для точных оценок данных пока недостаточно).

Исследователи также проанализировали пространственно-временное распределение растительности в местах обитания изученных популяций, но не нашли связи между особенностями этого распределения и тем, насколько быстро животные оптимизируют свои миграции. Иными словами, миграционную активность и оптимальность миграций данной популяции лосей или толсторогов нельзя предсказать, зная, какие миграционные маршруты в данной местности являются для них оптимальными и насколько они выгоднее хаотических блужданий. Однако степень оптимальности миграций можно предсказать, пусть и приблизительно, если знать, как давно существует здесь популяция копытных. Как правило, чем старше популяция, тем оптимальнее миграционное поведение – вне зависимости от местной фитогеографии.

Таким образом, полученные результаты согласуются с гипотезой о культурном наследовании миграционного поведения копытных и не подтверждают идею о его врожденности. Попав в новую местность, животные оказываются полностью дезориентированными. Поначалу они перемещаются хаотично, лишь случайно попадая на хорошие кормовые участки в правильное время, – если только не встретят информированных аборигенов, у которых кому-то из новичков удается перенять опыт. Если же популяция целиком состоит из новичков, то могут пройти годы и даже десятилетия, прежде чем животные выработают оптимальные маршруты сезонных миграций, которые затем будут устойчиво

передаваться из поколения в поколение благодаря социальному обучению.

Пока это один из немногих убедительно подтвержденных примеров негенетической передачи по-настоящему важной для выживания информации в популяциях диких млекопитающих. Со временем, надо полагать, таких примеров будет становиться все больше.

Роль учителя

Исследователи из шотландского Сент-Эндрюсского университета задались вопросом: кто учит птиц строить гнезда? В значительной мере это поведение, по-видимому, является врожденным (инстинктивным). Часто оказываются важными и наблюдения за окружающей обстановкой. Например, зебровые амадины подбирают такой гнездовой материал, который наилучшим образом замаскирует гнездо. Но зебровые амадины – социальные птицы: они живут большими стаями, гнездятся в колониях, образуют многолетние супружеские пары. Это значит, что столь важная часть их жизни, как строительство гнезд, тоже может быть социально обусловлена: птицы могут строить гнезда, перенимая навыки у более опытных соседей. Шотландские ученые в эксперименте наглядно продемонстрировали присутствие такого социального элемента у молодых гнездостроителей. Более того, им удалось выяснить, что неопытные ученики по-разному реагируют на поведение знакомых и незнакомых демонстраторов – моделей для подражания (*Guillette et al.,* 2016).

К эксперименту готовились заранее. 96 птичек из разных мест свезли в лабораторию и рассадили по мужским и женским клеткам. Разновозрастные самцы содержались двумя стайками в отдельных помещениях в течение месяца. В каждом помещении самцы имели возможность познакомиться друг с другом, но не с особями из другого помещения. Затем самцов и самок разбили по парам и рассадили по отдельным семейным клеткам.

На первом этапе эксперимента ученые выясняли индивидуальные “эстетические предпочтения” молодых самцов, которые еще никогда не строили гнезд (в паре амадин строит гнездо именно самец). А именно: смотрели, какой цвет материала для гнезда предпочитают самцы. Для этого к прутьям клетки привязывали пучки розовых и оранжевых ниток и подсчитывали время, которое самец тратит, присматриваясь к нитям разных цветов и дергая их. Если он больше времени обследовал оранжевые нити, это интерпретировалось как предпочтение оранжевого цвета, а если розовые, то считалось, что данному самцу больше нравится розовый цвет.

На следующем этапе молодые брачные пары разместили рядом с парами, где самец уже имел опыт строительства гнезд.

Причем часть молодых самцов соседствовала со знакомыми самцами, а часть – с незнакомыми из другого помещения. В клетку взрослому, искушенному, самцу ставили гнездовую коробку, что служило сигналом к началу строительства. В качестве гнездового материала опытному самцу давали только нитки того цвета, который *не был* любимым цветом молодого соседа. Скажем, если молодой самец выбрал на первом этапе розовый, то взрослому самцу давали оранжевые нитки, и наоборот. И молодой самец мог наблюдать, как его опытный сосед строит свое гнездо.

А после приходила очередь вить гнездо ему самому. Но у него был выбор: взять нитки из розового или оранжевого пучка и свить гнездо своего любимого цвета, проигнорировав действия наставника[54], или прислушаться к мнению старшего коллеги и использовать менее привлекательные (с точки зрения ученика) нитки.

Ученым осталось только подсчитать число нитей разного цвета в гнезде молодого самца. Ожидались два альтернативных сценария: молодые самцы могли следовать своему вкусу (демонстрации не важны для обучения) или могли повторить то, что они наблюдали у соседа, построив гнездо вопреки своему индивидуальному предпочтению (демонстрации важны для обучения). Но результат сложился в третий сюжет: для обучения важны и значимы *только действия знакомых демонстраторов*. Если самец наблюдает за незнакомым гнездостроителем, то вряд ли потом использует полученную информацию, а скорее последует собственным предпочтениям (илл. XXIII на цветной вклейке).

Нельзя не удивиться, насколько логично и разумно подобное поведение. Молодой муж, отвечающий за строительство дома для себя и своей избранницы, не доверяет кому попало. Случайный встречный для него не авторитет. Глава семьи станет руководствоваться своим собственным вкусом, но лучше, если в его окружении окажется более опытный знакомый. Может быть, дело тут еще и вот в чем: молодой самец уже знает про своего знакомца, что тот старше и опытнее, а оценить статус незнакомого самца с ходу не получается – вдруг он сам так же неопытен, как и его потенциальный ученик, тогда учиться у него нет особого смысла. Между прочим, оптимальный выбор модели для подражания может быть (судя по результатам компьютерного моделирования) важным фактором, ускоряющим и

направляющим культурную эволюцию (*Muthukrishna et al.,* 2018). Избирательно подражая самым опытным и успешным моделям (или хотя бы просто старшим, ведь дожить до зрелого возраста – это тоже успех), ученики тем самым отбирают наиболее выгодные (адаптивные) варианты поведения – и в результате плоды культурной эволюции начинают выглядеть примерно такими же мудрыми и “разумно спроектированными”, как и плоды естественного отбора. Особи при этом могут не иметь ни малейшего понятия о том, *почему* выгодно вести себя так, а не иначе: они просто подражают старшим (*Henrich,* 2015).

Строительство гнезд у амадин может оказаться прекрасным объектом для изучения и других аспектов социального обучения и культурной эволюции, таких как формирование традиций, мода, следование вкусам большинства. Интересно также, почему и как у птиц, имеющих резко отличное от млекопитающих устройство мозга, формируется понятная нам, млекопитающим, картина поведения при социальном обучении.

На этот последний вопрос – почему нам, людям, близки и понятны действия амадин – дает ответ нейрофизиология. На амадинах проведены интереснейшие исследования, позволившие отчасти разобраться в том, как вписана роль учителя в структуру птичьего мозга.

Молодые самцы амадин учатся у старших наставников не только художественному оформлению гнезд, но и пению. И тут, кстати, термин “наставник” вполне уместен, потому что учитель, по-видимому, прилагает целенаправленные усилия для вразумления ученика: например, может клюнуть его за неудачную трель (илл. XXIV на цветной вклейке).

Об устройстве нейронных контуров, отвечающих за такое обучение, многое уже известно. Найдены отделы птичьего мозга, задействованные в обучении пению и в самом пении, и выявлены некоторые связывающие их нервные пути. Главным отделом, отвечающим и за пение, и за выучивание песни, является верхний вокальный центр. Он расположен в той части конечного мозга, которая функционально соответствует неокортексу млекопитающих.

Для эффективной передачи культурных навыков (таких, например, как песня) недостаточно одного лишь умения ученика копировать поведение других особей. Он должен еще и понимать, у кого имеет смысл учиться, а у кого нет. Для

молодого самца зебровой амадины подходящим учителем пения является взрослый самец того же вида, но не самка и не птенец.

Личное присутствие учителя играет важную роль в социальном обучении у амадин. Молодые самцы старательно повторяют трели, услышанные от живого наставника. Однако они не станут повторять такую же песню, звучащую из динамика. Нейробиологические основы этой особенности социального обучения до недавнего времени оставались неизвестными. Какие отделы мозга, какие нейроны регистрируют присутствие учителя? Как они взаимодействуют с отделами, ответственными за выучивание песни, прежде всего с верхним вокальным центром?

В 2018 году нейробиологам из США и Китая удалось в общих чертах разгадать эту загадку (*Tanaka et al.,* 2018).

Гипотеза, которую исследователи проверяли и в итоге подтвердили, исходно была основана на аналогии с мозгом млекопитающих: у них важную роль как в обучении, так и в реакции на социально значимые стимулы играют дофаминовые сигналы, поступающие в неокортекс от дофаминэргических нейронов среднего мозга по так называемому мезокортикальному пути (“мезокортикальный” значит “идущий из среднего мозга в кору”).

У птиц есть аналог мезокортикального дофаминового пути: аксоны дофаминэргических нейронов приходят в вокальный центр от одного из отделов среднего мозга – центрального серого вещества (*periaqueductal gray*, PAG). У млекопитающих PAG участвует в обработке социально значимых стимулов и регулирует такие разные виды социального поведения, как материнская забота и защитные реакции на угрожающие социальные стимулы (книга 2, глава 2).

Для начала исследователи вживили электроды в PAG четырем молодым самцам, никогда не контактировавшим со взрослыми самцами. Это позволило пронаблюдать за работой в общей сложности 22 дофаминовых нейронов в ответ на разные стимулы.

Выяснилось, что активность дофаминовых нейронов PAG у молодых самцов резко возрастает, когда находящийся рядом взрослый самец начинает петь. Причем необходимо именно сочетание двух стимулов: взрослого самца и его песни. Ни сам по себе взрослый самец (молчащий), ни звучащая из динамика песня (без певца) никакой реакции у нейронов PAG не

вызывает. В присутствии самки эти нейроны тоже не активируются. Не реагируют они и на комбинацию “самка + песня самца, звучащая из динамика”.

По-видимому, это значит, что дофаминовые нейроны PAG реагируют на присутствие подходящей модели для обучения – взрослого поющего самца – и сообщают об этом верхнему вокальному центру, посылая туда дофаминовые сигналы.

Для проверки этого предположения исследователи вводили молодым самцам в нейроны вокального центра специальные вирусы, в геноме которых закодированы модифицированные дофаминовые рецепторы, флуоресцирующие при связывании с дофамином. Эти опыты подтвердили, что поступление дофамина в вокальный центр возрастает в присутствии поющего взрослого самца, но не в других ситуациях (песня из динамика, молчащий самец, самка). Если разрушить дофаминовые нейроны PAG при помощи нейротоксического вещества оксидофамина, то дофамин не поступает в вокальный центр ни в каких ситуациях, в том числе и в присутствии поющего самца.

В следующей серии экспериментов ученые проверили, как повлияет блокировка мезокортикального дофаминового пути на обучаемость молодых самцов. Для этого у них в верхнем вокальном центре при помощи того же оксидофамина разрушили приходящие туда из PAG аксонные окончания дофаминовых нейронов. Оказалось, что если проделать эту процедуру в возрасте до 30 дней (до начала “чувствительного периода”, когда происходит выучивание песни), то самец оказывается неспособным к имитации песни учителя. В итоге он так и не выучивает нормальную песню своего вида. Вместо этого он издает простые длинные трели, характерные для самцов, выращенных в полной изоляции. Если же разрушить окончания дофаминовых нейронов в вокальном центре в более позднем возрасте (45 дней), то самец успевает запомнить правильную песню. Ему еще нужно долго тренироваться, чтобы довести исполнение до совершенства, но этот этап он успешно проходит и без поступления дофамина в верхний вокальный центр. В дальнейшем такой самец поет правильно.

Выяснилось также, что если у ученика во время контакта с наставником временно заблокировать дофаминовые рецепторы в верхнем вокальном центре (но не в так называемой области X и не в других отделах мозга, связанных с пением), то обучение

не происходит. Удалось также показать, что дофаминовые сигналы, приходящие в вокальный центр из PAG, усиливают восприимчивость нейронов этого центра к сигналам, которые поступают от слуховых зон. Дофамин, таким образом, делает верхний вокальный центр более чутким к звукам песни, что и способствует ее выучиванию.

Если все это верно, то следует ожидать, что искусственная стимуляция дофаминэргических нейронов PAG должна влиять на обучение молодых самцов примерно так же, как и присутствие живого учителя. Чтобы это проверить, был поставлен решающий эксперимент с использованием методов оптогенетики. Молодым самцам вводили в PAG вирусы, экспрессирующие каналородопсин – белок одноклеточной водоросли, который заставляет нейроны возбуждаться от света. У таких самцов выброс дофамина нейронами PAG можно регулировать при помощи вставленных в мозг световодов. Опыты показали, что искусственное возбуждение нейронов PAG успешно заменяет присутствие учителя. Если молодому самцу со световодом в голове дать послушать запись песни, одновременно заставляя (при помощи света) нейроны PAG выбрасывать дофамин, то самец выучивает песню, не видя живого наставника.

Таким образом, удалось доказать роль мезокортикального дофаминового пути в социальном обучении у амадин. Дофаминовые сигналы, которые посылаются нейронами PAG в верхний вокальный центр, кодируют социально значимую информацию (в данном случае – о присутствии подходящего учителя). Эти сигналы влияют на то, как верхний вокальный центр будет реагировать на поступающую сюда же слуховую информацию: будет ли она выучиваться или игнорироваться.

Все это сильно напоминает то, что известно про устройство аналогичных нейронных контуров в мозге млекопитающих. Исследователи даже провели параллель между певчими птицами и приматами: и у тех и у других в моторных и премоторных областях коры повышено (по сравнению с другими птицами и млекопитающими) число аксонных окончаний дофаминовых нейронов. Возможно, в обоих случаях дофаминовые сигналы, несущие информацию о социальном контексте, обеспечивают повышенную способность к имитации и выучиванию действий сородичей.

Шимпанзе учатся друг у друга навыкам полезным и не очень

Как показывают предыдущие разделы, сегодня уже можно долго рассказывать о социальном обучении и культурных традициях у животных, даже не упоминая шимпанзе. Накопилось достаточно материала по черепахам, шмелям, зебровым амадинам, синицам, диким баранам и другим животным. Но пора, как говорится, и честь знать. Переходим наконец к шимпанзе, о чьей культуре мы за последние годы тоже узнали много нового.

Прогресс в этой области достигнут в основном благодаря колоссальным исследовательским усилиям – изучение диких шимпанзе ведется в последние годы с небывалым размахом.

Например, в тропическом лесу Будонго у реки Сонсо в Уганде за одной из групп шимпанзе наблюдают уже более 20 лет. Это позволило получить важные сведения о социальном обучении у наших ближайших живых родственников. Так, в статье, опубликованной в 2014 году в журнале *PLoS Biology*, ученые, представляющие несколько мировых научных центров, сообщили о прямо-таки классическом случае распространения поведенческой инновации путем социального обучения (*Hobaiter et al.,* 2014).

Шимпанзе часто используют пережеванный комок листьев, чтобы добыть воду из небольших углублений в земле или мед из дупел деревьев, – такой комок работает как губка. Этот поведенческий обычай широко распространен в разных (хотя и не во всех) популяциях шимпанзе. Есть эта традиция и у группы из Будонго. Но однажды (известно даже точное время этого события: в 9 утра 14 ноября 2011 года) альфа-самец, подойдя к недавно образовавшейся глубокой яме с водой, естественному колодцу, применил другую технологию: ободрал мох со ствола дерева и затем использовал его в качестве губки вместо обычного в таких случаях комка листьев. Кроме наблюдателей-людей эту новую технологию увидела и альфа-самка. В течение следующих шести дней новый способ начали использовать семь других членов группы.

Естественно было задаться вопросом: как распространялась инновация среди членов группы? Возможны

два варианта. Первый – спонтанное независимое обретение нового навыка несколькими особями, связанное с новыми экологическими условиями (в данном случае – с образовавшимся колодцем) и, соответственно, с новыми жизненными возможностями. Второй вариант – социальное обучение, когда один член коллектива так или иначе перенимает у другого его изобретение.

Случай с моховыми губками оказался редкой удачей, позволив однозначно ответить на этот вопрос. В течение шести дней после регистрации нового поведения наблюдатели отслеживали перемещения, встречи и контакты всех членов группы, фиксируя время произошедших эпизодов. Так что они могли уверенно указать, кто из семи новых пользователей моховых губок с кем встречался и у кого не только имел возможность подсмотреть новшество, но и на самом деле его подсмотрел. Эти наблюдения схематично показаны на рисунке 11.4.

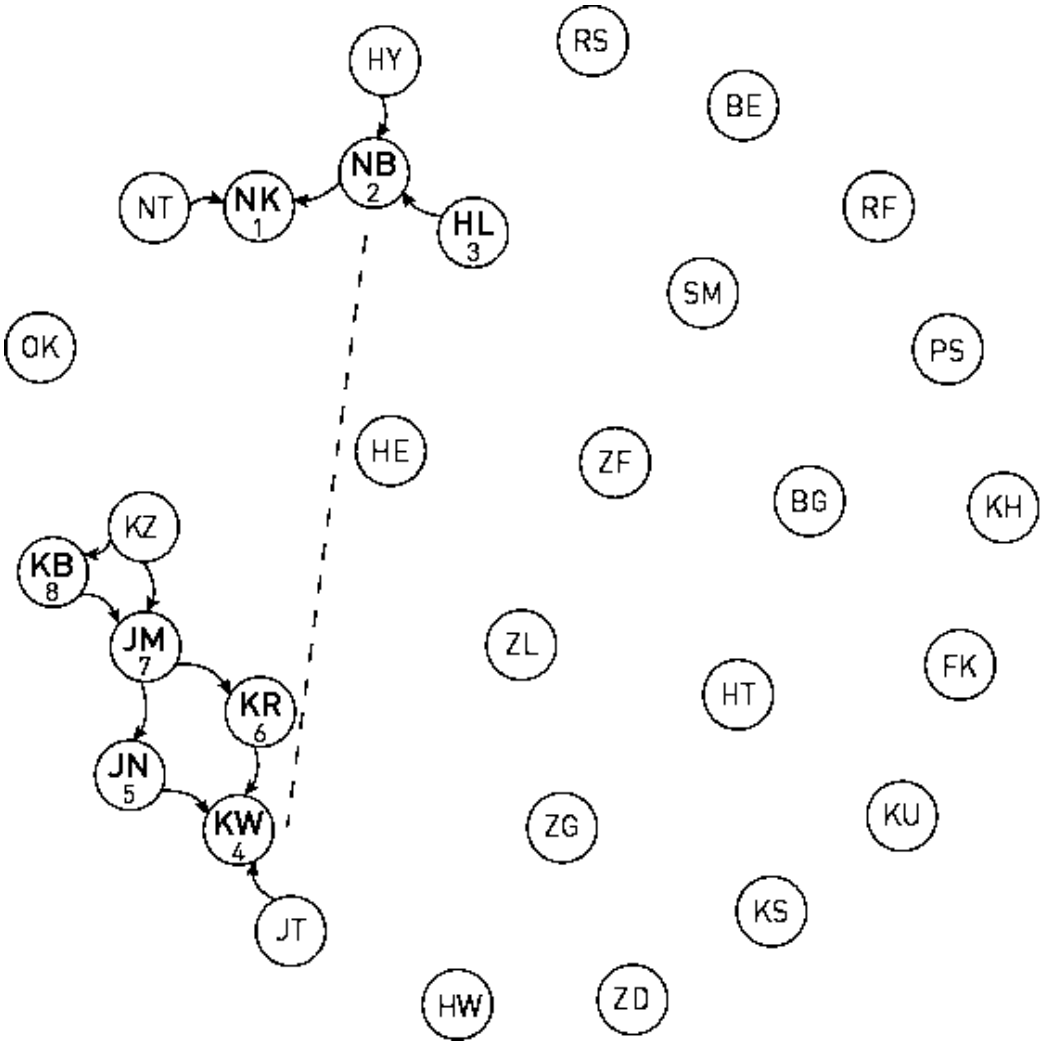


Рис. 11.4. *Схема распространения в группе шимпанзе нового навыка добывания воды из колодца при помощи губки из мха. Кружки обозначают членов группы, обосновавшейся у колодца; буквы – индивидуальные обозначения обезьян. Жирным шрифтом отмечены те, кто освоил новую технологию добычи воды, а цифры указывают на очередность обретения этого навыка. Стрелками показано, кто у кого подсмотрел новую технологию с моховой губкой – острие направлено от наблюдателя к демонстратору. Пунктирная линия – сомнительный случай обучения, когда самка KW вроде бы не видела, как другие особи пользуются мхом, но освоила новую технологию после того, как подобрала использованную губку. Из* Hobaiter et al., 2014.

Столь четкая картина практически исключает вероятность многократного спонтанного обретения инновации. Новый

навык, очевидно, распространился путем социального обучения.

Ученые подчеркивают, что пример с моховыми губками – чуть ли не первый доказанный случай социального обучения в дикой природе. Безусловно, сейчас уже известно внушительное число навыков и обычаев у животных, которые варьируют от места к месту, напоминая локальные культуры (*Whiten et al.,* 1999). Такие локальные паттерны поведения характерны не только для обезьян, но и для других животных. Проблема с ними в том, что не удавалось проследить процесс обучения вживую. Ставятся и соответствующие эксперименты в лабораториях, но попробуй докажи, что лабораторные результаты адекватно отражают то, что происходит в природе. Так или иначе, сегодня благодаря исследованиям, подобным наблюдениям в лесу Будонго, сомнения в реальности распространения новых навыков путем социального обучения у шимпанзе можно уверенно отбросить.

В том же 2014 году стал известен еще один бесспорный пример социального обучения у полудиких шимпанзе из приюта для животных Чимфунши (*Chimfunshi Wildlife Orphanage*) в Замбии. Ученым удалось документировать распространение забавной причуды – засовывать в ухо длинную травинку (илл. XXV на цветной вклейке; *Van Leeuwen et al.,* 2014).

Родоначальницей этого обычая была самка по имени Джули. За три года, с 2010-го по 2012-й, моду переняли восемь из двенадцати членов ее группы. В трех соседних группах удалось увидеть лишь одно животное, разгуливающее с травинкой в ухе. После смерти Джули в 2013 году две обезьяны продолжали эту странную традицию.

Ясно, что травинка в ухе не имеет никакого адаптивного смысла – по крайней мере, она вряд ли способствует выживанию или успешному размножению. Это действительно похоже на случайную моду или символический знак. Хотя кто знает, может быть, подобные “знаки отличия” как-то влияют на социальный статус, производя некое впечатление на сородичей. Так или иначе, это один из немногих случаев документированной культурной традиции, не имеющей отношения к адаптивным технологическим процессам (другой пример описан в книге 2: глава 1, раздел “Критическая самооценка и «метапознание»”, подраздел “Дикие девочки-шимпанзе играют в куклы”).

Есть ли у шимпанзе настоящее учительство?

Если хочешь помочь голодному, дай ему не рыбу, а удочку. Исследования американских приматологов Дэвида Моргана и Крикетт Санз показали, что эта мудрость знакома не только людям, но и нашим ближайшим родственникам – шимпанзе.

Санз и Морган много лет наблюдают за популяцией совершенно диких, “не испорченных” контактами с человеком шимпанзе в так называемом Треугольнике Гуалуго в Конго, одном из самых нетронутых, как считается, мест в африканских лесах. Исследователи обнаружили, что у здешних шимпанзе есть свой хитроумный способ добывания термитов, более сложный и эффективный, чем те, что используются другими популяциями. Шимпанзе из Треугольника Гуалуго охотятся на термитов при помощи специальных “удочек” с размочаленными концами. Чтобы изготовить такую удочку, нужно сначала найти подходящее растение из семейства марантовых, откусить или выдрать из земли стебель, отделить от него лист, а затем размочалить конец стебля зубами или пальцами, превратив его в подобие кисточки. Кроме удочки обезьяны используют второе орудие – прочную палку, чтобы расковырять одно из запечатанных выходных отверстий на поверхности термитника. Через эту дырку удочка просовывается внутрь термитника. Специальные эксперименты показали, что размочаленный конец резко повышает уловистость снасти (рис. 11.5).

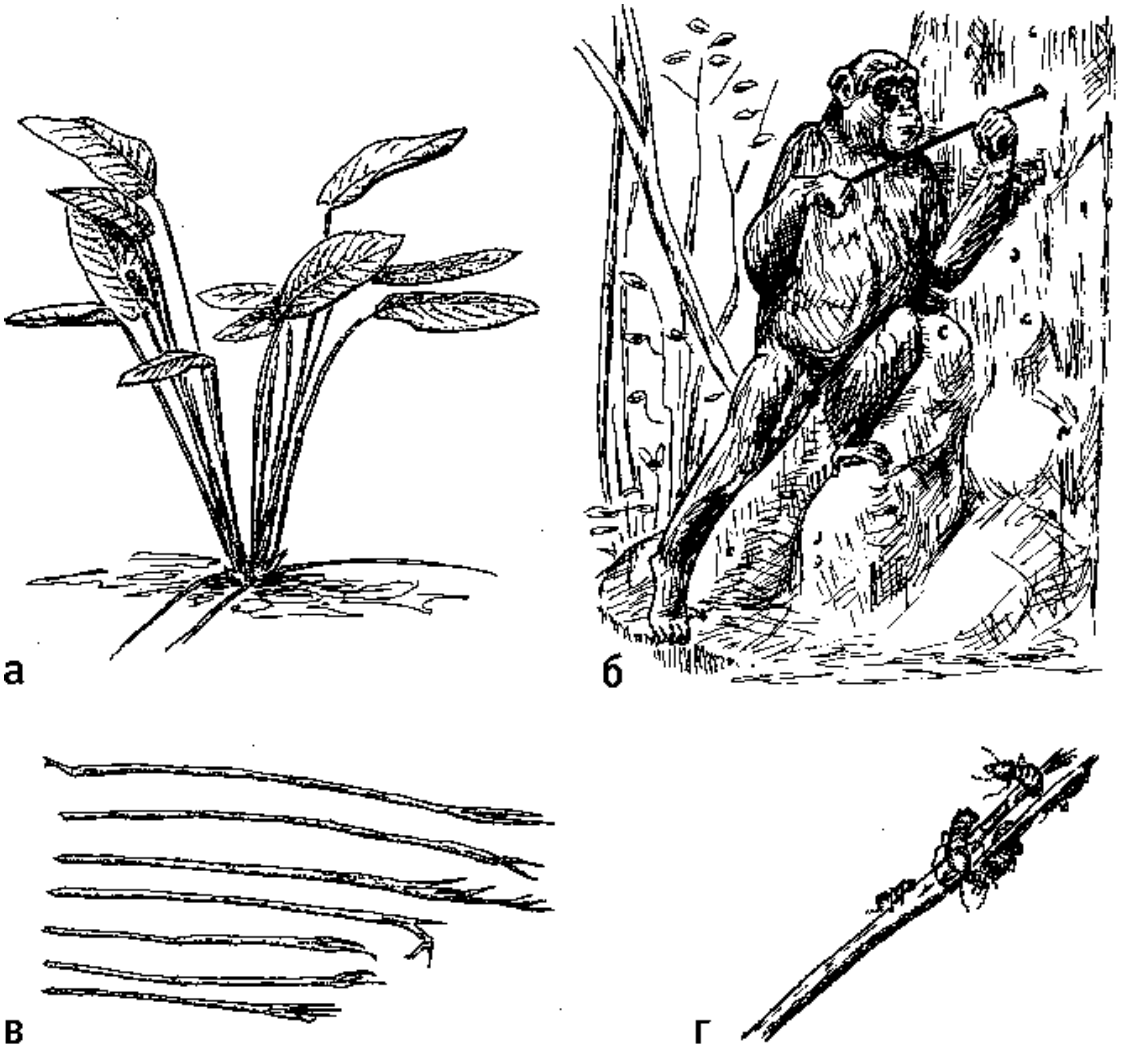


Рис. 11.5. *Шимпанзе из национального парка Нуабале-Ндоки добывают термитов при помощи “удочек” с размоченными концами.* а – *одно из травянистых растений семейства марантовых, из стеблей которых шимпанзе изготавливают свои удочки;* б – *шимпанзе, занятый добычей термитов;* в – *удочки, найденные возле термитников;* г – *термиты, пойманные обезьяньей удочкой.*

Было также замечено, что самки часто приходят к термитнику вместе с детенышами и отдают им свои удочки, тем самым, вероятно, помогая детворе осваивать полезный навык. Обнаружив эти факты, Морган, Санз и их коллеги попытались выяснить, можно ли данное поведение считать целенаправленным *учительством* (*Musgrave et al.,* 2016).

Учительство – одна из самых сложных и редких форм социального обучения у животных. Учительство может резко повышать эффективность социального обучения и устойчивость

культурных традиций. Чуть забегая вперед, заметим, что, по мнению некоторых специалистов, учительство могло сыграть ключевую роль в коэволюции мозга и культуры у гоминид.

Доказать наличие целенаправленного учительства у того или иного вида животных – непростая задача, поскольку цели и намерения животного невозможно определить напрямую. Особенно если наблюдения ведутся в природе и подопытных нельзя запихнуть в томограф или вставить им в мозг электроды. Единственное, что можно сделать, – это разработать некие формальные критерии, которым должен соответствовать поведенческий акт, чтобы его можно было считать, например, проявлением эмпатии, агрессии или, как в данном случае, действием, предпринятым с целью помочь другой особи чему-то научиться.

Предложено четыре формальных критерия обучающего поведения:

1) поведенческий акт должен происходить в присутствии обучаемого;

2) он не должен приносить немедленной выгоды учителю, более того, желательно, чтобы он требовал от учителя каких-то жертв или затрат (например, времени и сил);

3) он должен способствовать обучению ученика;

4) поведение учителя должно зависеть от степени компетентности обучаемого: например, если действие совершается в присутствии особи, не владеющей данным навыком, но не совершается, если наблюдатель уже им владеет, то это аргумент в пользу того, что действие является обучающим.

До сих пор лишь у единичных видов животных удалось доказать наличие поведения, полностью соответствующего этим строгим критериям. Самые веские подтверждения существования учительства получены пока, как ни странно, даже не для приматов, а для сурикатов (*Thornton, McAuliffe,* 2006), муравьев (*Franks, Richardson,* 2006) и пегих дроздовых тимелий, *Turdoides bicolor* (*Raihani, Ridley,* 2008). Сурикаты, например, учат детенышей охотиться на скорпионов, предоставляя ученику для тренировки скорпионов с

оторванным жалом. Муравьи *Temnothorax albipennis*, знающие, где находится источник пищи, показывают дорогу своим неосведомленным товарищам, терпеливо дожидаясь, пока новичок осматривается, запоминая дорожные приметы. Дроздовые тимелии, кормя птенцов, издают мурлыкающие звуки, что позволяет птенцу усвоить связь между мурлыканьем и кормлением, – в дальнейшем те же звуки используются старшими птицами, чтобы подзывать подросшую молодежь к обнаруженному источнику пищи. Немногочисленные и чуть менее убедительные данные такого рода имеются по некоторым кошачьим (*Caro, Hauser,* 1992) и нечеловекообразным обезьянам (*Maestripieri,* 1995).

Морган, Санз и их коллеги установили видеокамеры возле термитников в районе проживания изучаемой популяции шимпанзе и обработали в общей сложности 224 часа видеозаписей (*Musgrave et al.,* 2016). Всего удалось зарегистрировать 96 случаев передачи удочки от одной особи к другой. Почти всегда донором была взрослая самка, а реципиентом – ее маленькая дочь или сын. Был также один случай передачи удочки самкой-подростком своей маленькой сестре. Кроме того, в двух случаях удочка перешла от одной взрослой особи к другой, в четырех – от детеныша или подростка к взрослой особи и в двух – от одного детеныша к другому. Для дальнейшего анализа ученые отобрали случаи передачи удочки наиболее типичной категории – от взрослой особи к детенышу (рис. 11.6).

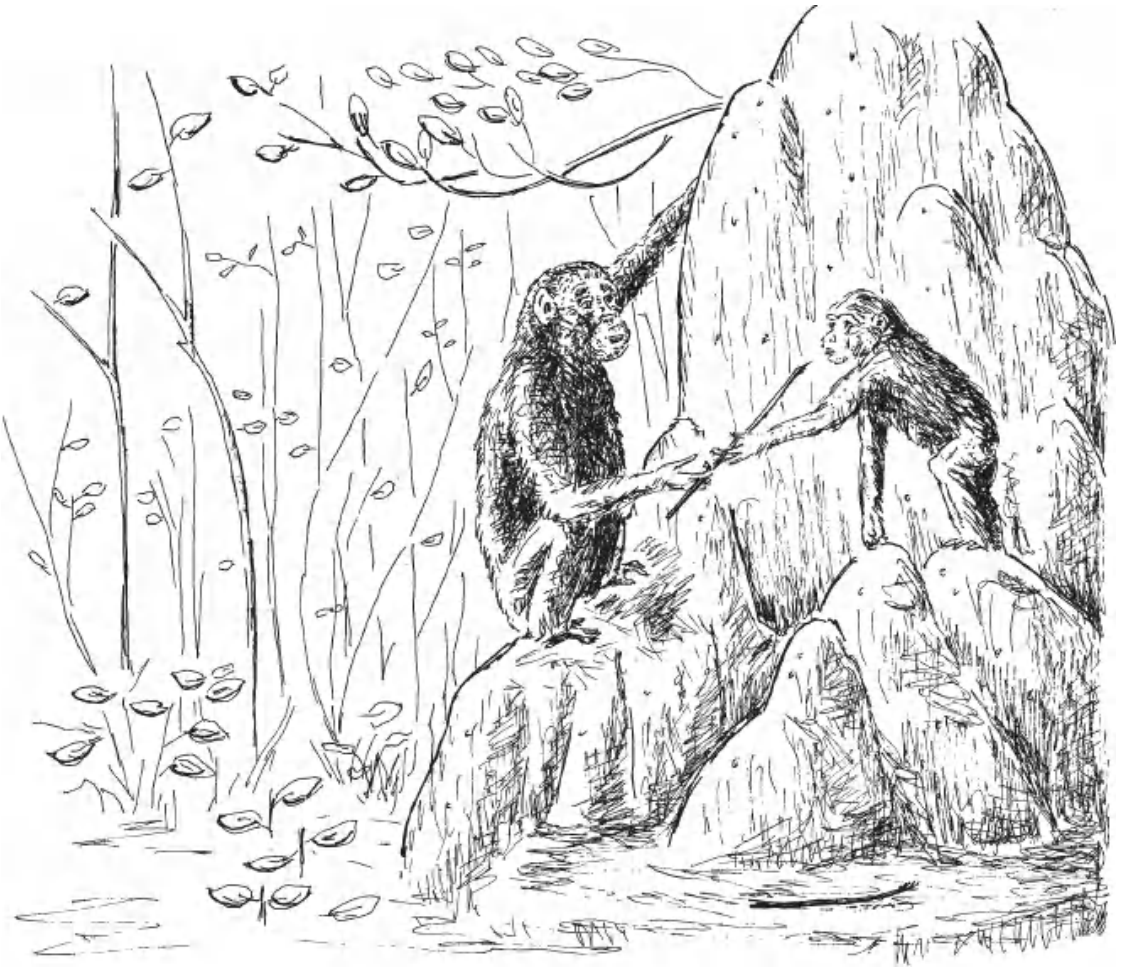


Рис. 11.6. *Самка передает детенышу свою удочку для ловли термитов. Ниже на уступе термитника лежит запасная удочка – предусмотрительная самка захватила ее с собой и через несколько секунд начнет ей пользоваться.*

Понятно, что первый “критерий учительства” автоматически соблюдался во всех этих случаях, поскольку нельзя передать кому-то удочку, если рядом никого нет. Соответствие четвертому критерию можно усмотреть в том факте, что в подавляющем большинстве случаев взрослая, опытная самка передавала орудие детенышу, то есть заведомо менее компетентной особи. Поэтому в ходе статистической обработки данных ученые сосредоточились на втором и третьем критериях.

Платит ли мать какую-то цену за то, что передает своему отпрыску удочку? Чтобы ответить на этот вопрос, исследователи в деталях проанализировали поведение донора и реципиента в течение 30 секунд до передачи удочки и еще 30 секунд после. Столь короткий период наблюдений связан с

тем, что обезьяны изучаемой популяции обычно проводят у термитника совсем немного времени (в среднем 2,5 минуты за один подход), да и в течение этого времени не всегда находятся в поле зрения видеокамеры. Оказалось, что донор (то есть мать) до передачи удочки тратит больше времени на добывание термитов, чаще засовывает удочку в термитник и съедает больше насекомых, чем после передачи. Конечно, этот результат, мягко говоря, ожидаем: трудно засовывать в термитник палочку, если вы отдали ее ребенку. Тем не менее он подтверждает, что отдать детенышу удочку – действие для самки не бесплатное. Ей в результате достается меньше лакомства. Таким образом, передача удочки соответствует второму критерию учительства.

Что касается реципиента (детеныша), то он, как можно догадаться, после получения удочки больше времени уделял ловле термитов, чаще засовывал удочку в термитник и съедал больше насекомых, чем до передачи. Этот сам собой разумеющийся результат формально подтверждает, что реципиент благодаря действию донора получает возможность попрактиковаться, а это, надо полагать, способствует лучшему усвоению полезного навыка. Впрочем, для того чтобы строго доказать эффективность учительства, понадобятся дополнительные исследования.

Альтернативное объяснение состоит в том, что самка, возможно, отдает детенышу удочку не для того, чтобы тот поучился, а просто чтобы он отстал. Действительно, все без исключения случаи передачи удочки были инициированы реципиентом: детеныш, видя, как его мамаша с аппетитом уплетает термитов, выклянчивает у нее удочку. Однако, как справедливо отметили исследователи, самка все же ничего материального (покой не в счет!) не выигрывает от передачи удочки, а только проигрывает: пока ребенок клянчит, она успешно добывает себе термитов, а оставшись без удочки, лишается и угощения. Таким образом, если измерять успешность стратегии добытыми термитами (а чем еще ее измерять в данном случае?), то передача удочки детенышу – стратегия явно проигрышная. Если у нее есть практический смысл, то он может состоять только в пользе, получаемой детенышем.

Самое интересное, что некоторые самки используют два хитроумных приема, позволяющих минимизировать учительские затраты. Первый состоит в том, чтобы принести с

собой одну-две запасные удочки (см. рис. 11.6). Это действительно мудрое решение, свидетельствующее о способности планировать будущее. Предусмотрительные самки заранее изготавливают и берут с собой к термитнику несколько удочек, потому что быстро сделать новую прямо на месте вряд ли получится: для этого годятся лишь немногие виды растений, а добытый стебель требует довольно тщательной обработки. За период наблюдений такую удивительную предусмотрительность проявили три разных самки, одна из них – дважды.

Второй способ и ребенку помочь, и себя не обделить основан на том, что из одной удочки можно ловким движением сделать две, расщепив ее вдоль волокон. При этом обе половинки обычно сохраняют кисточку на конце, пусть и не такую пышную. Этим приемом воспользовались как минимум шесть разных самок в одиннадцати случаях.

Ученые полагают, что им удалось доказать наличие учительства у шимпанзе не менее строго, чем это было сделано для сурикатов, муравьев и пегих дроздовых тимелий, и даже чуть более строго, чем для макак, тамаринов и некоторых хищных. Теория предсказывает, что дорогостоящее учительство (как своеобразный вариант альтруизма; книга 2, глава 5) в ходе эволюции может развиться в тех случаях, когда полезный навык слишком сложен, чтобы успешно овладеть им при помощи более простых форм социального обучения, таких как подражание. По-видимому, это в полной мере относится к изощренной технологии ужения термитов, применяемой шимпанзе из Треугольника Гуалуго. С эволюционной точки зрения самке выгоднее, чтобы ее детеныш побыстрее освоил ценный навык, чем самой съесть пару лишних термитов.

Причуды местной культуры

Как мы знаем, использование каменных орудий считается важнейшей особенностью поведения наших предков гоминид, которая сыграла немалую роль в антропогенезе. Впрочем, другие обезьяны тоже используют камни для разных практических целей. По крайней мере три вида обезьян умеют раскалывать камнями орехи и другие съедобные объекты, заключенные в твердую оболочку: шимпанзе, макаки-крабоеды и чернополосые капуцины. В некоторых группах шимпанзе существует устойчивая традиция колки орехов камнями, причем технические приемы различаются в разных сообществах (книга 2, глава 1, раздел “Все дело в объеме рабочей памяти?”). Шимпанзе (как и капуцины, см. раздел “Впрочем, орудия ли это?” в главе 1) могут заниматься этим в одних и тех же местах веками и даже тысячелетиями, что приводит к формированию настоящих археологических слоев. Кроме того, самцы шимпанзе швыряются камнями и палками в недругов, чтобы напугать их или прогнать. Аналогичное поведение описано у павианов, капуцинов и японских макак.

Макаки-крабоеды раскалывают камнями раковины моллюсков и панцири крабов (*Malaivijitnond et al.,* 2007).

Чернополосые капуцины, как мы уже знаем из первой главы, часто используют камни для раскалывания орехов. А еще они иногда стучат камнями по стволам деревьев. Некоторые ученые полагают, что таким способом они отпугивают хищников. Кроме того, самки этих обезьян, готовые к спариванию, швыряют камни в самцов (пушистых, флегматичных и очень смешных), чтобы обратить на себя внимание. Другой вариант того же поведения – дернуть самца за хвост и отскочить. Самец, в которого самка попала камнем, делает вид, что сердится. Но его угрожающие жесты и позы почему-то не очень пугают самку, и дело обычно заканчивается спариванием. Примерно так же самец реагирует на камень, пролетевший мимо или упавший поблизости (вообще-то самки чаще промахиваются, чем попадают в цель, и ведь никак не узнаешь, нарочно они промахиваются или случайно). В одних сообществах самки демонстрируют это поведение очень часто (но только в период, когда готовы к спариванию), в других – редко или никогда. Это говорит о том, что данное поведение не

врожденное и передается путем социального обучения (*Falótico, Ottoni,* 2013).

Во всех этих случаях манипуляции с камнями приносят обезьянам явную пользу (кроме, может быть, стучания камнем о дерево, поскольку эффективность такого способа отпугивания хищников далеко не очевидна). Но обезьяны могут орудовать камнями и просто так, без всякой выгоды, как в случае с капуцинами, раскалывающими камни, по-видимому, просто для забавы (см. раздел “Впрочем, орудия ли это?” в главе 1). Лучше всего это явление изучено у японских макак, которые часто производят с камнями действия, не связанные ни с добычей пропитания, ни с другими прагматическими целями: бросают оземь, колотят друг об друга, подолгу таскают с собой, складывают кучками. Это поведение даже получило специальное глубокомысленное название “манипулирование камнями” (*stone handling behavior*) и активно изучается. В частности, показано, что вид кучи камней, сложенной другими особями (или экспериментаторами), стимулирует у макак данное поведение. Таким образом, оно в определенном смысле является заразным, как зевота. По-видимому, оно передается негенетическим путем через поколения, то есть представляет собой элемент культуры (*Leca et al.,* 2010).

В 2016 году похожее, но еще более сложное и странное поведение было обнаружено у шимпанзе (*Kühl et al.,* 2016). Открытие сделано в рамках большого международного проекта по наблюдению за шимпанзе в природных условиях (*Pan African Programme: The Cultured Chimpanzee*). Участники проекта в течение 14–17 месяцев вели наблюдения на 34 участках, разбросанных по всему ареалу обыкновенного шимпанзе от Сенегала до Танзании. В большинстве этих точек систематическое изучение шимпанзе прежде не проводилось. Идея проекта основана на предположении, что данные, собранные ранее в немногочисленных районах, могут давать очень неполное представление о поведении наших ближайших родственников в природе. В последнее время стало очевидно, что разные группы шимпанзе сильно различаются по своему поведению, причем различия эти связаны с культурным, а не с генетическим наследованием поведенческих особенностей. Следовательно, наблюдая за не изучавшимися ранее группами шимпанзе, можно обнаружить новые культурные традиции.

Эти ожидания оправдались. Впервые ученые услышали, как шимпанзе колотят камнем о дерево, в 2010 году в Гвинее-

Бисау. Первое наблюдение необычного поведения, выполненное по всем правилам, было сделано в марте 2011 года в Гвинее, после того как там нашли полое дерево со странными отметинами. Вскоре поблизости были найдены и другие деревья с такими же отметинами и множеством разбросанных вокруг камней. После этого на всех 34 участках был проведен тщательный поиск таких деревьев. Возле каждого установили видеокамеры, реагирующие на движение.

Выяснилось, что новое поведение, получившее название “накопительное бросание камней” (*accumulative stone throwing*), встречается лишь в четырех сообществах шимпанзе из более чем сорока изученных. Все они приурочены к западной части ареала, где обитает западный подвид *Pan troglodytes verus*. Все четыре сообщества находятся в разных государствах (Гвинея, Гвинея-Бисау, Либерия и Кот-д’Ивуар). Ни в тридцати других точках наблюдений, ни в ранее изученных районах, где за шимпанзе наблюдают годами, ничего подобного замечено не было.

Это поведение складывается из следующих элементов. Шимпанзе подходит к дереву с камнем в руке или берет один из камней, валяющихся под деревом либо сложенных в дупле. При этом налицо признаки эмоционального подъема и поведенческие элементы, характерные для “мужских демонстраций”: взъерошенная шерсть (пилоэрекция), раскачивание, передвижение на задних конечностях. Возбуждение проявляется в характерном крике, который в русской литературе называют “долгим криком”, а в английской – *pant-hoot*. Затем обезьяна либо колотит камнем по дереву, либо с силой бросает камень об ствол, либо швыряет его в дупло или расщелину между корнями (илл. XXVI на цветной вклейке). Обычно в этот момент или сразу после него интенсивность крика достигает максимума (так называемая кульминация долгого крика). После этого иногда совершаются другие действия, характерные для мужских демонстраций (например, некоторые шимпанзе начинают барабанить руками и ногами по дереву), а иногда обезьяна просто успокаивается и идет себе дальше.

О масштабе проведенных наблюдений наглядно свидетельствует тот факт, что число авторов обсуждаемой статьи – 80 – превышает число актов накопительного бросания камней, которые в итоге удалось заснять (64). Большинству исследователей не повезло: они вели наблюдения в районах, где

шимпанзе не бросают камни в деревья. Но их тоже, конечно, по справедливости включили в число авторов, ведь они участвовали в сборе данных наравне со всеми.

Таким образом, у шимпанзе обнаружен новый тип поведения, связанный с использованием камней. Исследователи называют это поведение “ритуализованным”, делая оговорку, что понятие “ритуал” не имеет точного определения. В данном случае имеется в виду, что действия стереотипны, не приносят никакой очевидной пользы, систематически осуществляются в одних и тех же местах – возле определенных деревьев, обычно с дуплом или расщелиной в корнях. В нескольких случаях было замечено, что одна и та же особь неоднократно возвращается к одному дереву и бросает в него камни.

Поведение назвали “накопительным бросанием”, потому что в результате этих действий под избранным деревом или в его дупле накапливаются груды камней. В разных дуплах авторы насчитали от 4 до 37 камней массой от 0,2 до 17 килограмм (в среднем от 1 до 3 килограмм). Многие камни явно использовались обезьянами многократно. Очевидно, что такие каменные скопления могут сохраняться неопределенно долго, поэтому данное открытие, помимо прочего, представляет методологический интерес для археологов палеолита. Оно также важно для “археологии шимпанзе”, которая до сих пор ограничивалась раскопками мест вековой колки орехов. Теперь можно поискать еще и места векового бросания камней в деревья и тоже там покопать.

Ученые не поленились подсчитать частоту встречаемости дуплистых деревьев и камней на исследованных участках и пришли к выводу, что это не главный фактор, от которого зависит наличие или отсутствие данного поведения в местном сообществе шимпанзе. Там, где такое поведение наблюдается, камни и подходящие деревья присутствуют в большом количестве, но то же самое справедливо и для многих участков, где данное поведение не было зарегистрировано. Крайне маловероятным выглядит и предположение о том, что наличие такого поведения в некоторых группах шимпанзе определяется их генетическими особенностями. Почти наверняка здесь, как и в случае с колкой орехов и другими сложными формами орудийной деятельности, мы имеем дело с культурными традициями и социальным обучением, то есть с негенетической передачей поведенческого признака, сформировавшегося в рамках культурной, а не биологической эволюции.

К сожалению, мы не знаем, что думают и чувствуют шимпанзе во время этого занятия. Очевидно лишь, что они приходят в возбужденное состояние, а эмоции их носят скорее позитивный характер (об этом свидетельствует “долгий крик”, кульминирующий после швыряния камня). Сходство с типичными мужскими демонстрациями наводит на мысль, что данное поведение представляет собой вариант такой демонстрации. Но полной уверенности нет. Во-первых, однажды за подобными действиями застукали самку с детенышем на спине, а в другой раз – юную особь. Во-вторых, обезьяны нередко проделывают свои упражнения в одиночку, без свидетелей.

Приуроченность “накопительного бросания” к строго определенным деревьям, возможно, объясняется тем, что вид набросанных камней сам по себе служит стимулом, побуждающим обезьяну взять камень и что-нибудь с ним сделать (как у японских макак, о которых говорилось выше). Чем чаще шимпанзе бросают в дерево камни, тем больше камней набросано вокруг дерева и тем выше вероятность, что проходящий мимо шимпанзе заметит эти камни и ему тоже захочется размяться.

Это открытие навело исследователей на размышления о происхождении некоторых характерных элементов человеческого поведения. Во многих обществах в разные эпохи существовали – и продолжают существовать – всякого рода “особые” места, священные деревья и рощи, систематически используемые людьми для совершения стереотипных, не приносящих очевидной пользы действий. Горки из камней нередко используются для обозначения памятных и священных мест, где совершаются ритуальные действия, а также могил или, к примеру, границ земельных участков.

Можно, конечно, с порога отвергать все подобные параллели и настаивать, что различия между человеческим и обезьяньим мышлением слишком принципиальны, чтобы предполагать сходную психологическую основу даже у очень похожих действий. Однако, если бы такие побитые деревья, кучи камней со следами износа от многократного использования и заполненные камнями дупла были обнаружены археологами вблизи стоянки древних гоминид, находку наверняка связали бы с ритуальными действиями и приписали ей символический смысл.

Так или иначе, подобные открытия показывают, что интерес к каменным орудиям, характерный для наших предков с очень древних времен (см. разделы “Кто первым начал изготавливать каменные орудия?” и “Самые древние орудия” в главе 1; книга 1, глава 2, раздел “Обезьяна берет каменный нож”), не был уникальной особенностью только этой группы приматов. Сложная орудийная деятельность австралопитеков и ранних *Homo*, вероятно, развилась не на пустом месте и имела глубокие эволюционные корни.

Еще об одной интересной культурной традиции диких шимпанзе сообщили в мае 2019 года приматологи из Института эволюционной антропологии Общества Макса Планка в Лейпциге и Оснабрюкского университета (*Pika et al.,* 2019). Открытие было сделано в сравнительно малоизученном сообществе шимпанзе из национального парка Лоанго в Габоне. Ежедневные наблюдения за сообществом Рекамбо велись с июля 2016 по июнь 2018 года, причем не новомодным методом при помощи развешанных всюду видеокамер, а по старинке: ученые просто ходили за обезьянами и снимали их поведение на водонепроницаемые смартфоны. Большинство обезьян сообщества Рекамбо успели привыкнуть к антропологам и не обращают на них внимания.

Выяснилось, что большинство – семь из восьми – взрослых самцов сообщества время от времени ловят лесных черепах *Kinixys erosa* (зубчатых киникс) и поедают их, предварительно разбив брюшной щит (пластрон) черепашьего панциря мощными ударами о стволы или ветви деревьев (рис. 11.7). Кроме семи взрослых самцов, за этим занятием была замечена одна взрослая самка и два подростка обоего пола. Впрочем, ни самка, ни подростки не сумели расколоть пойманных черепах. Судя по всему, это требует немалой физической силы. Возможно, нужна и практика, чтобы отточить навык, но это пока только предположение.

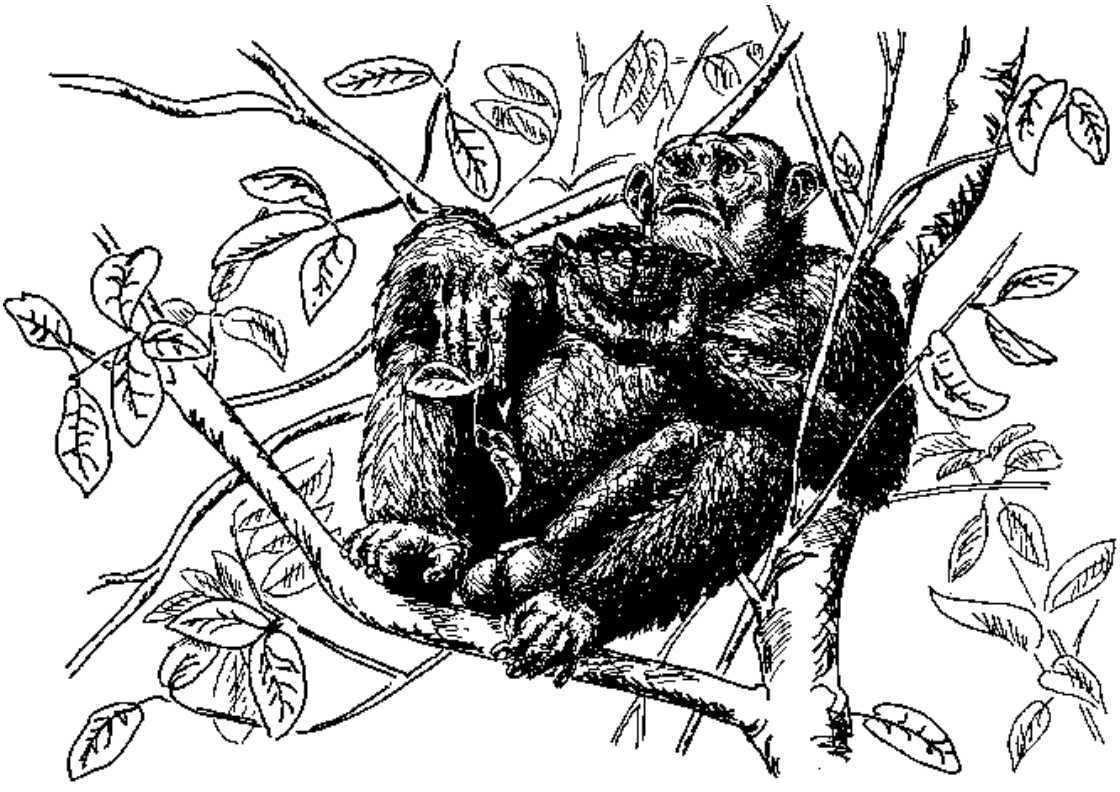


Рис. 11.7. *Шимпанзе лакомится черепахой, которую он только что поймал и расколол о ствол дерева.*

Иногда поймавший черепаху шимпанзе долго (до 11 минут) таскал ее с собой, прежде чем находил подходящую “наковальню”, чтобы расколотить добычу.

В общей сложности ученые пронаблюдали 38 случаев охоты на черепах. Лишь в четырех из них черепаха спаслась (охотник не сумел разбить панцирь, ни от кого не получил помощи и бросил добычу). Еще в четырех случаях обезьяна, поймавшая черепаху, сама не смогла ее расколоть, но на выручку пришел кто-то из старших самцов. В 23 случаях самец, расколовший черепаху, поделился мясом с сородичами, включая тех, кто нашел добычу, но не справился с разделкой.

Главным добытчиком оказался альфа-самец по имени Панди: на его счету 18 пойманных и 20 успешно расколотых черепах. В 13 случаях Панди поделился мясом с соплеменниками. Второе и третье место заняли самцы Литлгрей и Онумбу: каждый из них поймал и расколол по четыре черепахи, причем первый поделился с друзьями в двух случаях, а второй – в трех. Охотники не делились мясом, только если никто его у них не просил (или если рядом вообще никого не было). В ответ на выпрашивающие жесты угощение выдавалось

всегда. Ни драк, ни иных проявлений агрессии при поедании черепах исследователи не наблюдали.

Все замеченные случаи охоты на черепах приходятся на сухой сезон (с мая по октябрь), когда черепахи, во-первых, более активны и чаще попадаются на глаза, во-вторых, громче шуршат палой листвой. Исследователи не исключают, что шимпанзе в это время могут больше нуждаться в мясной пище, но это пока ничем не подтверждено.

Однажды вечером Панди, будучи в одиночестве, поймал и расколол черепаху, залез с ней на дерево, вкусно поужинал, но осилил только половину. Недоеденную добычу он пристроил в развилке ветвей. Затем спустился на землю, прошел около ста метров, залез на другое дерево, соорудил там себе гнездо и улегся спать. Утром он снова забрался на то дерево, где накануне (13 часов назад) оставил лакомство, и с аппетитом его прикончил.

Это чуть ли не первый случай припрятывания пищи на потом, задокументированный у диких шимпанзе. По мнению исследователей, если бы Панди не задумывался о будущем, а просто наелся и пошел спать (а потом проголодался, вспомнил об оставленном мясе и вернулся), то он, надо полагать, просто бросил бы недоеденную черепаху, а не стал бы аккуратно пристраивать ее в развилке ветвей.

Между тем некоторые исследователи до сих пор считают подобную предусмотрительность свойственной только человеку. Предполагается, что для этого нужны незаурядные когнитивные способности – ведь нужно понять, что хотя сейчас я сыт, но завтра опять проголодаюсь (книга 2, глава 1, раздел “Планы на будущее”). Конечно, многие птицы и млекопитающие (особенно грызуны) запасают пищу впрок, но они это делают, скорее всего, инстинктивно. Считается, что у человекообразных обезьян нет инстинктов в строгом смысле этого слова (врожденных сложных последовательностей действий), так что они могут полагаться только на собственную смекалку, жизненный опыт и социальное обучение.

Остается загадкой, почему данное поведение до сих пор не было замечено в других сообществах шимпанзе, в том числе там, где и черепах много, и наблюдения ведутся давно и тщательно. Например, шимпанзе из национального парка Тай в Кот-д’Ивуаре умело колют орехи, но не черепах. Либо тамошним обезьянам и без того хватает белковой пищи

(предположение, выглядящее крайне натянутым: когда живешь в лесу без магазина, хорошей еды много не бывает), либо это специфическая культурная традиция, некогда заложенная гениальным или просто удачливым первооткрывателем и сохраняющаяся в сообществе Рекамбо благодаря социальному обучению. В последнем случае мы допускаем, что у шимпанзе, не умеющего колоть черепах, очень мало шансов дойти до этого своим умом (или случайно наткнуться на удачную последовательность действий), однако для успешного копирования такого поведения мозгов у шимпанзе хватает. Не исключено, что подобные культурные традиции – сложные последовательности действий, позволяющие завладеть ценным ресурсом, – некогда сыграли важную роль в эволюции человеческого мозга и разума (см. главу 12).

Благодаря программе *Pan African Programme: The Cultured Chimpanzee* на сегодняшний день удалось собрать столько данных по культурным особенностям сообществ шимпанзе, что уже стало возможным выявление некоторых общих закономерностей. Так, в 2019 году исследователи обработали данные по 144 сообществам, показав, что богатство поведенческого репертуара шимпанзе убывает по мере роста антропогенной нагрузки (*Kühl et al.,* 2019). Одно из возможных объяснений состоит в том, что человеческая деятельность подрывает ресурсную базу диких шимпанзе и ведет к фрагментации местообитаний. В результате численность шимпанзе сокращается, а контакты между группами оказываются затруднены, что негативно сказывается на сохранении и распространении культурных традиций. Эти результаты показывают, что в охране нуждается не только генетическое разнообразие высших приматов, но и их культурное наследие.

Глава 12
Сопряженная эволюция мозга, социального обучения и культуры

Пора вернуться к разговору, начатому в главе 9, о положительных обратных связях, лежавших в основе сверхбыстрого развития мозга и разума у рода *Homo*. Мы упомянули три популярные идеи, а именно: 1) *“мозг для привлечения и выбора партнеров”* – половой отбор на интеллект (книга 1, глава 7); 2) *“мозг для повышения социального статуса”* – теория макиавеллиевского интеллекта, предполагающая, что основным стимулом для развития мозга у приматов являются сложные социальные отношения, требующие умения понимать мотивы и намерения соплеменников, предвидеть их реакции на свои поступки, хитрить, манипулировать и заботиться о своей репутации (книга 2, глава 4); 3) *“мозг для внутригрупповой кооперации”* – теория, согласно которой развитие мозга подстегивалось межгрупповой конкуренцией, достаточно жесткой, чтобы хорошими шансами на выживание и размножение обладали лишь члены сплоченных коллективов, способных к организованным действиям на благо всей группы (книга 2, глава 5). В последнее время в научной литературе стал чаще обсуждаться еще один возможный механизм самоподдерживающейся эволюции мозга и разума – “мозг для социального обучения и культуры”. Этот механизм, потенциально способный вобрать в себя и объединить три предыдущие идеи (и сверх того некоторые другие), называют *культурным драйвом* или *гипотезой культурного мозга*. О нем и пойдет речь в заключительной главе.

Культура и мозг развивают друг друга

О культурном драйве подробно рассказывает Кевин Лаланд, эволюционный биолог из Сент-Эндрюсского университета, в своей книге “Неоконченная симфония Дарвина. Как культура создала человеческий разум” (*Laland,* 2017)[55].

Впервые термин “культурный драйв” в смысле, похожем на нынешний, использовал выдающийся генетик Алан Уилсон (1934–1991). Между прочим, именно пионерские работы Уилсона по ДНК-генеалогии легли в основу концепции “митохондриальной Евы”, породившей так много кривотолков. Но о митохондриальных Евах мы уже рассказали (книга 1, глава 3, раздел “Митохондриальная Ева и игрек-хромосомный Адам в африканском Эдеме”), а сейчас речь о другой идее Уилсона – о культурном драйве. В статье, опубликованной в 1985 году в журнале *Scientific American*, Уилсон предположил, что развитие когнитивных способностей, в том числе способностей к социальному обучению и культурной передаче поведенческих признаков, может ускорять биологическую эволюцию (*Wilson,* 1985).

Идея в следующем. Животные, более сообразительные и более других способные к обучению, чаще изобретают новые варианты поведения и эффективнее передают поведенческие инновации сородичам (например, младшие учатся у старших). Так создаются культурные традиции. Они формируют поведение животных, тем самым создавая новые направления отбора. Допустим, к примеру, что некие животные научились залезать на деревья при виде хищника и это поведение сохраняется в популяции как культурная традиция. Если оно сильно повышает выживаемость, то отбор будет благоприятствовать тем индивидам, которые быстрее учатся этому поведению и эффективнее его осуществляют. Это может привести как к улучшению врожденных способностей к обучению, так и к эволюции цепких пальцев и когтей. Такое поведение даже может в итоге стать инстинктивным, то есть животные будут уже без всякого обучения, на автомате карабкаться вверх по стволам при виде хищника. Правда, у приматов наличие инстинктов в строгом этологическом смысле (то есть сложных и полностью врожденных последовательностей действий, совершаемых в ответ на определенный стимул) под большим сомнением: совсем без

обучения никакое сложное адаптивное поведение у них не формируется. Так или иначе, в рассматриваемой гипотетической ситуации *сначала* возникает поведенческая (культурная) традиция, а уже потом эта традиция, меняя направленность и силу отбора, заставляет популяцию эволюционировать в новом направлении. Получается, что культура направляет эволюцию. Чем лучше развиты у животных умственные способности (включая умение учиться у других), тем сильнее эволюция должна зависеть от культуры.

Вообще-то мы уже рассказывали об этом эволюционном механизме, хоть и под другим названием (книга 2, глава 3, раздел “Эффект Болдуина: обучение направляет эволюцию”). Вдобавок к *культурному драйву* и *эффекту Болдуина* есть еще и третий термин с похожим смыслом – *создание культурной ниши*. Последний термин подчеркивает, что животные, приобретая новое поведение, тем самым фактически создают себе новую экологическую нишу со всеми вытекающими из этого эволюционными последствиями (*Laland et al.,* 2001; *Laland, O’Brien,* 2011).

Например, если все научатся заворачиваться в шкуры при наступлении холодной погоды или разделывать туши крупных животных каменными орудиями, чтобы эффективно конкурировать за мясные ресурсы саванны с гигантскими гиенами и другими падальщиками, то чем это не новая экологическая ниша, к которой популяция теперь неизбежно начнет адаптироваться под действием естественного отбора? Адаптация к такой культурной нише может иметь важные эволюционные последствия: от уменьшения зубов, челюстей и кишечника и ослабления энергетических ограничений на рост мозга до утраты волосяного покрова. Правда, люди утратили шерсть, скорее всего, не из-за одежды, а из-за появления постоянных поселений и обострившихся в связи с этим проблем с паразитами (книга 2, глава 5, раздел “Мораль и отвращение”). Или, может быть, это произошло в рамках адаптации к бегу на длинные дистанции под палящим солнцем – некоторые африканские охотники-собиратели до сих пор практикуют *охоту выносливостью*, преследуя зебру или антилопу до полного изнеможения быстроногой жертвы. Подробный разбор гипотез, предложенных для объяснения человеческой безволосости, приведен в книге Александра Соколова “Странная обезьяна. Куда делась шерсть и почему люди разного

цвета” (*Соколов,* 2020). Нам сейчас важно осознать, что и одежда, и постоянные поселения, и охота выносливостью – все это не что иное, как культурные традиции, формирующие культурную нишу. Эти адаптации прописаны в культуре, а не в генах. Но вот отсутствие шерсти и чрезвычайно сильное развитие потовых желез у людей – это уже настоящие биологические, то есть генетически обусловленные, адаптации. Адаптации к культурной нише, развившиеся под действием естественного отбора, направлявшегося культурой.

Хрестоматийным примером генно-культурной коэволюции (сопряженной эволюции генов и культуры) считается распространение мутаций, позволяющих взрослым людям усваивать молочный сахар – лактозу. Эти мутации распространились после появления молочного животноводства у жителей некоторых областей Европы, Африки и Ближнего Востока. В тех популяциях отбор стал поддерживать мутантные аллели регуляторных участков ДНК, ответственных за прекращение синтеза фермента лактазы с возрастом. У носителей таких мутаций лактаза производится всю жизнь, и поэтому они могут пить молоко в зрелом возрасте, не испытывая проблем с пищеварением. Интересно, что эволюция переносимости лактозы шла независимо в разных популяциях: у африканских, европейских и ближневосточных скотоводов распространились разные мутации с одним и тем же фенотипическим эффектом. А вот скотоводы-кочевники Центральной и Восточной Азии, по-видимому, приспособились к молочной диете не генетически, а чисто культурно (может быть, за счет потребления кисломолочных продуктов, в которых мало лактозы), и аллели переносимости лактозы у них не получили распространения (*Segurel et al.,* 2020).

Недавний анализ геномов европейцев бронзового века и раннего средневековья показал, что 3–4 тыс. лет назад переносимость лактозы в Западной Европе еще была редким признаком, который быстро распространился в последующие эпохи. Новые данные указывают на исключительно сильный отбор в пользу аллеля переносимости лактозы, действовавший в Европе в течение последних трех тысячелетий (*Burger et al.,* 2020).

В данном случае культурная инновация (животноводство в сочетании с обычаем пить сырое молоко) дала селективное преимущество индивидам, у которых синтез фермента лактазы не прекращался по окончании периода грудного вскармливания.

Чем именно было обусловлено это селективное преимущество? Есть несколько гипотез. Самое очевидное соображение состоит в том, что молоко – весьма питательный продукт, а в старину люди редко страдали от избытка калорий. Впрочем, если вместо молока потреблять простоквашу или сыр, то проблема непереносимости лактозы во многом снимается. Молоко также могло сглаживать проблемы, связанные с недостатком кальция у людей, в чьей диете не хватало витамина D и которые к тому же жили в высоких широтах, где мало возможностей для фотосинтетического производства этого витамина под действием ультрафиолетового излучения. Кроме того, есть данные, что употребление молока способно менять выгодным для человека образом состав кишечной микробиоты, снижать риск диареи в голодные времена и даже сглаживать симптомы малярии. Наконец, пить молоко могло быть полезно просто потому, что это было питье, сравнительно мало зараженное всевозможными патогенами – в отличие от той не всегда чистой воды, которую, думается, приходилось пить европейцам в старину.

Процесс генно-культурной коэволюции может быть самоподдерживающимся. В случае с переносимостью лактозы возможен следующий механизм обратной связи. Чем выше становилась частота встречаемости аллеля переносимости, тем больше людей могли пить молоко, не опасаясь последствий. В результате такое пищевое поведение становилось все более привычным и распространенным. Молодежь копировала старших, а отказываться от молока, когда все кругом его пьют, становилось труднее. Таким образом, биологическая и культурная эволюция могли подстегивать друг друга: рост частоты аллеля способствовал распространению культурной традиции, которая, в свою очередь, способствовала дальнейшему отбору на переносимость лактозы.

Все три термина – “культурный драйв” в исходном понимании Алана Уилсона, “эффект Болдуина” и “создание культурной ниши” – близки по смыслу, хоть и различаются оттенками. В частности, Уилсон подчеркивал не просто направляющее, но еще и *ускоряющее* влияние культуры на биологическую эволюцию. По Уилсону, культурный драйв объясняет, почему морфологическая эволюция умных животных с медленной сменой поколений, таких как хоботные, идет быстрее, чем у многих низших организмов. Слоны умные, они

часто изобретают новые варианты поведения и время от времени сохраняют их как культурные традиции. Поэтому у слонов чаще меняется направленность отбора – и их морфология в результате меняется быстрее, чем у безмозглых амеб или двустворчатых моллюсков (рис. 12.1).

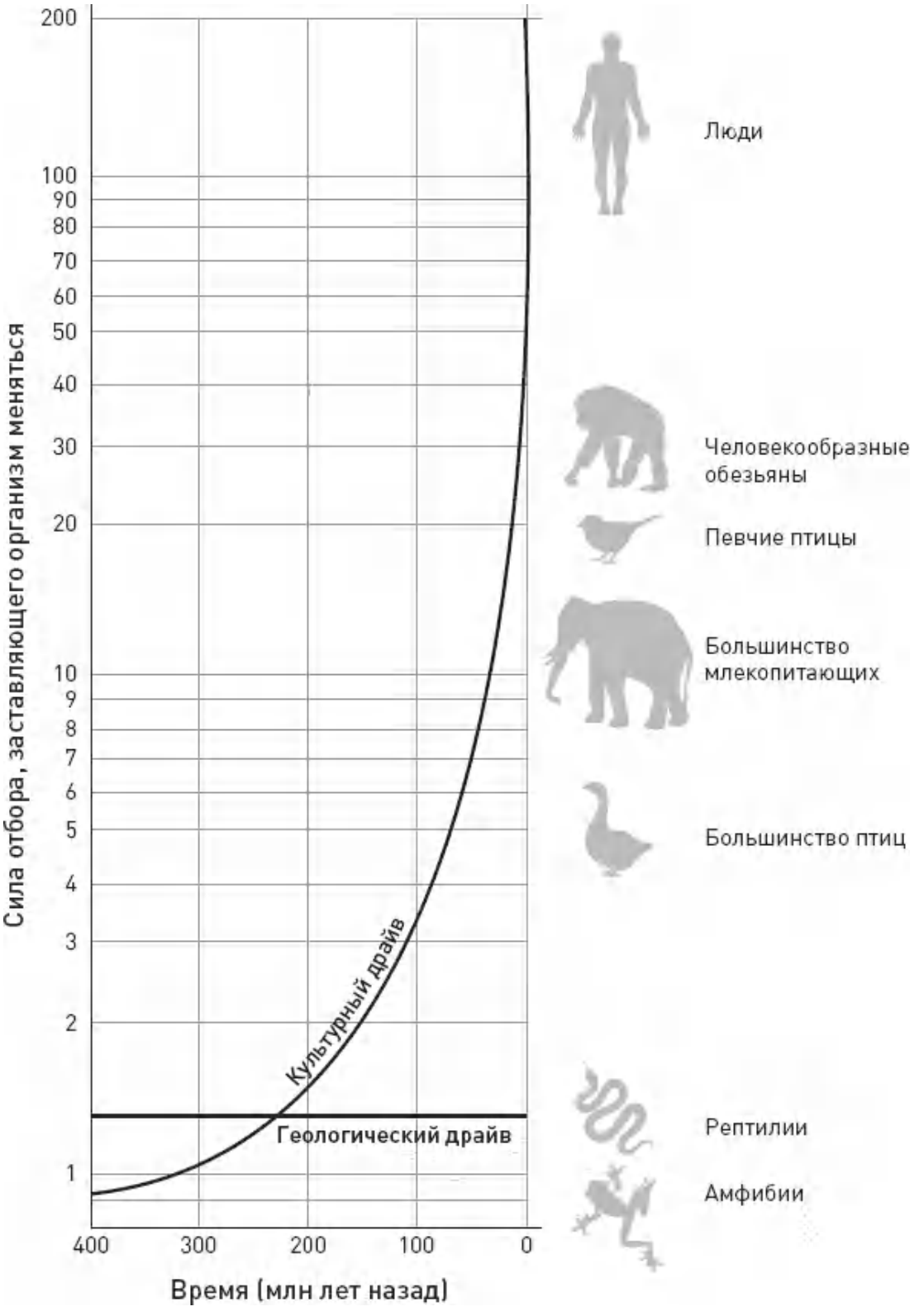


Рис. 12.1. *Культурный драйв: культура ускоряет эволюцию (по рисунку из* Wilson, 1985, *где впервые использован термин “культурный драйв”). Рост мозга и развитие когнитивных способностей ведут к тому, что чаще изобретаются новые варианты адаптивного поведения, а это, в свою очередь, ускоряет эволюцию. Появление нового поведения, передаваемого*

из поколения в поколение путем имитации, меняет направленность отбора и способствует эволюционной подгонке организма под новое поведение (эффект Болдуина). Чем чаще появляются новые культурные адаптации, тем быстрее идет биологическая эволюция. Рисунок не является эмпирическим графиком, а только иллюстрирует общую идею. По вертикальной оси отложена предполагаемая сила отбора, заставляющего организм меняться (в неких условных единицах). Уилсон исходил из предположения, что основным двигателем биологической эволюции высших позвоночных был их собственный мозг. Поэтому кривая культурного драйва примерно соответствует увеличению относительного объема мозга в ряду от амфибий до человека. Абиотические условия менялись с более или менее постоянной скоростью, что показывает горизонтальная линия "геологического драйва".

Идея культурного драйва получила дальнейшее развитие в работах Кевина Лаланда и его коллег, которые ее переосмыслили, сделав акцент на том, что коэволюция социального обучения, когнитивных способностей и культуры может быть автокаталитической, то есть самоподдерживающейся (вот ссылки на некоторые основополагающие статьи: *Whiten, van Schaik,* 2007; *Heyes,* 2012; *Laland, Rendell,* 2013; *Whiten et al.,* 2017).

В простейшем виде предполагаемый механизм положительной обратной связи выглядит так: происходит эволюция способностей к социальному обучению → поведенческие инновации чаще закрепляются в виде культурных традиций; культура становится богаче → у сородичей можно обучаться большему числу различных навыков; способности к социальному обучению становятся полезнее; более сложное и гибкое поведение ставит перед индивидами новые когнитивные задачи и вызовы → идет отбор на еще более эффективное социальное обучение и когнитивные способности → развивается еще более богатая культура, и так далее (рис. 12.2).

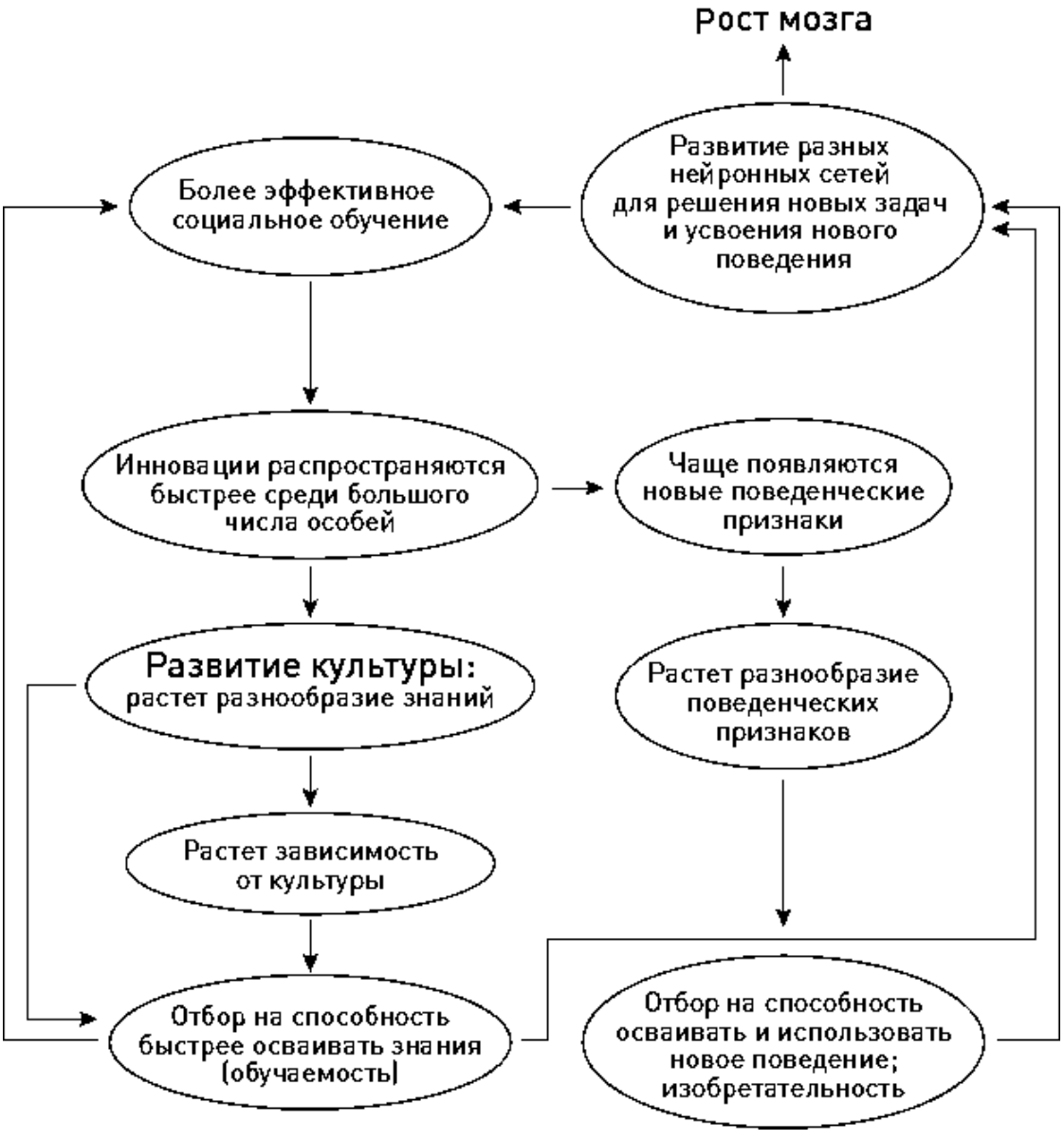


Рис. 12.2. *Логика гипотезы культурного драйва.*

К схеме, изображенной на рисунке, можно добавить еще несколько гипотетических петель положительной обратной связи.

Одна из них основана на увеличении продолжительности жизни (*Kaplan, Robson,* 2002; *Crews,* 2003; *Caspari, Lee,* 2004). Развитие культуры может сделать жизнь более защищенной. Скажем, изобретение новых способов добычи пропитания снижает риск голодной смерти при колебаниях условий (например, при засухе), а знание целебных травок и корешков может снизить смертность от болезней. В результате средняя продолжительность жизни увеличивается, а долгая жизнь

делает индивидов более эффективными хранителями и распространителями полезных знаний и навыков: отбор на способность к социальному обучению → развитая культура → повышенная выживаемость → рост средней продолжительности жизни → улучшенные возможности для сохранения и передачи знаний → еще более развитая культура → усиленный отбор на способности к социальному обучению, и так далее.

Кроме того, культура создает условия для отбора на долголетие (замедленное старение), если носители ценных знаний способствуют выживанию группы и успешному размножению ее членов. Например, если в условиях межгрупповой конкуренции преимущество получают группы, в которых есть хотя бы одна старая, мудрая особь, своими знаниями помогающая группе выживать в трудных ситуациях. Или, например, если накопленный жизненный опыт заметно повышает эффективность заботы о потомстве, нуждающемся в наставничестве. С этим, кстати, может быть связано появление у человека и некоторых китообразных такой необычной черты, как долгий пострепродуктивный период у женских особей (менопауза). Возникновение менопаузы в ходе эволюции предположительно связано с тем, что у женских особей с возрастом снижается ожидаемый эволюционный выигрыш от рождения собственных детей (труднее выносить детеныша, выкормить его и воспитать и выше риск не успеть это сделать). Поэтому отбор может поддержать отключение женской репродуктивной функции в каком-то возрасте, после которого особь может посвятить себя, например, заботе о внуках. У самцов, в соответствии с этой идеей, менопаузы нет, потому что здоровье отца не так критично для выживания детеныша (все-таки у млекопитающих, даже образующих устойчивые брачные пары, основное бремя заботы о потомстве лежит на самках).

Еще одну петлю положительной обратной связи может обеспечить улучшенная диета (см. раздел “Связь размера мозга и социальности у обезьян” в главе 10; книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”, подраздел “Мозг, мясо и огонь”): развитая культура, включающая в том числе эффективные способы добычи ценных пищевых ресурсов → улучшенное питание → ослабление энергетических ограничений на развитие мозга.

Гипотеза культурного драйва уже получила ряд косвенных эмпирических подтверждений. Например, Лаланду и его коллегам удалось статистическими методами показать

существование у приматов положительных связей между следующими показателями (*Navarrete et al.,* 2016; *Street et al.,* 2017):

1) развитостью социального обучения (которую можно оценить по числу наблюдавшихся случаев успешной передачи навыков от одной особи к другой, с обязательными поправками на исследовательское усилие, то есть на общее время наблюдений за особями данного вида),

2) объемом мозга (неважно, абсолютным или относительным: сходные корреляции прослеживаются в обоих случаях),

3) продолжительностью жизни и детства (периода наиболее активного обучения),

4) размером социальных групп.

Похожие корреляции обнаружены и у китообразных (*Fox et al.,* 2017).

Такие исследования часто вызывают нарекания у специалистов, потому что количественные оценки подобных признаков невозможны без значительного упрощения реальности. Как, например, охарактеризовать одним числом размер социальных групп или развитость социального обучения у шимпанзе, если в разных группах и в разных частях ареала все по-разному и каждый из изучаемых признаков сложным образом зависит от множества дополнительных факторов? Исследователи, конечно, стараются использовать наиболее полные и достоверные данные и формализовать их при помощи самых надежных и объективных статистических процедур. Но все равно, когда хороший зоолог, например специалист по китообразным, видит в дополнительных материалах к статье, что у одного вида китов размер групп оценили четверкой по пятибалльной шкале, а у другого – тройкой, даже не надейтесь, что дело обойдется без громкой и выразительной ругани со стороны специалиста. Ведь он-то знает массу конкретных примеров, не вписывающихся в такие рамки! Он же сам наблюдал большие группы у вида Б, превосходящие по численности типичные группы вида А![56] С этим пока ничего нельзя поделать – разве что продолжать работать над пополнением и уточнением массивов данных и

совершенствованием методов статистического анализа. Но все же имеющаяся статистика, какая уж есть, позволяет надеяться, что центральная тема этой главы – не пустая спекуляция.

Важно понимать, что гипотеза культурного драйва никоим образом не противоречит другим идеям, таким как *социальный мозг*[57], *макиавеллиевский интеллект, мозг для внутригрупповой кооперации, мозг для производства каменных орудий* или *мозг для привлечения половых партнеров*.

Идея культурного драйва способна *вобрать в себя* весьма широкий круг частных гипотез. Дело в том, что самоподдерживающаяся коэволюция мозга и культуры может быть основана на самых разных культурно наследуемых знаниях, навыках и способах поведения. Она не привязана жестко к какому-то одному типу навыков. Потенциально здесь годятся чуть ли не любые знания! Впрочем, нет, не совсем любые. Они должны удовлетворять как минимум двум условиям.

Во-первых, эти знания не должны быть слишком простыми. Чтобы культурный драйв запустил самоподдерживающееся развитие мозга, нужно, чтобы шансы на случайное независимое изобретение этих знаний были близки к нулю, а для их заимствования у сородичей требовались умственные способности, которые изначально есть далеко не у каждой особи в популяции. Если освоить навык может любой дурак, распространение такого навыка в культурной среде не создаст отбора на улучшение умственных способностей. Разумеется, знания не должны быть и запредельно сложными. Ведь если какая-то поведенческая инновация доступна только гениям, рождающимся раз в сто лет, то она никогда не станет культурной традицией. Такая инновация почти наверняка умрет вместе с придумавшим ее гением.

Во-вторых, эти знания должны давать репродуктивные преимущества своим обладателям. Иначе говоря, они должны повышать приспособленность – быть полезными (или выгодными) в том смысле, который вкладывают в эти слова биологи-эволюционисты. Только полезные (повышающие репродуктивный успех) знания, распространяясь в культурной среде, будут способствовать распространению генов тех особей, которым удалось эти знания лучше всего освоить. А это будут гены прилежных и сметливых учеников. Именно в *распространении генов хороших учеников* и состоит суть

гипотезы культурного драйва. Если особь не обладает способностью перенимать знания, то в новой культурной среде она не найдет себе места, не научится вести себя в соответствии с новыми традициями или же ей придется самой все изобретать заново (а это нереально, если культурный багаж социальной группы содержит хотя бы несколько сложных навыков). Поэтому неучи не оставят многочисленного потомства. Чем ученик способнее к учебе, тем больше полезных знаний он освоит, тем больше потомства со своими генами успешного ученичества оставит и тем лучше его дети будут осваивать культурные традиции своего общества, в том числе и вновь возникающие. Поэтому культурный багаж общества будет расти, делая способности к социальному обучению еще более полезными и важными.

Итак, есть определенные требования к *сложности* и *полезности* навыков, на которых основан культурный драйв. Но вот по своему *содержанию* эти навыки и знания могут быть чуть ли не какими угодно. Это могут быть охотничьи приемы, технологии изготовления каменных орудий, навыки общения с сородичами и умение производить на них хорошее впечатление, способы соблазнения половых партнеров, знание целебных травок, умение отличить ядовитую змею от неопасной, способность организовать слаженные коллективные действия при столкновении с враждебной группой и так далее. Вопрос о том, как разные категории полезных знаний влияют на эффективность культурного драйва, в чем это влияние проявляется и от каких факторов все это зависит, заслуживает специального изучения, и мы к нему скоро вернемся.

Удивительные универсальность и гибкость гипотезы культурного драйва наглядно проявились в компьютерной модели, которую разработали в 2006 году биологи-эволюционисты Сергей Гаврилец и Аарон Воуз (*Gavrilets, Vose,* 2006). Мы уже писали об этой интересной и поучительной модели (книга 2, глава 4, раздел “Когнитивный взрыв”), но здесь имеет смысл напомнить ее суть, поскольку это важно для последующего рассказа.

Хотя статья Гаврильца и Воуза называется “Динамика макиавеллиевского интеллекта”, на самом деле авторы смоделировали культурный драйв в одном из его простейших вариантов. Культурный драйв в модели основан на макиавеллиевской культуре и половом отборе. Две мощные и уважаемые теории (макиавеллиевского интеллекта и полового

отбора) выступают здесь в роли механизмов низшего уровня, а на плечах этих гигантов стоит культурный драйв – механизм высшего уровня, который, собственно, и заставляет мозг расти.

Вспомним, как устроена модель Гаврильца и Воуза. Самцы в модельной популяции конкурируют за самок. В популяции царят промискуитет и полигиния, мужской вклад в потомство минимален (сводится к затратам энергии на спаривание), поэтому мужской репродуктивный ресурс – в избытке, женский – в остром дефиците. Как и положено в такой ситуации, репродуктивный успех самца напрямую зависит от числа самок, с которыми он сумеет спариться (книга 1, глава 7). Это, в свою очередь, определяется исходом конкуренции между самцами, который зависит от их поведения. Вот тут-то и вступает в игру культура. Изредка самцы случайно изобретают *макиавеллиевские мемы*[58], то есть поведенческие приемы или хитрости, повышающие их шансы на победу в конкуренции за самок. Изобретения возникают очень редко, однако есть и другой способ приобрести полезный мем: один самец может перенять его у другого посредством социального обучения. Например, подсмотреть и запомнить.

Вероятность успешного выучивания чужого мема зависит от двух признаков, характеризующих умственные способности самца: от объема памяти и обучаемости. Кроме того, эта вероятность зависит от размера (сложности) мема. Память и обучаемость – дорогие признаки. В модели они просто снижают выживаемость. Предполагается, что увеличить память или обучаемость можно только путем увеличения мозга, а это создает проблемы. Например, большеголовым особям требуется больше пищи. Объем мозга напрямую не моделировался, но он подразумевался, когда авторы связывали выживаемость обратной зависимостью с памятью и обучаемостью.

Память и обучаемость зависят от генов, которые мутируют с заданной частотой. Размер (сложность) мема положительно коррелирует с его полезностью (или, что то же самое, с его эффективностью, то есть с тем, насколько мем повышает конкурентоспособность самца). Корреляция, однако, нестрогая: иногда изобретаются очень простые и при этом полезные мемы или, наоборот, сложные, но малоэффективные. Изначально у всех самцов и память, и обучаемость равны нулю.

Эволюция модельной популяции начинается с более или менее продолжительной “фазы покоя” (*dormant phase*), когда

память и обучаемость остаются низкими[59], а в мемофонде (культуре)[60] популяции присутствуют только те немногочисленные мемы, которые были только что кем-то изобретены. Ни у кого еще нет достаточных умственных способностей, чтобы выучить чужой мем, да и собственные изобретения, как правило, тотчас забываются из-за нехватки памяти.

Однако рано или поздно стартует самоподдерживающийся процесс, напоминающий цепную реакцию, который авторы назвали “когнитивным взрывом”. Во время этой фазы наблюдается совместный ускоряющийся рост умственных способностей, культурного богатства (числа мемов в мемофонде) и макиавеллиевской приспособленности индивидов (то есть совокупной эффективности мемов, накопившихся в их головах). Когнитивный взрыв основан на механизме культурного драйва (хотя Гаврилец и Воуз не используют этого термина): чем больше мемов в культуре, тем выгоднее иметь хорошую память и обучаемость.

Мы попытались развить этот подход и сделать похожую, но более сложную модель, чтобы с ее помощью изучить влияние разных факторов на ход сопряженной эволюции мозга и культуры. Для этого мы снова (как и при написании книги “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”) привлекли к работе своего старшего сына, прекрасного программиста Михаила Маркова. И он вместе с нами разработал и написал компьютерную программу *TribeSim* – увлекательную сложную игрушку, раскрывающую множество интересных и неожиданных сторон культурного драйва.

Мы хотели посмотреть, как влияют на коэволюцию мозга и культуры такие факторы, как острота конкуренции (внутри– и межгрупповой) и разные типы мемов (выгодные для индивида, выгодные для группы или вовсе бесполезные). Любопытно оказалось посмотреть, как развивается модельная популяция, взявшая на вооружение какой-то один тип мемов (специализированная культура, состоящая, скажем, только из полезных для группы мемов) или же их комбинацию (комплексная культура). Главной нашей задачей, конечно, был поиск возможных предпосылок небывалого разрастания мозга у плейстоценовых гоминид. И нам кажется, что полученные результаты помогают понять, почему именно ранние представители рода *Homo* (но не другие обезьяны!) в какой-то момент оказались в ситуации, благоприятной для

беспрецедентного по своей мощи культурного драйва (*Markov, Markov,* 2020).

Сначала мы расскажем об устройстве модели *TribeSim*, а затем – о результатах моделирования и их возможных интерпретациях.

TribeSim: описание модели

Этот раздел кому-то покажется скучным, ведь он по сути технический, описывающий придуманную нами модель. В чем тут может быть интерес? Только в том, что в устройстве модели лучше всего отражаются важнейшие, на наш взгляд, выводы, которые можно сделать из всех фактов, изложенных в этой книге, во всех трех толстых томах. Ну и конечно, это описание пригодится тем, кто захочет детально разобраться в полученных результатах, понять поточнее, откуда они взялись и почему получились такими, а не другими.

TribeSim – программа для моделирования генетической и культурной эволюции некоего абстрактного вида высокосоциальных животных. Абстрактность абстрактностью, но мы, конечно, невольно подразумевали при этом каких-нибудь обезьян, австралопитеков или ранних *Homo*.

Модельная популяция состоит из социальных групп. Социальность в данном случае означает возможность свободно общаться друг с другом, скрещиваться, а также совершать коллективные действия по добыче пропитания. Размер группы не может превышать определенного числа особей (это число задается параметром G). Если численность группы достигает этого предела, группа распадается на две половины.

Члены группы совместными усилиями добывают ресурсы из окружающей среды, конкурируя с другими группами. Мы условно называем эту деятельность *коллективной охотой*, хотя сюда подойдут и другие коллективные общественно полезные действия – например совместная оборона территории от посягательств конкурентов.

Окружающая среда производит фиксированное количество ресурсов в год (параметр R). Величина R косвенным образом определяет максимальную численность популяции (сколько особей может прокормиться в этой модельной среде). Соответственно, среднее число групп в популяции определяется комбинацией параметров R и G.

Ресурсы, добытые группой, распределяются затем между ее членами. Особи конкурируют друг с другом, стремясь увеличить свою долю. Таким образом, конкуренция идет на двух уровнях: между группами и между индивидами внутри

групп, – в точности как в модели “вложенного перетягивания каната”, о которой рассказано во второй книге (глава 5, раздел “Межгрупповая вражда способствует внутригрупповому сотрудничеству”).

Исход конкуренции, то есть количество ресурсов, полученных в итоге группами и особями, зависит от поведенческих признаков, которые могут эволюционировать генетически (как инстинкты или врожденные склонности, способности и предрасположенности) и культурно (как поведение, приобретаемое путем социального обучения).

Модель *TribeSim* предусматривает довольно широкий выбор поведенческих признаков, но мы для начала сосредоточимся на двух, причем эволюционировать они у нас будут только культурно – за счет выучиваемых мемов, а не как инстинкты – за счет генетических изменений. Мы условно назвали эти признаки *охотничьим мастерством* (ОХМ) и *эффективностью макиавеллиевских уловок* (МАК). От признака ОХМ зависит, сколько ресурсов добудет индивид во время охоты, а от признака МАК – какая часть от общей добычи достанется ему при дележе.

Оба признака определяются культурно передаваемыми навыками (мемами), которые могут изобретаться с нуля (с фиксированной, очень низкой частотой) или приобретаться путем социального обучения. Все особи рождаются с генетически обусловленными, врожденными значениями МАК = 0 и ОХМ = 10 (такого уровня охотничьего мастерства достаточно, чтобы выживать без всякой культуры). Такое вот общество бесхитростных, но вполне жизнеспособных коллективистов.

Высокие значения ОХМ выгодны не столько для отдельных индивидов, сколько для всей группы. Поэтому ОХМ можно назвать “кооперативным” или даже “альтруистическим” признаком. Выгода заключается в том, что количество ресурсов, добытых группой, пропорционально сумме индивидуальных значений ОХМ всех членов группы, отправившихся на охоту. Эта сумма называется “охотничьим усилием” группы. Если сумма охотничьих усилий всех групп превышает R, то ресурсы распределяются по группам пропорционально их охотничьим усилиям. Например, если R = 3000 и популяция состоит из двух групп с охотничьими усилиями 2000 и 4000, то первой группе достанется 1000 ресурсов, а второй – 2000. Чем больше

охотничье усилие группы, тем меньше ресурсов достанется другим группам – так моделируется межгрупповая конкуренция.

Если величина R больше суммы охотничьих усилий групп, то каждая группа получает количество ресурсов, равное ее охотничьему усилию. В этом случае межгрупповая конкуренция отсутствует. Однако долго такая идиллия вряд ли сможет продолжаться. Дело в том, что при любых осмысленных комбинациях параметров, обеспечивающих базовое выживание и размножение, численность популяции будет расти, пока не упрется в потолок несущей способности среды (определяемый величиной R). То есть до тех пор, пока ресурсов не перестанет хватать на всех. После этого межгрупповая конкуренция становится неизбежной.

Но вот группа добыла какое-то количество ресурсов и приступила к дележке между своими. Тут вступает в игру макиавеллиевская приспособленность: каждый получает долю, соответствующую его индивидуальному значению МАК. Если у всех индивидов одинаковые значения МАК, ресурсы делятся поровну. МАК – “эгоистичный” признак, он выгоден индивиду, но не группе.

Здесь важно помнить, что объем памяти у каждого индивида ограничен, причем память – признак дорогой (подробнее об этом мы расскажем чуть ниже). Поэтому если кто-то выучил много охотничьих мемов (ОХМ), то в его памяти останется меньше места для макиавеллиевских (МАК), и наоборот. Либо ты великий охотник, либо хитроумный политик. Отсюда следует, что, с точки зрения индивида, быть хорошим охотником – это своего рода альтруизм. Ведь цену за наличие у индивида вместительной памяти платит он сам, а выигрыш (дополнительные ресурсы, добытые группой) делится на всех. И наоборот, быть умелым макиавеллиевским интриганом – это эгоизм, потому что ценная память, которую можно было бы заполнить общественно полезными мемами ОХМ, занята вместо этого меркантильными мемами МАК.

Конкуренция и отбор в модели происходят на трех уровнях:

1) *Групповой отбор.* Межгрупповая конкуренция за ресурсы и избирательное выживание, рост и размножение[61]

групп порождают групповой отбор, поддерживающий кооперативные и альтруистические признаки, такие как ОХМ.

2) *Индивидуальный отбор.* Внутригрупповая конкуренция за ресурсы ведет к избирательному выживанию и размножению индивидов. Индивидуальный отбор поддерживает эгоистичные, то есть выгодные индивиду, признаки, которые при этом могут быть бесполезными (нейтральными) и даже вредными для группы. Но в действительности признак МАК – практически нейтральный, особого вреда он группам не причиняет. Чисто теоретически он мог бы вредить группе, если бы самые изощренные хитрецы присваивали себе весь групповой ресурс, обрекая сородичей на голодную смерть. Но на практике при сколько-нибудь сбалансированных комбинациях параметров такого сильного неравенства по МАК, чтобы кто-то объедался, а кто-то умирал с голоду, в группах не бывает. Дело обычно ограничивается тем, что индивиды с относительно низкими значениями МАК (как правило, это молодые особи, которые просто еще не успели выучить все имеющиеся в групповом мемофонде мемы МАК) производят меньше потомков. Однако это полностью компенсируется ускоренным размножением индивидов с высокими значениями МАК (обычно это взрослые, умудренные особи). В итоге динамика численности группы мало зависит от того, насколько развита в группе макиавеллиевская культура. Но это мы немного забежали вперед – о результатах моделирования чуть позже, а сначала закончим описание модели.

3*) Отбор мемов.* При наличии социального обучения мемы ведут себя почти как живые объекты или простые репликаторы вроде вирусов (книга 2, глава 6, раздел “Вирус мозга?”). Распространяясь в ходе социального обучения, мемы конкурируют друг с другом за доминирование в памяти индивидов и в мемофонде (культуре) группы. При прочих равных условиях селективное преимущество получают те мемы, которые распространяются быстрее, то есть легче выучиваемые или занимающие меньше памяти. Однако “прочие условия” обычно неравные – ведь судьба мема зависит и от того, как он влияет на фенотип (то есть на поведение) своего обладателя.

Особи в модели диплоидные, размножаются половым путем. Гены у них не сцеплены, то есть как бы сидят все на

разных хромосомах. Потомок получает одну случайно выбранную копию каждого гена от каждого родителя. Фенотипическое значение генетически детерминированного признака определяется как среднее арифметическое генотипических значений двух аллелей.

Пары формируются случайным образом внутри группы (переходы из группы в группу – процесс отдельный). Пара производит одного потомка, если у родителей хватает для этого ресурсов. Оба родителя вкладывают свои ресурсы в потомство. Пары формируются заново каждый год.

Особи совершают следующие действия:

1) *Макиавеллиевские уловки*. Применяются особями с МАК > 0. Уловки увеличивают долю, получаемую индивидом при дележке добытых группой ресурсов.

2) *Обучение*. Приобретение мема от другого, случайно выбранного члена группы. Действие совершается по инициативе ученика. Вероятность успеха зависит от наличия у выбранной особи в памяти мема, еще неизвестного ученику, от размера мема, от объема свободной памяти ученика, а также от фенотипического признака “обучаемость” (ОБ), который может эволюционировать генетически или культурно. В последнем случае вводится специальная категория мемов – “мемы обучаемости”. Чему могут такие мемы соответствовать в реальной человеческой жизни – отдельный вопрос. Но в общем-то ясно, что некоторые знания помогают нам осваивать другие знания. Например, чтобы научиться читать слова, сначала нужно выучить буквы. А могут быть мемы обучаемости и более общего характера, например обычай слушать, что говорят старшие.

3) *Учительство*. Активная передача знаний от учителя к ученику, осуществляемая по инициативе учителя[62]. Вероятность успеха зависит от всего перечисленного в предыдущем пункте и вдобавок от фенотипического признака “учительское мастерство” (УЧ), который тоже может эволюционировать генетически или культурно (при помощи “учительских мемов”).

4) *Коллективная охота.* Позволяет добывать ресурсы из окружающей среды (см. выше).

5) *Бессмысленные действия* (например, неэффективные и дорогостоящие ритуалы). Это поведение определяется

специальной категорией мемов – “мемами бессмысленных действий” (БД). Бессмысленные действия введены в модель, чтобы оценить влияние различных факторов на распространение бесполезных и вредных культурных традиций, что может вообще-то стать серьезной проблемой для развития культуры (*Enquist, Ghirlanda,* 2007)[63].

Действия 4 и 5 – затратные, для их осуществления особь тратит какое-то количество ресурсов.

С помощью *TribeSim* можно моделировать генетическую и культурную эволюцию еще нескольких признаков, таких как изобретательность (вероятность придумывания нового мема), склонность (а не только способность) к учебе и учительству, а также к участию в совместной охоте (те, кто отлынивает от охоты, будут эгоистами – “фрирайдерами”), к наказанию “фрирайдеров” и так далее[64]. Мы и сами детально исследовали еще далеко не все возможности программы. Ограничимся пока тем, что перечислено выше. Все прочие признаки в модельных экспериментах, о которых мы собираемся рассказать, были постоянными, соответствующие им гены не мутировали (а значит, и не эволюционировали), а соответствующие мемы не изобретались.

Эволюционирующая часть генотипа в большинстве экспериментов включала только один ген, определяющий объем памяти (ген ПАМ). Иногда мы также разрешали эволюционировать генам ОБ и УЧ. Разумеется, такие признаки в реальной жизни крайне полигенны, то есть зависят от множества генов. Но для выяснения общих принципов коэволюции мозга и культуры – а мы сейчас находимся именно на стадии поиска общих принципов – генетические детали совершенно несущественны, так что вполне допустимо моделировать названные признаки как моногенные.

Каждая копия каждого гена имеет свое “значение”, которое непосредственно транслируется в фенотип. Например, начальное значение гена ПАМ для всех особей – ноль. Таким образом, изначально объем памяти у всех нулевой (ПАМ = 0). Гетерозиготная особь со значениями двух аллелей гена ПАМ, равными 0,1 и 0,2, будет иметь фенотипическое значение ПАМ = = (0,1 + 0,2)/2 = 0,15.

ПАМ может варьировать от 0 до бесконечности, ОБ и УЧ – от 0 (нулевой шанс передачи мема) до 1 (стопроцентная вероятность успеха). Мутации могут как увеличивать, так и уменьшать значение гена.

Генотипические значения ПАМ, ОБ и УЧ напрямую связаны с объемом мозга: если они увеличиваются, мозг тоже увеличивается. Объем мозга – дорогой признак, потому что на производство мозговитых потомков родители тратят больше ресурсов (затраты прямо пропорциональны объему мозга ребенка)[65]. Это соответствует идее о том, что в ходе эволюции родительский вклад в потомство у гоминид резко увеличился в связи с возросшими энергетическими и когнитивными потребностями растущего детского мозга. Иными словами, большеголовых детей трудно не только рожать – их еще нужно лучше кормить и вдобавок долго учить и воспитывать (*Leigh,* 2012; *Hublin et al.,* 2015).

Мемы хранятся в памяти и влияют на фенотипические признаки, а именно на ОХМ, МАК, ОБ, УЧ, и на вероятность совершения бессмысленных действий. Мемы изобретаются редко, передаются путем социального обучения и могут забываться. Каждый мем уникален, только одна копия мема может храниться в памяти индивида. Каждый мем характеризуется своей категорией (ОХМ, МАК и так далее), размером (или, что то же самое, сложностью; это просто объем памяти, занимаемый мемом), а также эффективностью. Эффективность – это величина, на которую увеличивается значение соответствующего фенотипического признака у индивида, выучившего мем. Размер и эффективность мема связаны нестрогой положительной корреляцией, совсем как в модели Гаврильца и Воуза (см. раздел “Культура и мозг развивают друг друга” выше). Крупные мемы могут быть выучены только индивидами с достаточным объемом свободной памяти. Поэтому распространение мема ограничивается его размером, а способности индивида к обучению ограничиваются объемом его памяти.

ОБ (обучаемость) влияет на вероятность успешной передачи мема независимо от его размера (это важный и тонкий момент, который мы обсудим ниже).

Вероятность забывания мема мы сделали постоянной и одинаковой для всех мемов и всех индивидов – 2 % в год.

Фенотип особи включает следующие вариабельные признаки:

1) *Склонность к совершению бессмысленных действий.* Вычисляется как вероятность, определяемая эффективностями мемов БД. Для мема БД “эффективность” – это величина, на которую увеличивается вероятность совершения бессмысленных действий у индивида, выучившего этот мем. Склонность к совершению бессмысленных действий в случае, когда особь знает два мема БД с эффективностями p_1 и p_2, вычисляется так: $p_1 + (1 - p_1) \times p_2$. Например, если p_1 и p_2 равны 0,2 и 0,3, то склонность особи к совершению бессмысленных действий равна 0,2 + (1–0,2) × 0,3 = 0,44. Это значит, что особь будет совершать бессмысленное действие с вероятностью 0,44 каждый год. Стоимость бессмысленного действия – 1 ресурс.

2) *Охотничье мастерство* (ОХМ). Вычисляется как сумма фиксированного врожденного значения этого признака (10, этого достаточно, чтобы популяция нормально жила без культуры) и эффективностей всех мемов ОХМ, известных индивиду. Например, если индивид знает два мема ОХМ с эффективностями 0,9 и 3,4, то ОХМ = 10 + 0,9 + 3,4 = 14,3. Величина ОХМ может варьировать от 10 до бесконечности.

3) *Эффективность макиавеллиевских уловок* (МАК). Вычисляется как сумма эффективностей всех мемов МАК, хранящихся в памяти индивида. Величина МАК может варьировать от нуля до бесконечности.

4) *Обучаемость* (ОБ). Определяет вероятность успешного выучивания чужого мема. Может варьировать от 0 до 1. Вычисляется как сумма вероятностей, определяемых геном ОБ и мемами ОБ. Если гену ОБ разрешено мутировать, то он мутирует с вероятностью 0,04 на гамету, а величина мутации (число, на которое меняется генотипическое значение ОБ) нормально распределена вокруг нуля со стандартным отклонением 0,4. Если получившееся генотипическое значение выходит за разрешенные пределы (становится меньше 0 или больше 1), мутация отменяется и попытка повторяется.

5) *Учительское мастерство* (УЧ). Определяет вероятность успешной передачи мема от учителя к ученику по инициативе

учителя. Вычисляется, действует и эволюционирует аналогично ОБ.

6) *Объем памяти* (ПАМ). Определяется генетически и может варьировать от нуля до бесконечности. Стартовое значение гена ПАМ равно нулю, параметры мутирования такие же, как у других генов. Объем свободной памяти – это ПАМ минус сумма размеров всех мемов, хранящихся в памяти индивида.

7) *Объем мозга.* Равен $20 + k_1 \times ПАМ + k_2 \times ОБ_{ген} + k_3 \times УЧ_{ген}$, где $ОБ_{ген}$ и $УЧ_{ген}$ – это генотипические значения ОБ и УЧ. По умолчанию параметры k_1, k_2 и k_3 равны 1, 0 и 0.

Жизнь модельной популяции состоит из шагов (“лет”). Ежегодно происходят следующие события:

1) *Трата ресурсов на жизнеобеспечение.* По 3 ресурса отбирается у каждого индивида.

2) *Спонтанное изобретение новых мемов.* Индивид изобретает мем любой из разрешенных категорий с вероятностью 0,000133 в год, независимо от числа разрешенных категорий мемов.

3) *Спонтанное забывание мемов.* Происходит с вероятностью 0,02 на мем на индивида в год.

4) *Учительство.* Каждый индивид случайным образом выбирает товарища по группе и пытается научить его одному из своих мемов. Мем выбирается случайным образом из числа тех, что известны учителю, но не ученику. Если таких мемов не нашлось или если выбранный мем не помещается в память ученика, то ничего не происходит – попытка не удалась. В противном случае вероятность успеха вычисляется как сумма вероятностей, определяемых значениями УЧ учителя и ОБ ученика.

5) *Коллективная охота.* Участие в ней обходится индивиду в 2 ресурса. Все, кому это по карману, идут на охоту. Для каждой группы вычисляется охотничье усилие, равное сумме ОХМ всех охотников. Если сумма охотничьих усилий всех групп меньше, чем 3000 (R, количество ресурсов, предоставляемых ежегодно средой), то каждая группа получает

количество ресурсов, равное ее охотничьему усилию. В противном случае группа получает долю от 3000, пропорциональную ее охотничьему усилию.

6) *Дележка.* По умолчанию добытые группой ресурсы делятся поровну между всеми ее членами. Такой эгалитаризм напоминает обычаи некоторых современных охотников-собирателей. Да что собиратели – даже закоренелые эгоисты шимпанзе после удачной охоты обычно делятся мясом с сородичами (см. раздел “Причуды местной культуры” в главе 11). Впрочем, если в группе есть индивиды с МАК > 0, то они применяют макиавеллиевские уловки, чтобы увеличить свою долю. В таком случае ресурсы распределяются в соответствии с индивидуальными значениями МАК. Если в группе много искушенных макиавеллиевских интриганов, то наивной (например, юной) особи трудно будет выживать в таком обществе, если только она сама не выучит поскорее их уловки. Это яркий пример того, что на рисунке 12.2 обозначено фразой “Растет зависимость от культуры”.

7) *Бессмысленные действия.* Если индивид знает мемы БД, он совершает бессмысленное действие с вероятностью, определяемой эффективностями этих мемов. За это у него отбирается 1 ресурс.

8) *Обучение.* Каждый индивид случайно выбирает товарища по группе и пытается перенять у него случайно выбранный мем из числа тех, что известны учителю, но не ученику. Если таких мемов нет или выбранный мем не помещается в память ученика, ничего не происходит – попытка не удалась. В противном случае вероятность успеха равна фенотипическому признаку ОБ ученика (признак УЧ учителя в данном случае не важен – он работает только при учительстве).

9) *Смерть.* Вероятность смерти зависит от возраста индивида. По умолчанию эта вероятность равна возрасту, умноженному на 0,002. Это дает среднюю продолжительность жизни порядка 27 лет. Кроме того, индивид может умереть от голода, если у него два года подряд не хватает ресурсов для жизнеобеспечения. Один голодный год часто случается после рождения ребенка, и это не смертельно. Если у индивида не хватает ресурсов для совершения затратного действия (например, похода на охоту), то действие не совершается. Если в группе остался только один живой индивид, он умирает от одиночества.

10) *Размножение.* Каждый индивид старше 6 лет[66] пытается создать семью, то есть образовать пару с кем-то из товарищей по группе, и произвести потомка. Пары формируются только на один год (сериальная моногамия). Мы решили не заваливать виртуальные обиталища модельных гоминид грудами мертвых младенцев, поэтому программа сначала проверяет, достаточно ли у родителей ресурсов, чтобы произвести жизнеспособного потомка. Родители должны потратить количество ресурсов, равное удвоенному объему мозга предполагаемого ребенка. Из этих ресурсов 40 % поступают в распоряжение потомка, а 60 % просто тратятся. Если у обоих родителей вместе не набирается нужного количества ресурсов, ребенка они не рожают – год прошел впустую. Если после рождения ребенка у родителей еще остались какие-то ресурсы, то 40 % из них тоже отдаются ребенку, а остаток делится поровну между родителями. Такое равенство родительских ролей показывает, что нам кажутся убедительными аргументы Оуэна Лавджоя и других исследователей, полагающих, что у гоминид в какой-то момент резко вырос отцовский вклад в потомство, что привело, помимо прочего, к уменьшению полового диморфизма (*Stanyon, Bigoni,* 2014; см. также раздел “Нейрохимическая гипотеза происхождения человека” в главе 9). Идея гендерного равенства так глубоко проникла в наши сердца, что мы даже не стали приписывать нашим модельным гоминидам тот или иной пол: любые два индивида могут сформировать пару и произвести потомство. Ребенок наследует случайно выбранную копию каждого гена от каждого родителя. Гены ПАМ (а иногда также и гены ОБ и УЧ) могут мутировать, а значит, и эволюционировать (см. выше). Мутации происходят в момент передачи гена от родителя к потомку. Память ребенка изначально пуста.

11) *Распад групп.* Если численность группы превысила величину G, группа делится на две половинки, которые с этого момента считаются разными группами.

12) *Межгрупповая миграция.* Индивид может покинуть свою группу и присоединиться к другой, случайно выбранной, с заданной вероятностью (по умолчанию – 0,001 в год).

На этом мы заканчиваем описание модели. В заключение приведем для иллюстрации дневник одного модельного индивида. Да, программа *TribeSim* может – по желанию

пользователя – сохранять жизнеописания модельных существ в виде таких вот захватывающих историй (имена героев выдуманы, любые совпадения с реальными людьми случайны):

> Ба-Зидр родился в 17926 году в племени Оэркеор. Объем его мозга 26,0. Его родителями были Нти-Паобс и Ркейм-Ндиик. Родители потратили 54,2 ресурса, чтобы вырастить его…
>
> Год 17929: Научился у Хит-Рде, как располагать к себе старейшин (мем МАК № 3980, эффективность 0,23)…
>
> Год 17936: Съел 3 ресурса, осталось 28. Тхум-Гаак научил, как устраивать засады (мем ОХМ № 4325, эффективность 4,5). Попытался научить Рти-Кваеспа, как располагать к себе старейшин (МАК № 3980), но не смог: Рти-Кваесп оказался слишком глупым. Пошел на охоту с товарищами, потратив на это 2 ресурса. Охотился с эффективностью 14,5. Группа приложила охотничье усилие 13245 и вернулась с 368 ресурсами. При дележе добычи решил применить уловку, чтобы получить на 23 % больше, чем остальные. После долгих дебатов получил 12 ресурсов из общей добычи, и теперь у него 38. Научился у Нае-Пааса плясать под дождем (мем БД № 2145, эффективность 0,21)…
>
> Год 17937: Съел 3 ресурса, осталось 35. Забыл, как плясать под дождем (БД № 2145)… Вместе с Хеа-Нджоу родил То-Нее. Объем его мозга 26,4… Не пошел на охоту с товарищами, сказав, что потерял свою любимую охотничью дубину. Группа вернулась с охоты с 311 ресурсами. При дележе добычи решил применить уловку, чтобы получить на 23 % больше, чем остальные. После долгих дебатов…

Читатель может видеть, что мы очень старались следовать совету, приписываемому Николаю Тимофееву-Ресовскому: “Нельзя заниматься наукой со звериной серьезностью”.

Коэволюция мозга и макиавеллиевской культуры при отсутствии межгрупповой конкуренции

Для начала посмотрим, как будет работать культурный драйв в популяции, состоящей из одной-единственной группы, то есть без всякой межгрупповой конкуренции. Пусть у этой группы будет возможность создать макиавеллиевскую культуру – разрешим изобретение мемов двух категорий, МАК и БД (да, бесполезные мемы тоже пусть изобретаются, куда же без них).

Социальное обучение ограничивается только объемом памяти (ПАМ). Объем мозга равен 20 + ПАМ (родители должны тратить по два дополнительных ресурса на каждую дополнительную единицу памяти ребенка). Начальное значение ПАМ равно нулю (ПАМ = 0). Единственный ген, который может мутировать (а значит, и эволюционировать), – ген ПАМ. Обучаемость изначально поставлена на максимум и не эволюционирует (ОБ = 1), учительство – на минимуме и тоже не эволюционирует (УЧ = 0).

При таких параметрах численность популяции стабилизируется на уровне 450–500 особей, новый мем изобретается в среднем раз в 5–6 лет.

Популяция с самого начала вполне жизнеспособна: врожденное охотничье мастерство индивидов (ОХМ = 10) достаточно велико, чтобы все могли нормально жить и размножаться. Популяция быстро растет, пока не достигнет потолка несущей способности среды (те самые 450–500 особей). Все отлично! Нет никакой необходимости что-то менять. Однако внутригрупповая конкуренция и культурный драйв заставляют популяцию меняться.

Как только какой-нибудь индивид изобретет и запомнит эффективный мем МАК, он получает преимущество – ему будет доставаться больше ресурсов при дележе добычи. Это поможет ему производить больше потомков, которые унаследуют от родителя ненулевую память.

А главное, присутствие в культуре хотя бы одного полезного мема сразу делает ПАМ полезным признаком! Поэтому в популяции стартует отбор на объем памяти.

Процесс этот автокаталитический: чем выше среднее значение ПАМ, тем выше вероятность распространения в культуре нового мема. Чем больше полезных мемов в мемофонде, тем выгоднее иметь хорошую память.

По мере того как члены группы становятся все более искушенными макиавеллиевскими интриганами, все труднее становится индивидам с небольшим ПАМ (то есть с маленьким мозгом) выживать и размножаться в таком коллективе.

Самоподдерживающаяся коэволюция мозга и культуры чем-то напоминает барона Мюнхаузена, вытаскивающего себя за волосы из болота: нет никаких *внешних* причин или стимулов для развития, но растущий мозг и развивающаяся культура подталкивают друг друга, заставляя развиваться все сильнее.

Начальные этапы (первые 1500 лет) сопряженной эволюции мозга и культуры при этих параметрах показаны на рисунке 12.3.

Сначала мы видим “спящую фазу”: изобретаемые мемы не сохраняются, потому что у индивидов не хватает памяти, чтобы их запомнить.

Изначально ПАМ = 0, но ген ПАМ мутирует, что ведет к появлению индивидов с ПАМ > 0. Пока в мемофонде нет полезных мемов, память – слабовредный признак. Пользы от нее никакой, запоминать нечего, а затраты на размножение растут (дети обходятся дороже). Но отбор не может полностью вычистить из генофонда все слабовредные мутации. Поэтому среднее значение ПАМ постепенно растет, приближаясь к мутационно-селекционному равновесию, которое в данном случае соответствует среднему значению ПАМ около 0,3. Средний размер изобретаемых мемов равен единице, но эта величина имеет большой разброс. Поэтому рано или поздно достаточно маленький мем будет изобретен индивидом, достаточно мозговитым, чтобы его запомнить. Эффективный мем МАК, поселившийся в чьей-то памяти, сможет запустить отбор на ПАМ и таким образом инициировать культурный драйв.

Бессмысленные мемы (мемы БД) не могут запустить культурный драйв. Более того, если первым мемом, закрепившимся в культуре, случайно окажется маленький, но эффективный мем БД (напомним, что эффективность мема БД – это величина, на которую увеличивается вероятность совершения бессмысленных действий особью, выучившей

мем), то большая память может стать существенно более вредным признаком. Ведь на совершение бессмысленных действий тратятся ресурсы, и, если в культуре ничего нет, кроме мемов БД, иметь большую память становится совсем невыгодно. В результате мутационно-селекционное равновесие сместится вниз, к более низким значениям ПАМ, и “спящая фаза” может сильно затянуться.

По мере того как средний ПАМ растет ради мемов МАК, мемы БД постепенно засоряют культуру. В примере, показанном на рисунке 12.3, распространились три бессмысленных мема (моменты их появления отмечены стрелками).

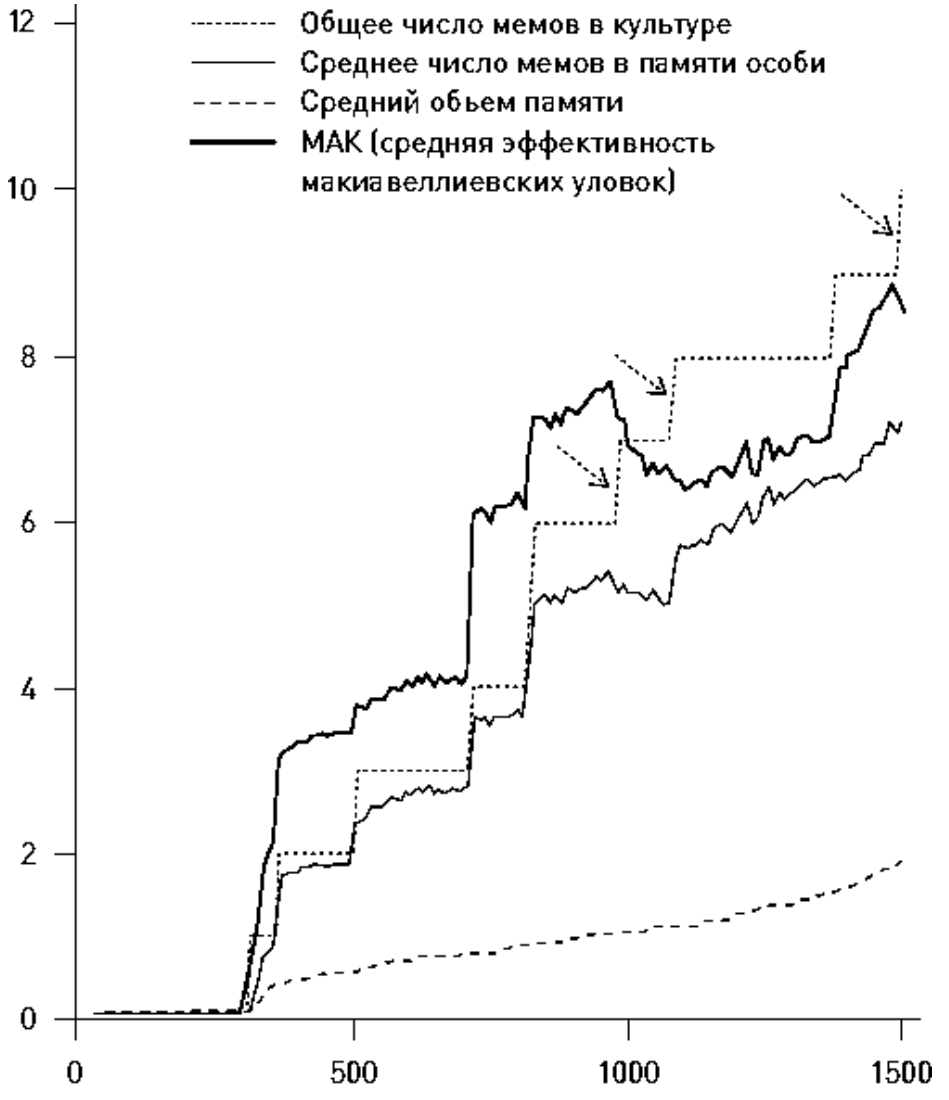


Рис. 12.3. *Начальные этапы коэволюции мозга и макиавеллиевской культуры при отсутствии межгрупповой конкуренции. Пояснения в тексте.*

Дальнейшие события (вплоть до 70 тыс. лет) показаны на рисунке 12.4.

Общее культурное богатство (количество уникальных мемов в мемофонде) растет по S-образной кривой (первый график на рис. 12.4). Рост среднего числа мемов, хранящихся в памяти индивида (второй график), замедляется быстрее, потому что рост этой величины ограничен продолжительностью жизни и скоростью обучения. Среднестатистический индивид знает лишь около 4 % всех мемов, составляющих культуру популяции.

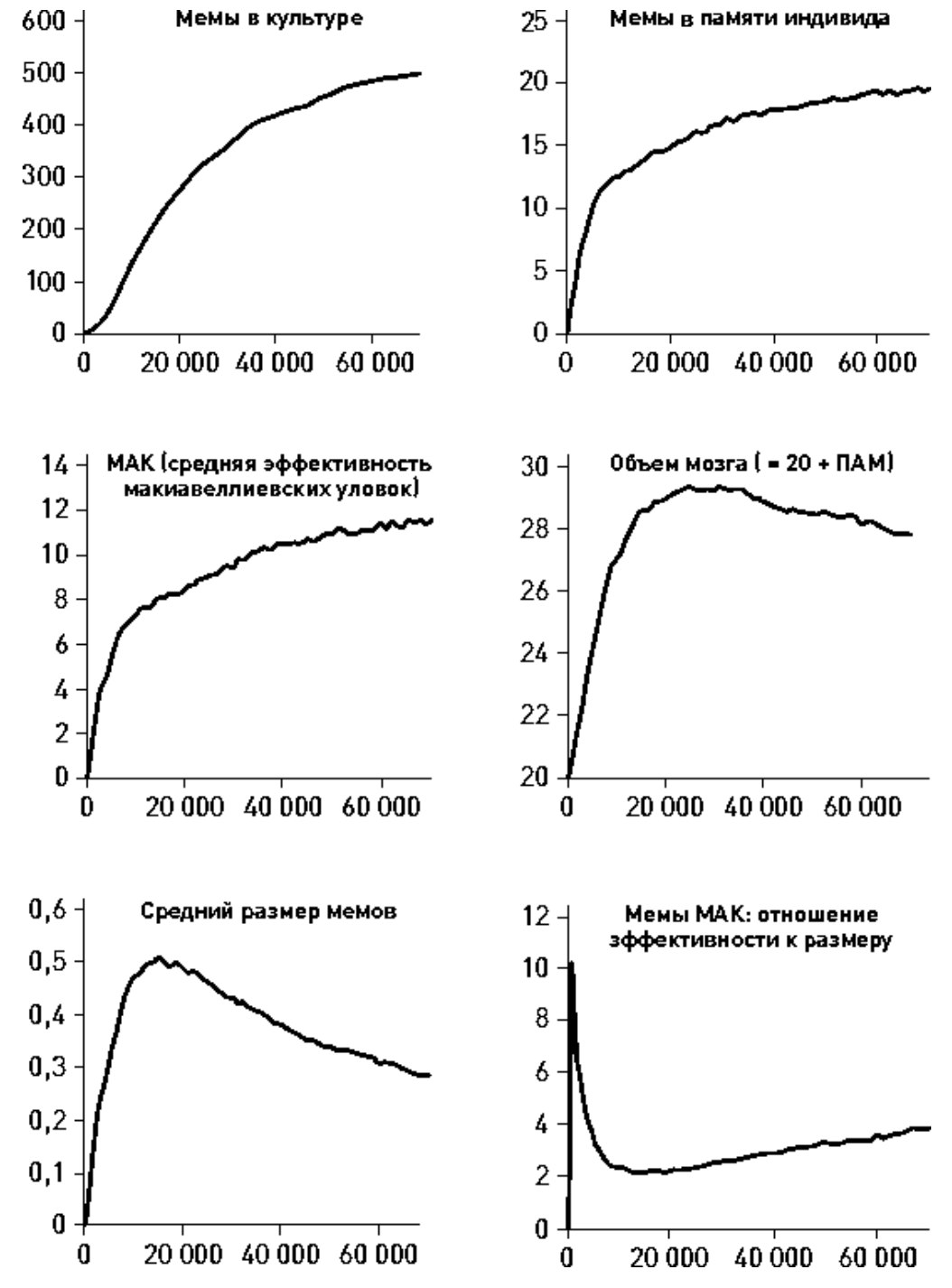


Рис. 12.4. *Семьдесят тысяч лет коэволюции мозга и культуры. Параметры те же, что и на предыдущем рисунке (макиавеллиевская культура, межгрупповой конкуренции нет). Показаны усредненные результаты десяти прогонов модели.*

Средний объем мозга растет, подгоняемый все более эффективной макиавеллиевской культурой (третий график), но потом расти перестает и даже уменьшается (четвертый график).

Прекращение роста связано с тем, что в какой-то момент *стоимость* дальнейшего увеличения мозга перестает окупаться *выигрышем* от возможности запомнить больше мемов МАК. Стоимость растет линейно: чем больше мозг, тем больше ресурсов приходится тратить родителям на каждого ребенка. Выигрыш, однако, растет с замедлением, потому что на заполнение большой памяти нужно время. По мере роста мозга и развития культуры неизбежно удлиняется период *детства*, то есть того отрезка жизненного пути индивида, в течение которого он использует свою память не целиком. Индивиды начинают полноценно использовать свою память во все более позднем возрасте, и поэтому выигрыш, приносимый дальнейшим увеличением мозга и памяти, постепенно уменьшается. В какой-то момент выигрыш перестает перевешивать затраты – и рост мозга прекращается.

Причина последующего уменьшения мозга связана с отбором мемов. Начиная с какого-то момента средний размер мемов, хранящихся в памяти индивидов, начинает уменьшаться (пятый график). Этот процесс, который мы назвали *упрощением,* или *измельчанием,* мемов, наблюдается практически при любых параметрах (если только не сделать размеры всех изобретаемых мемов строго одинаковыми или память – безразмерной и бесплатной). Измельчание мемов – неизбежный результат меметического отбора, то есть отбора на уровне мемов. Мелкие мемы легче распространяются, поскольку в популяции всегда есть особи, у которых недостаточно свободной памяти, чтобы выучить крупный мем, но достаточно, чтобы запомнить мелкий. Упрощение мемов заметили в своей модели Гаврилец и Воуз (книга 2, глава 4, раздел “Когнитивный взрыв”), и наша модель его отлично воспроизводит.

Чтобы лучше разобраться в природе этого важного процесса, присмотримся к пятому графику. Обратите внимание, что в течение первых примерно 15 тыс. лет средний размер мемов, хранящихся в памяти индивидов, увеличивался. Причины этого понятны: размер мема положительно коррелирует с его эффективностью (то есть полезностью, если говорить о мемах МАК), а объем памяти в это время быстро рос, что давало индивидам возможность запоминать более крупные (и в среднем более полезные) мемы МАК. Позже, однако, рост мозга стал замедляться, а меметический отбор тем временем постепенно насыщал культуру мелкими мемами.

Накопление в мемофонде простых (маленьких) мемов делает большую память менее выгодной, потому что на выучивание мемов требуется время. Все чаще возникает ситуация, когда индивиду попросту не хватает жизни, чтобы заполнить всю свою память крохотными мемами, которые все продолжают мельчать[67]. Общая эффективность использования памяти снижается, и мозг начинает уменьшаться.

Посмотрим теперь, как используется память на разных этапах коэволюции мозга и культуры: какая доля памяти у среднестатистического индивида занята мемами МАК, какая – мемами БД, а какая остается свободной. Об этом рассказывает последняя диаграмма на рисунке 12.5 в следующем разделе.

Видно, что доля памяти, занятая мемами БД, почти не уменьшается со временем, а доля, занятая мемами МАК, не растет. И это притом, что мемы МАК очень полезны индивидам, а мемы БД – немного вредны! Дело в том, что индивидуальный отбор мало что может поделать с содержимым мемофонда. В частности, он практически не способен вычистить из культуры бессмысленные мемы БД. Некоторые авторы уже обращали внимание на то, что бесконтрольное распространение вредных и бессмысленных мемов может стать серьезным препятствием на пути развития культуры (*Enquist, Ghirlanda,* 2007). Причина, конечно же, в том, что мемы, в отличие от генов, распространяются горизонтально. Если вредный мем не убивает сразу своего хозяина (а мемы БД этого не делают), то у хозяина будет достаточно времени, чтобы распространить свой мем по неокрепшим умам (в нашей модели в роли “неокрепших” выступают любые умы, в которых осталось немного свободного места). Однако межгрупповая конкуренция и групповой отбор позволяют справиться с этой проблемой, как мы скоро увидим.

Поразглядываем рисунок 12.4 еще немного. Эволюцию модельной популяции можно подразделить на три этапа (такие же этапы наблюдаются и при других наборах параметров):

1) *Начало самоподдерживающейся коэволюции мозга и культуры: грубая культура стимулирует быстрый рост мозга.* Мозг начинает расти, чтобы вместить самые первые появившиеся в культуре мемы. Эти мемы должны быть очень маленькими (чтобы поместиться хоть в чью-нибудь память) и при этом очень полезными (чтобы запустить культурный драйв). Но это только самое начало процесса. По мере того как мозг и

память растут, средний размер мемов тоже очень быстро растет, причем среднее отношение эффективности к размеру у них снижается (шестой график). Этот этап можно назвать фазой *экстенсивного* культурного развития. Культура, формирующаяся на этом этапе, *грубая*: она состоит из крупных мемов с низким соотношением “эффективность/размер”. Однако именно такая культура, как ни странно, стимулирует наиболее быстрый рост мозга!

2) *Переходный период: объем мозга достигает максимума.* Возможности для продолжения экстенсивного культурного развития в какой-то момент исчерпываются. Отбор мемов приводит к их постепенному измельчанию. По мере того как культура насыщается мелкими мемами, рост мозга замедляется и наконец прекращается. Это приводит к еще более сильному отбору мемов на малый размер. При этом интегральная эффективность макиавеллиевской культуры продолжает расти – это видно по увеличению среднего значения МАК (макиавеллиевской приспособленности) индивидов. Среднее соотношение “эффективность/размер” у мемов МАК начинает снова расти.

3) *Уменьшение мозга на фоне изощренной культуры.* Этот этап можно назвать фазой *интенсивного* культурного развития. Продолжающееся измельчание мемов способствует уменьшению объема мозга. Детство (начальный период жизни, в течение которого память заполняется мемами) становится все длиннее. При этом интегральная эффективность культуры продолжает расти; культура становится *изощренной*.

Будет ли слишком большой натяжкой, если мы проведем параллель между этими тремя этапами и ранним, средним и поздним палеолитом? Кое в чем (особенно в соотношении развитости культуры и скорости роста мозга) аналогия напрашивается! Например, в раннем палеолите мозг у наших предков быстро рос, хотя культура оставалась крайне примитивной. А в среднем и позднем палеолите, когда культурное развитие резко ускорилось, объем мозга достиг максимума, перестал расти и даже начал чуть-чуть уменьшаться.

Но отличий, конечно, тоже предостаточно. Упомянем два из них. Во-первых, в нашей модели культурное развитие идет с замедлением, а в реальном антропогенезе оно шло с

ускорением. Во-вторых, относительные длительности этапов модель воспроизводит с точностью до наоборот (в реальности ранний палеолит продолжался гораздо дольше, чем средний и тем более поздний). Скорее всего, эти несоответствия объясняются тем, что культура в нашей модели не является *кумулятивной*. Это значит, что мемы не могут модифицироваться, улучшаться и становиться основой для новых изобретений. Возможно, когда-нибудь мы попробуем смоделировать кумулятивную культуру, но для начала полезно разобраться вот с такой упрощенной, некумулятивной версией.

Коэволюция мозга и макиавеллиевской культуры в конкурирующих группах

Теперь посмотрим, как пойдет коэволюция мозга и культуры в условиях межгрупповой конкуренции.

Оставим все параметры прежними за единственным исключением: сделаем поменьше значение параметра G, который определяет максимальный размер группы. В предыдущем разделе использовалось значение 800. В этом случае популяция всегда состоит из единственной группы, потому что при заданном количестве ресурсов (R = 3000) прокормиться в нашей модельной саванне может не более 500–600 индивидов.

Посмотрим, что произойдет, если максимальный размер группы будет равен 40 или 15. В первом случае популяция состоит в среднем из 20–25 групп, во втором – из 55–65. Это соответствует умеренной и очень сильной межгрупповой конкуренции. Результаты показаны на рисунке 12.5.

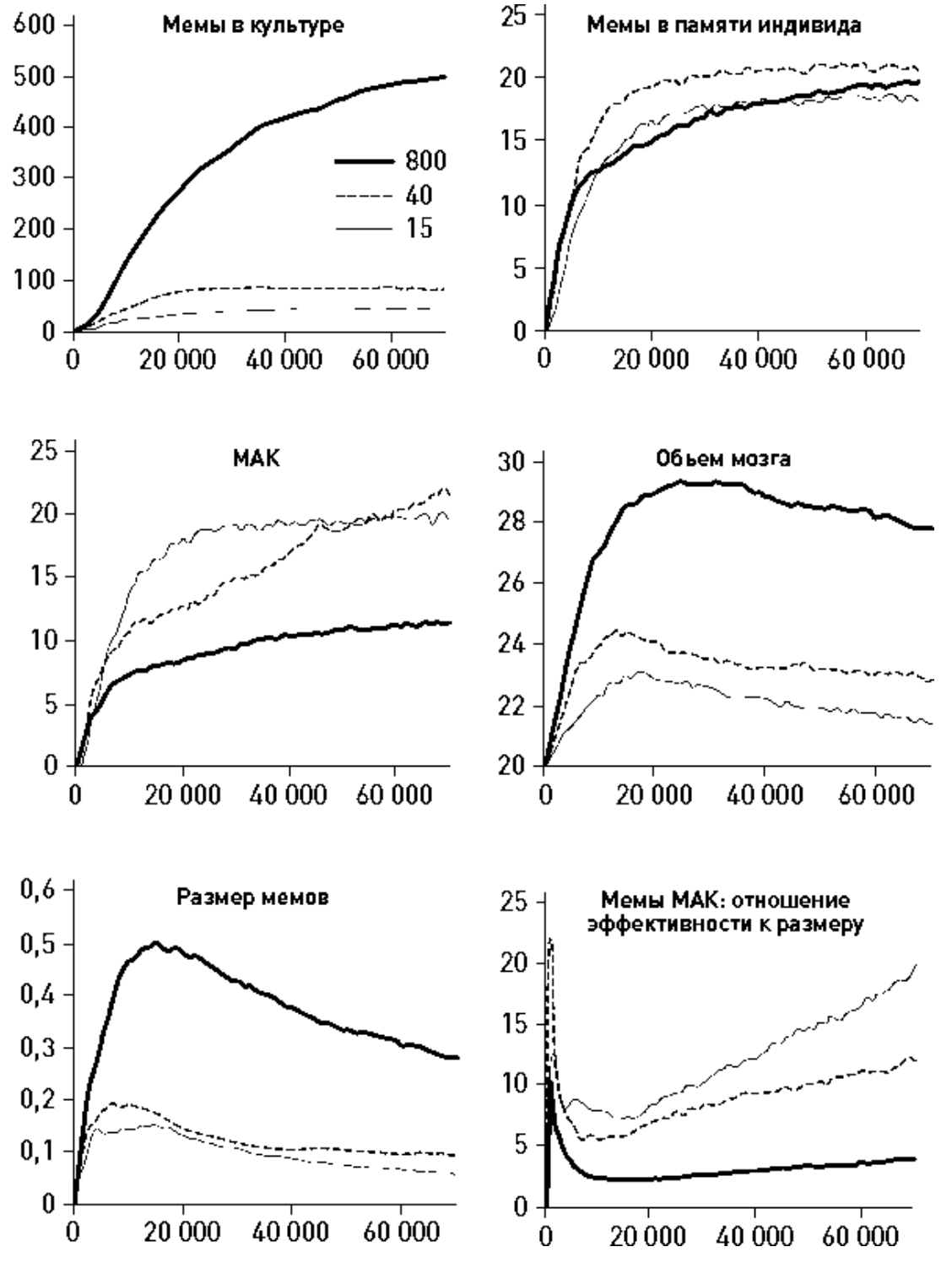
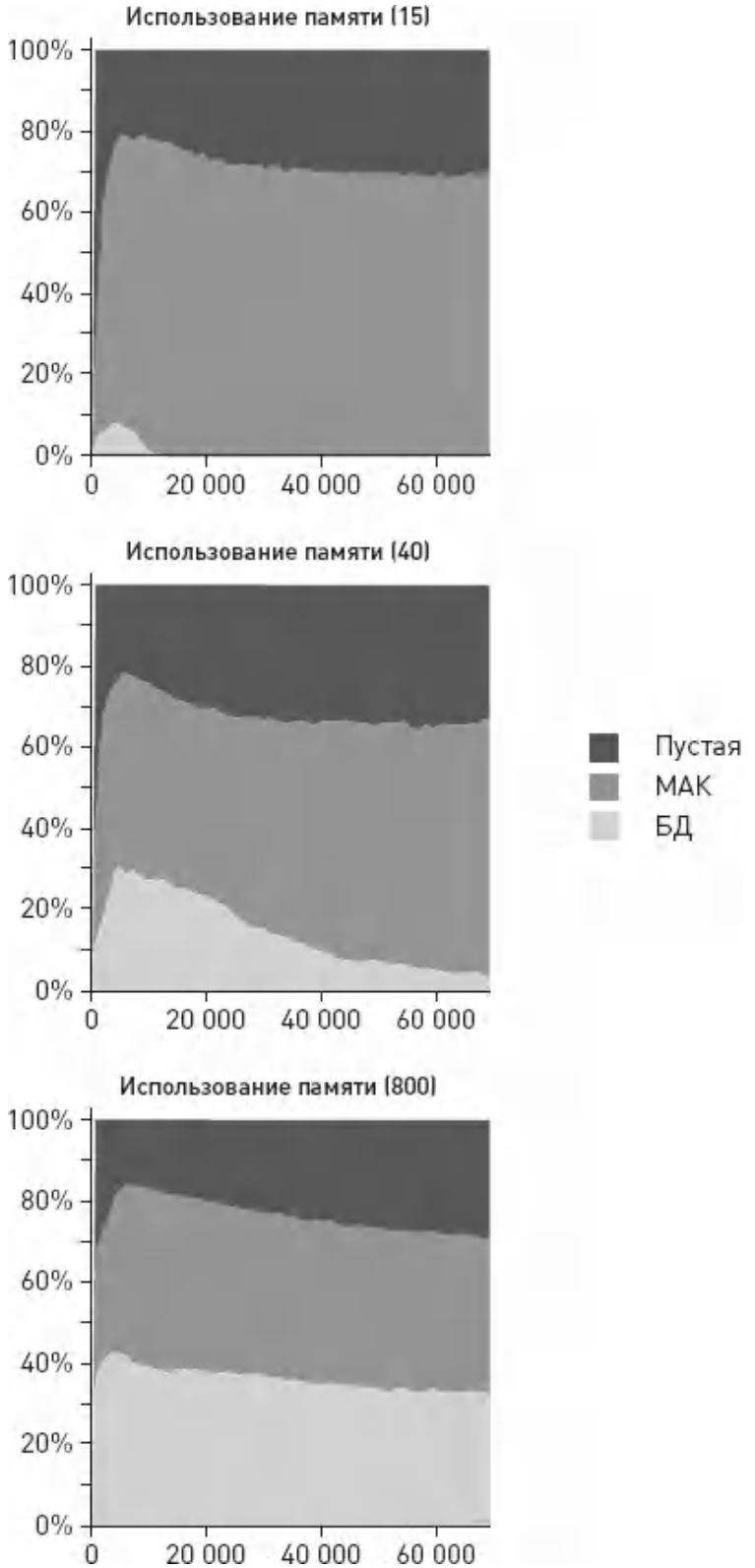


Рис. 12.5. *Коэволюция мозга и культуры при трех уровнях межгрупповой конкуренции: нулевом (G =* 800*), среднем (G =* 40*) и высоком (G =* 15*). Культура макиавеллиевская, все остальные параметры – как на предыдущем рисунке.*



Межгрупповая конкуренция сильно меняет характер эволюции мозга и культуры.

Исход этой конкуренции зависит, во-первых, от культурных различий между группами, которые могут давать каким-то

группам конкурентное преимущество (это называют *культурным групповым отбором*), во-вторых – от объема мозга, поскольку большой мозг затрудняет размножение и, следовательно, сдерживает рост численности группы.

Мемы МАК мало влияют на конкурентоспособность группы, как уже говорилось выше. Они влияют на распределение ресурсов внутри группы, но не мешают ей ни охотиться, ни наращивать численность. Затрудненность размножения наивных индивидов (это в основном молодежь) компенсируется усиленным размножением умелых интриганов (это по большей части индивиды старшего возраста). В группах с развитой макиавеллиевской культурой складывается логичное разделение труда: молодежь по-честному ходит на охоту и потихоньку учится плести интриги, а старшие изо всех сил размножаются, порой пропуская охоту по той причине, что после рождения ребенка у родителей не всегда остаются свободные ресурсы для затратных действий.

Однако, хотя мемы МАК и не влияют напрямую на исход межгрупповой конкуренции, они делают это опосредованно, запуская культурный драйв. В каком-то смысле макиавеллиевская культура все-таки вредит группе, потому что стимулирует рост мозга, а это, в свою очередь, негативно сказывается на плодовитости. Поэтому преимущество, по идее, должны получить те группы, которым удалось как-то *обуздать* культурный драйв.

Рисунок 12.5 показывает, что на самом деле происходит в этой ситуации в нашей модели. Межгрупповая конкуренция, во-первых, усиливает отбор мемов на измельчание, во-вторых – успешно вычищает из групповых мемофондов бессмысленные мемы БД. И то и другое помогает мозгу оставаться маленьким – несмотря на культурный драйв.

Результатом межгрупповой конкуренции также становится в целом более бедная культура (первый график на рис. 12.5). Это объясняется в основном даже не культурным групповым отбором, а *культурным дрейфом*: группы соревнуются, часто вымирают (вместе со своей культурой) или дробятся, распространяя свою культуру в популяции. В итоге общее разнообразие мемов в популяции снижается (по сравнению с ситуацией, когда межгрупповая конкуренция отсутствует). При этом среднестатистический индивид знает примерно столько же мемов, что и в предыдущем случае (второй график). В общем,

культура получается менее разнообразной и более стереотипной.

Межгрупповая конкуренция не позволяет мозгу и памяти развиться так же сильно, как в первом случае. Если межгрупповой конкуренции нет (G = 800), росту мозга противостоит только индивидуальный отбор. При наличии же межгрупповой конкуренции на помощь индивидуальному отбору приходит групповой. В результате ограничения на рост мозга усиливаются – и мозг растет медленнее (четвертый график). Это, в свою очередь, усиливает отбор мемов на малый размер (пятый график). Насыщение культуры мелкими мемами делает дальнейший рост мозга менее выгодным, отбор на увеличение мозга слабеет. Получается петля обратной связи, которую мы назвали *порочным кругом измельчания мемов* (рис. 12.6).

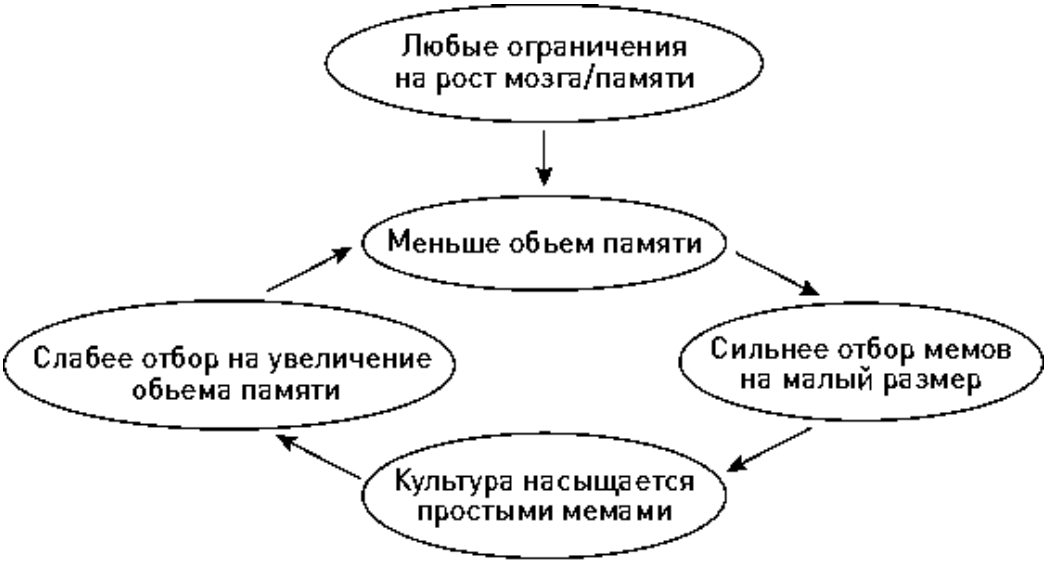


Рис. 12.6. *Порочный круг измельчания мемов. Необходимое допущение состоит в том, что на выучивание одного большого мема требуется меньше времени, чем на выучивание нескольких маленьких мемов такой же суммарной величины (а это похоже на правду). В такой ситуации насыщение культуры мелкими мемами делает большую память менее полезной, поскольку чем мельче мемы, тем больше времени уходит на ее заполнение – и получается, что значительную часть жизни индивид использует свою память лишь частично.*

Хотя межгрупповая конкуренция и не может остановить “эгоистичную” коэволюцию мозга и культуры, подстегиваемую мемами МАК (все-таки культурный драйв – страшная сила), однако она отлично справляется с выбраковкой бессмысленных мемов БД. Группы с дополнительной дорогостоящей памятью, заполненной вредной ерундой, проигрывают соревнование.

Кооперативная культура

Давайте теперь посмотрим, как поведет себя модельная популяция, если культура в ней будет не эгоистичной (макиавеллиевской), а кооперативной или общественно полезной, то есть в нашем случае охотничьей (ведь мы помним, что охота – коллективное действо, приносящее пользу всем членам группы, а не только самим охотникам).

Оставим все параметры без изменений, за исключением одного: разрешим изобретение мемов ОХМ (охотничьего мастерства) вместо мемов МАК. Параметры для мемов ОХМ сделаем такими, чтобы все было максимально похоже на ситуацию с мемами МАК в предыдущих экспериментах. Единственная существенная разница сводится к тому, что до сих пор изобретаемые мемы (МАК) были полезны индивиду, но бесполезны для группы, а теперь мемы будут полезны не столько индивиду лично, сколько всей группе в целом. Расплачиваться за большую память, необходимую для хранения мемов ОХМ, будет индивид, которому из-за этого будет труднее производить потомство, а выигрыш (дополнительные ресурсы, добытые на охоте) будет делиться на всех членов группы. В принципе, это классическая ситуация из теории эволюции альтруизма (книга 2, глава 5), которую называют “трагедией общего выпаса”[68]. Группе выгодно, чтобы у всех были большие мозги, набитые охотничьими мемами, однако корыстные интересы каждого индивида состоят в том, чтобы сэкономить на собственных мозгах, паразитируя на охотничьем мастерстве сородичей.

Результаты показаны на рисунке 12.7 (средний ряд диаграмм). Чтобы можно было охватить взглядом больше информации, теперь мы будем показывать на рисунках не весь ход развития популяции в течение 70 тыс. лет, а усредненные – как бы итоговые – значения показателей за 50–70 тыс. лет.

Диаграммы показывают, что если рост мозга подстегивается кооперативной культурой, то главным фактором, определяющим силу культурного драйва, становится межгрупповая конкуренция. Макиавеллиевская культура, как мы помним, обеспечивает максимальный рост мозга при наименьшей интенсивности межгрупповой конкуренции (G = 800). Кооперативная культура, наоборот, лучше всего

способствует увеличению мозга при максимально острой межгрупповой конкуренции.

Если конкуренции нет вовсе (G = 800, вся популяция – единая группа) или она слабая (например, при G = 300, когда популяция состоит из 3–5 групп), кооперативная культура вообще не может запустить культурный драйв. Мозг остается маленьким (на уровне мутационно-селекционного равновесия), а культура – зачаточной. Никакого развития не происходит. Так что макиавеллиевская культура оказывается в каком-то смысле более универсальной: она все-таки худо-бедно запускает культурный драйв при любом уровне межгрупповой конкуренции.

Если межгрупповая конкуренция сильна (G = 15, много маленьких групп), кооперативный культурный драйв чрезвычайно эффективен. Объем мозга в итоге получается даже больше, чем при макиавеллиевской культуре без конкуренции (G = 800). Кроме того, при сильной конкуренции и кооперативной культуре процессы упрощения мемов и уменьшения мозга выражены слабее и начинаются позже. Причина в том, что в этой ситуации каждый мем ОХМ, независимо от своего размера, крайне важен для выживания группы. Культурный групповой отбор благоприятствует группам с наиболее эффективной охотничьей культурой.

Ситуация, которая складывается при острой межгрупповой конкуренции и кооперативной культуре, вообще-то довольно забавная, если отвлечься от сухих цифр и попытаться представить себе “реальную” жизнь наших модельных гоминид. Исходно индивидам вполне достаточно их врожденных охотничьих способностей, чтобы прокормиться. Но межгрупповая конкуренция заставляет их бесконечно развивать и совершенствовать охотничье мастерство. Теперь, чтобы выжить, им нужно не просто догнать и убить виртуальную антилопу в виртуальной саванне – а сделать это лучше и быстрее всех конкурентов! Ведь среда по-прежнему позволяет добыть лишь 3000 антилоп в год, которые достанутся лишь самым умелым охотникам. В итоге получается, что виртуальные гоминиды носятся сломя голову за несчастными антилопами, поражая их каким-то сверхэффективным оружием, мощь которого во много раз превосходит необходимый минимум, требующийся, чтобы просто добыть антилопу в спокойной обстановке.

Диаграммы также показывают, что межгрупповая конкуренция – мощный механизм, препятствующий засорению культуры бесполезными мемами. Он отлично работает как при макиавеллиевской культуре, так и при кооперативной.

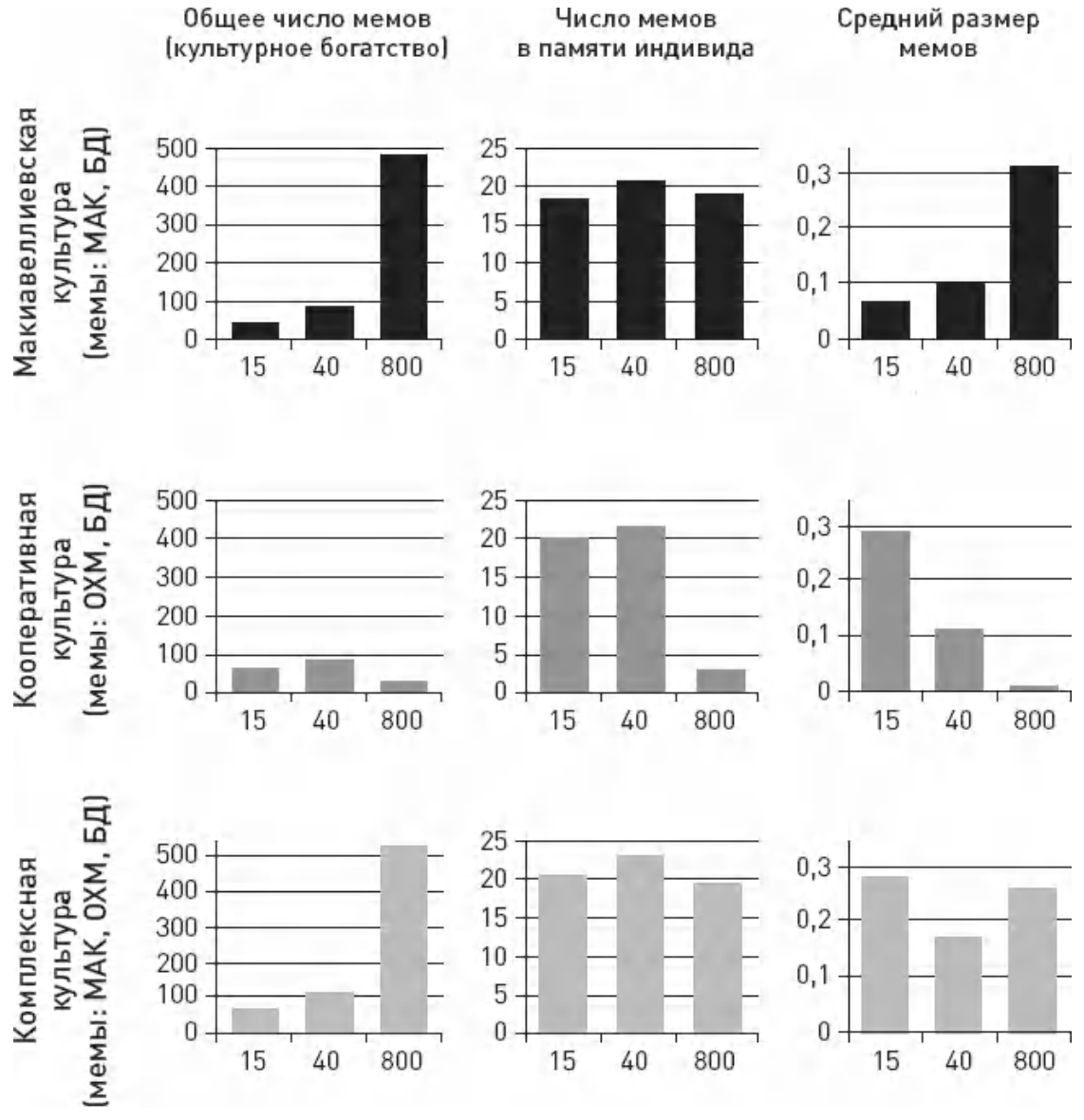
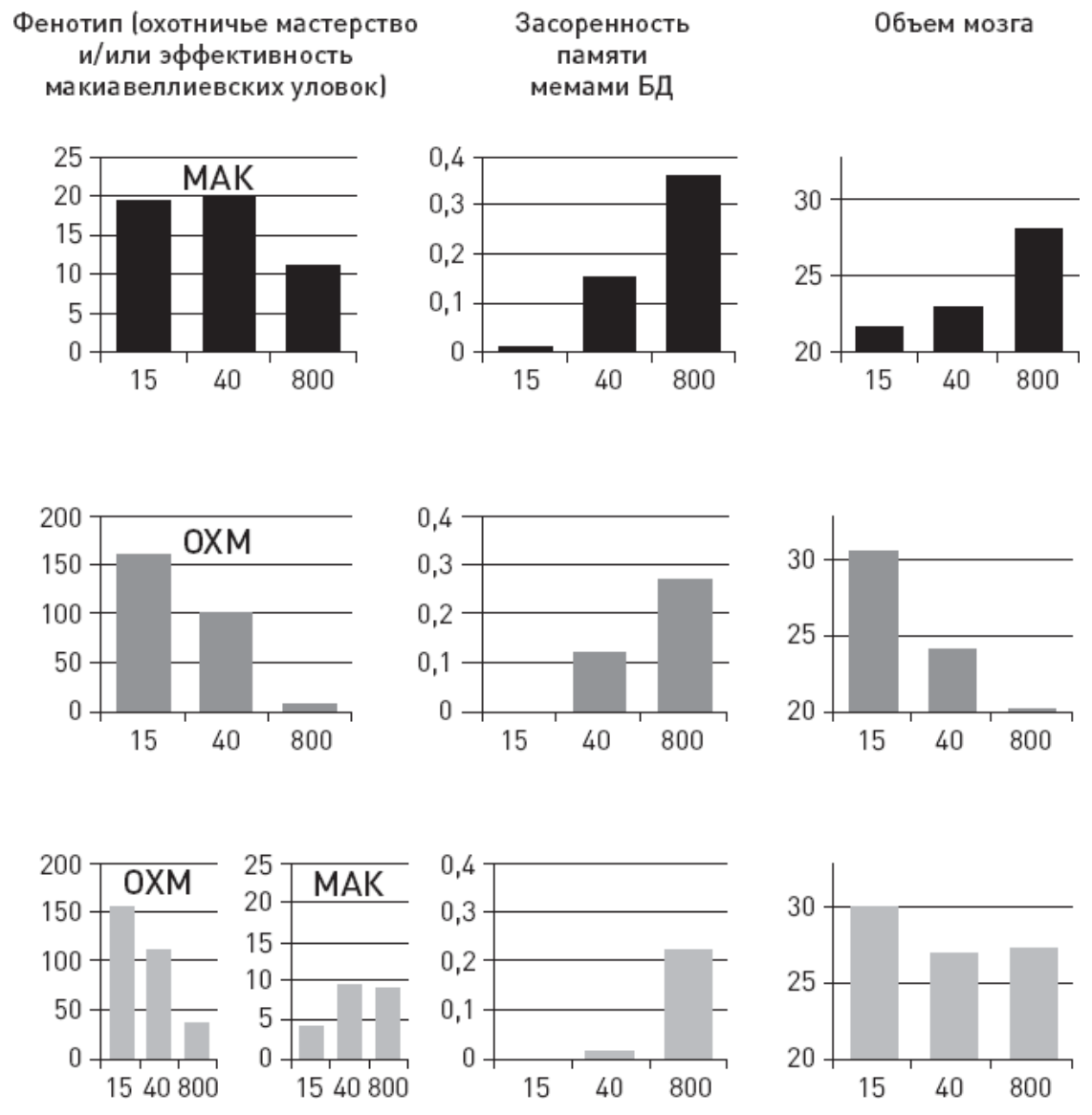


Рис. 12.7. *Результаты моделирования для трех разных культур (макиавеллиевской, кооперативной и комплексной) при трех уровнях межгрупповой конкуренции: очень высоком (G =* 15*), среднем (*40*) и нулевом (*800*). Для каждой ситуации показаны усредненные результаты десяти прогонов модели. Для признака "Засоренность памяти мемами БД" показаны усредненные результаты за годы* 1–70 000*, для всех остальных – за годы* 50 000–70 000.



Сравнивая верхний и средний ряд диаграмм на рисунке 12.7, можно заметить, что средний размер мемов меняется согласованно с объемом мозга: если мозг вырастает большим, то мемы в памяти индивидов оказываются в среднем крупнее. Причина, очевидно, в том, что маленькие мозги усиливают отбор мемов на малый размер, а насыщение культуры мелкими мемами, в свою очередь, ослабляет отбор на увеличение мозга (см. рис. 12.6).

Комплексная культура

Пора посмотреть, что будет, если мы разрешим культуре быть *комплексной.* Позволим индивидам изобретать мемы всех трех категорий: МАК, ОХМ и БД, оставив остальные параметры неизменными.

Результаты показаны на рисунке 12.7 (нижний ряд диаграмм). Видно, что комплексная культура – более мощный двигатель прогресса, чем обе специализированные культуры, рассмотренные выше. Основные отличия сводятся к следующему.

1) Комплексная культура обеспечивает мощное культурное развитие и рост мозга при *любом* уровне межгрупповой конкуренции. Как мы помним, макиавеллиевская культура обеспечивает самый действенный культурный драйв при слабой конкуренции, а кооперативная – при сильной. Ну а комплексная культура отлично работает во всех случаях.

2) Комплексная культура обеспечивает чуть большее разнообразие мемов (культурное богатство) и чуть меньшую засоренность мемофонда бесполезными мемами. Но это, в общем-то, тривиальные результаты, которые объясняются во многом просто тем, что стало больше категорий мемов.

3) Если посмотреть на то, как используется память, можно заметить, что при комплексной культуре и сильной межгрупповой конкуренции общественно полезные мемы ОХМ вытесняют из памяти индивидов индивидуально полезные мемы МАК – что, в общем, тоже понятно и ожидаемо (рис. 12.8, правый ряд диаграмм).

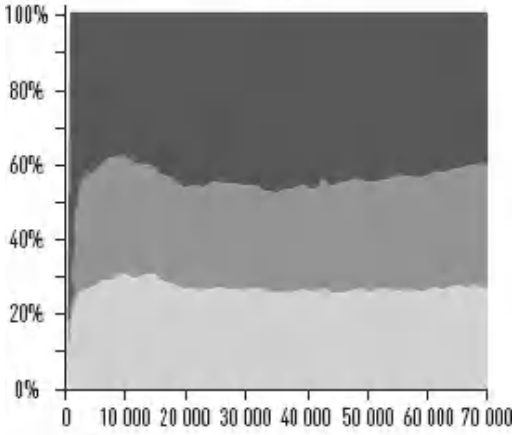
4) Комплексная культура позволяет развиться кое-каким охотничьим навыкам, даже если эти навыки не поддерживаются групповым отбором. Например, в большой единой популяции (G = 800) при комплексной культуре среднее значение фенотипического признака “охотничье мастерство” (см. рис. 12.7, четвертая диаграмма в нижнем ряду) оказывается существенно выше, чем при специализированной кооперативной (охотничьей) культуре (четвертая диаграмма в среднем ряду). Как мы помним, при G = 800 межгрупповая конкуренция отсутствует – и поэтому мемы ОХМ фактически

бесполезны. Врожденных охотничьих навыков достаточно для выживания и размножения, и нет смысла гоняться за антилопой с каким-то сверхизощренным оружием. Численность популяции быстро дорастает до потолка несущей способности среды, после чего все доступные ресурсы (те самые 3000 антилоп в год) успешно изымаются и используются. Дополнительные охотничьи навыки никому ничего не дадут, если не нужно конкурировать с другими группами. Таким образом, в отсутствие межгрупповой конкуренции мемы ОХМ не дают преимуществ ни индивидам, ни группе. Именно поэтому кооперативная культура не может запустить культурный драйв ни при G = 800, ни даже при G = 300. Однако если культура комплексная, то культурный драйв запускается мемами МАК. Объем памяти растет, и мемы ОХМ начинают распространяться в мемофонде, несмотря на свою бесполезность в данной ситуации. Можно сказать, что они распространяются как паразитные мемы, наподобие мемов БД. Но ведь в реальной жизни, в отличие от модели, все может в любой момент измениться. Придут конкуренты – и дополнительные охотничьи навыки очень даже пригодятся. Так что этот эффект вполне можно записать в потенциальные преимущества комплексной культуры.

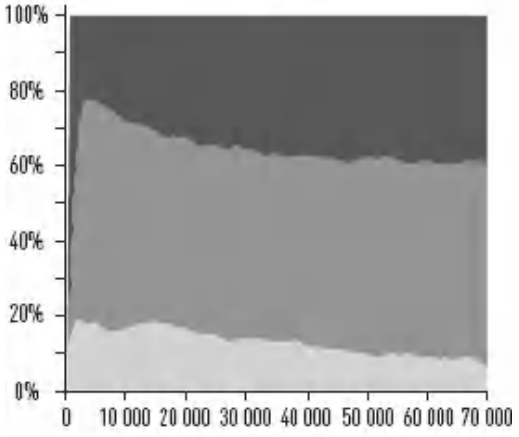
5) Комплексная культура предотвращает экстремальное измельчание мемов. Динамика использования памяти (см. рис. 12.8) говорит о том, что культурный групповой отбор (который, как мы помним, эффективен при острой межгрупповой конкуренции) способен контролировать содержимое мемофонда, то есть *формировать* культуру. Индивидуальный отбор не может этого делать. Если межгрупповой конкуренции нет, соотношение категорий мемов в памяти среднестатистического индивида примерно соответствует частоте их изобретения. Что выдумывается, то и сохраняется в культуре: если мемы ОХМ, МАК и БД изобретаются с одинаковой частотой, то и в памяти индивидов их будет примерно поровну. Полезны в этой ситуации только мемы МАК, но они не могут вытеснить из культуры (и из памяти индивидов) остальные категории мемов[69]. Однако при острой межгрупповой конкуренции (G = 15) общественно полезные мемы ОХМ, повышающие конкурентоспособность группы, решительно преобладают в мемофонде и в памяти индивидов.

Кооперативная культура

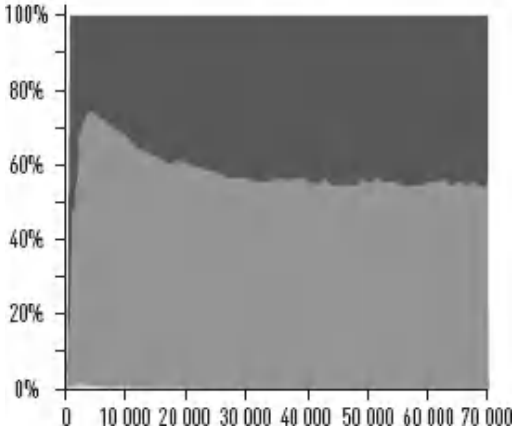
800



40



15



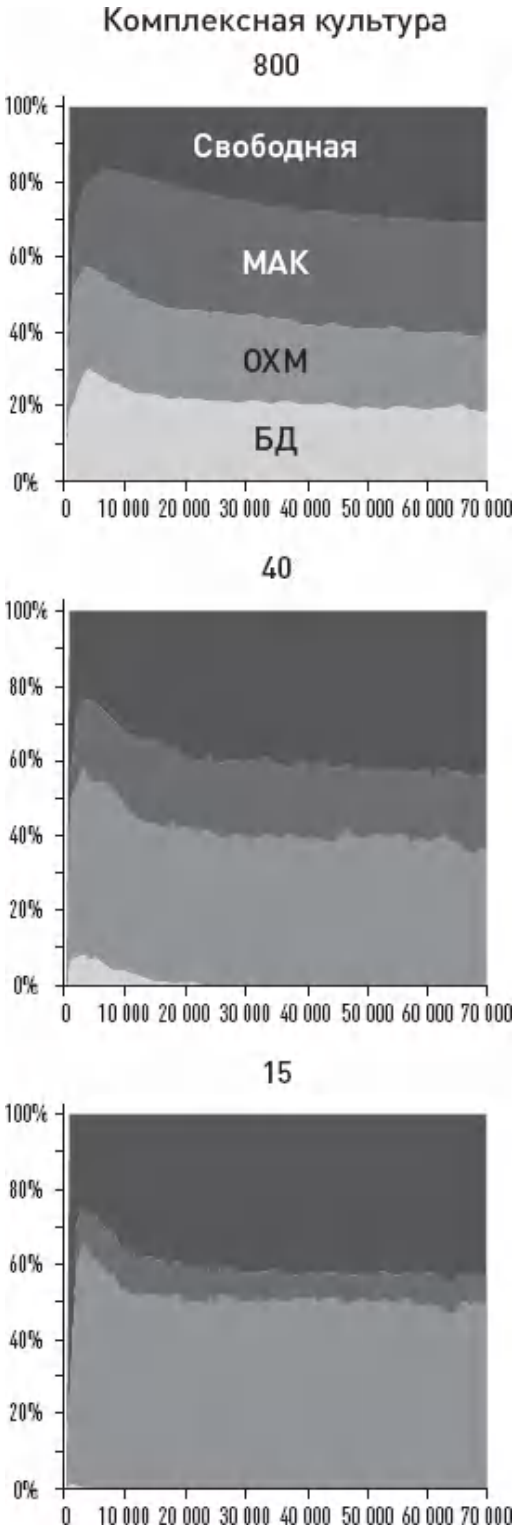


Рис. 12.8. *Заполнение памяти среднестатистического индивида при двух культурах (кооперативной и комплексной) и трех уровнях межгрупповой конкуренции: нулевом (G =* 800*), умеренном (*40*) и очень высоком (*15*). Для каждого случая показаны усредненные результаты десяти прогонов модели. Первая диаграмма (кооперативная культура, G =* 800*) отражает ситуацию, когда культурный драйв не стартовал,*

мозг остался маленьким и в нем поселяются лишь единичные, очень мелкие мемы.

Перечисленные преимущества комплексной культуры позволяют заключить, что вероятность крупномасштабной, самоподдерживающейся коэволюции мозга и культуры должна повыситься, если популяция попадет в такие условия, когда у индивидов будет шанс периодически изобретать разнообразные, достаточно сложные (то есть требующие определенных когнитивных способностей, таких как вместительная память) и очень выгодные мемы сразу нескольких категорий. Например, кооперативные и макиавеллиевские. В этом случае мощный культурный драйв сможет запуститься при *любой* степени остроты межгрупповой конкуренции.

Внимательные читатели, вероятно, уже догадались, к чему мы клоним. Похоже, что ранние *Homo* (но не другие обезьяны!) как раз и оказались в такой ситуации.

Вероятность случайного изобретения *ценных и сложных кооперативных мемов* могла повыситься в связи со сменой экологической ниши и новыми стратегиями добычи пропитания, такими как коллективная добыча падали и охота на крупных травоядных в саванне (книга 1, глава 2; раздел “Пищевая революция эректусов: прощание с лесами” в главе 2 здесь; *Rogers et al.,* 1994; *Braun et al.,* 2010).

Древние гоминиды – агрессивные падальщики и охотники – должны были полагаться на свою сплоченность и парохиальный альтруизм, чтобы успешно конкурировать с крупными хищниками и другими гоминидами (*Bickerton, Szathmary,* 2011; *Gavrilets,* 2015). Изготовление и использование каменных орудий – яркий пример сложного, культурно наследуемого поведения, которое должно было быть исключительно полезным для выживания группы. Необходимо было ловко и быстро разделывать туши крупных животных, чтобы побыстрее скрываться с добычей в убежищах и таким образом избегать опасных столкновений с более сильными хищниками и конкурентами (*Rose, Marshall,* 1996; *Plummer,* 2004).

При этом производство даже таких, на первый взгляд, простых и примитивных каменных орудий, как олдувайские, на самом деле требует немалого мастерства и довольно-таки серьезных способностей к социальному обучению, иначе

навыки будут быстро утрачиваться. К такому выводу пришел в 2015 году большой исследовательский коллектив во главе с Кевином Лаландом в ходе масштабного эксперимента по культурной передаче олдувайской каменной технологии (*Morgan et al.,* 2015). В эксперименте участвовали археологи, в совершенстве владеющие искусством изготовления олдувайских орудий, и необученные добровольцы – студенты. Культурная передача знаний имитировалась так: сначала мастер изготавливал каменные орудия, а студент у него учился. Потом у этого студента учился следующий доброволец, и так далее. Исследователи хотели понять, как быстро будет теряться навык в ряду последовательных актов социального обучения в зависимости от того, каким способом проводится обучение. Самый примитивный способ заключался в том, что ученик видел только результаты трудов учителя, то есть отщепы, ядрища, случайные каменные обломки, получившиеся в процессе работы. Это как если бы вас учили кататься на горных лыжах, просто приведя на вершину раскатанного безлюдного склона: смотри на следы от лыж и соображай сам, что нужно делать. Второй по изощренности метод социального обучения состоял в том, что ученик следил за работой учителя, но тот не обращал на него внимания – просто занимался своим делом. Это копирование, обучение по инициативе ученика без активного участия со стороны учителя. Третий, еще более продвинутый способ: учитель поглядывает на ученика, показывает ему ключевые движения, в общем, учит как может, но только молча. Наконец, при четвертом способе учитель мог разговаривать с учеником, объясняя ему словами все тонкости ремесла.

Сеансы обучения были недолгими – в этом, конечно, важное отличие эксперимента от реальных условий жизни ранних *Homo* в африканской саванне, где молодежь, скорее всего, училась годами. И все же результаты получились любопытные и показательные. Чем совершеннее был метод обучения, тем дольше сохранялись навыки в цепочке учителей и учеников. При всех способах обучения, кроме последнего, навык деградировал очень быстро (при самых примитивных вариантах это происходило в первом же раунде). В результате ученики просто долбили камни без всякого смысла и прока (а ведь на самом деле олдувайские орудия – это вовсе не случайные обломки камней, как можно подумать при беглом взгляде на них). И только при использовании учителем нормальной человеческой речи навык более или менее успешно

передавался от человека к человеку (в итоге он, правда, все равно деградировал, но медленно).

Вернемся к модели *TribeSim*. Мы предполагаем, что социально наследуемые навыки производства каменных орудий у ранних *Homo* аналогичны мемам охотничьего мастерства в нашей модели. Конфронтационная (связанная с острой конкуренцией и конфликтами) добыча падали, охота и разделка туш почти наверняка были коллективными предприятиями, успех которых был выгоден в первую очередь группе и лишь во вторую – индивидуальному охотнику или каменных дел мастеру.

Шансы на изобретение полезных и сложных макиавеллиевских мемов[70] тоже могли повыситься именно у древних гоминид, но не у других обезьян. Внимательный читатель опять-таки уже догадался почему. Ну конечно, в связи с изменением структуры семьи, родительского вклада в потомство и внутригрупповых отношений (книга 1, глава 1; раздел “Нейрохимическая гипотеза происхождения человека” в главе 9 здесь). Мы ведь помним, что, по мнению ряда антропологов, у гоминид в какой-то момент произошел сдвиг в сторону социальной моногамии, пониженной внутригрупповой агрессии, высокой социальной конформности и роста отцовского вклада в потомство. Это хорошо обоснованная идея, которую поддерживает, мягко говоря, не только Оуэн Лавджой (*Stanyon, Bigoni,* 2014). В обществе, где прямая физическая агрессия не поощряется, но репродуктивный успех при этом все равно зависит от социального статуса и репутации, макиавеллиевские уловки могли стать исключительно полезными для индивидов, ими владеющих.

Эффективное и дорогое социальное обучение – мощный стимул эволюции мозга

Отбор на способность к эффективному социальному обучению – краеугольный камень гипотезы культурного драйва (*Lewis, Laland,* 2012; *Laland,* 2017). В модельных экспериментах, о которых рассказано выше, социальное обучение лимитируется объемом памяти (ПАМ). Этот признак – дорогой, за него приходится платить увеличением мозга (каждая дополнительная единица памяти требует увеличения объема мозга на единицу).

При том наборе параметров, который мы использовали в экспериментах, такая стоимость памяти близка к оптимальной – в том смысле, что именно при такой стоимости мозг в итоге вырастает сильнее всего. Нельзя получить еще более крупный мозг, увеличивая или уменьшая эту стоимость.

Если уменьшить стоимость памяти (например, сделать так, чтобы единица памяти обходилась в 0,5 или 0,8 единицы объема мозга), то культура будет развиваться примерно так же – в долгосрочной перспективе развитие культуры определяется в основном полезностью мемов, скоростью обучения и продолжительностью жизни, – но объем мозга будет меньше. Если, наоборот, сделать память более дорогой, то порочный круг измельчания мемов заработает с еще большей силой. Средний размер мемов в культуре будет меньше, отбор на увеличение мозга – слабее. Итоговый культурный уровень (суммарная эффективность мемов МАК и ОХМ в памяти индивидов) опять-таки получится примерно таким же, а объем мозга снова будет меньше.

В поисках дополнительных стимулов для роста мозга (мы ведь болеем за модельных человечков и хотим, чтобы их мозг вырос как можно сильнее!) мы поэкспериментировали с фенотипическим признаком ОБ (“эффективностью обучения”). От этого признака зависит вероятность успеха при попытке перенять у сородича мем. Конечно, объем памяти тут тоже важен: если памяти недостаточно, мем не будет выучен. Но если памяти хватает, то шансы на успешное обучение определяются

величиной ОБ ученика. ОБ может принимать значения от 0 до 1 (потому что это вероятность).

До сих пор у нас признак ОБ стоял на максимуме (был равен единице), не эволюционировал и был бесплатным. Это, конечно, не самое реалистичное допущение – бесплатная идеальная обучаемость!

Пора это исправить. Давайте установим начальное значение ОБ = 0, а стоимость признака сделаем заоблачной: пусть увеличение ОБ на единицу (то есть от минимума до максимума) обходится модельным гоминидам в целых 30 дополнительных единиц объема мозга. Напомним, что исходный объем мозга равен 20, а в прежних опытах удавалось добиться увеличения мозга в лучшем случае на 10 с небольшим единиц, то есть до 30 с хвостиком (при кооперативной или комплексной культуре и острой конкуренции, см. рис. 12.7, крайние правые диаграммы в среднем и нижнем ряду).

Разрешим гену ОБ мутировать, а значит, и эволюционировать под действием отбора. Только станет ли он эволюционировать при такой огромной цене? Ведь при новых параметрах за такой же уровень культурного развития придется платить гораздо более впечатляющим увеличением мозга.

Нужно иметь в виду, что дорогостоящая эффективность обучения (ОБ) принципиально отличается от простого повышения стоимости памяти. Дело в том, что в нашей модели между памятью и обучаемостью (как лимитирующими факторами развития) есть важное различие. Дорогостоящая память ограничивает распространение крупных мемов в гораздо большей степени, чем мелких. Она дает селективное преимущество мелким мемам, порождая порочный круг измельчания мемов. Дорогостоящая обучаемость, напротив, ограничивает распространение любых мемов, независимо от их размера. Поэтому дорогая обучаемость, по идее, не должна порождать порочного круга. Конечно, обучаемость тоже можно запрограммировать так, чтобы она давала преимущество мелким мемам (так было сделано в модели Гаврильца и Воуза). Но в этом случае игры с признаком ОБ мало что добавят к тем выводам, которые можно получить, играя с признаком ПАМ. Наша идея была в том, чтобы поэкспериментировать не только с лимитирующим фактором, *чувствительным к сложности мемов* (ПАМ), но и с таким лимитирующим фактором, который *к сложности мемов не чувствителен* (ОБ). Чему это может

соответствовать в реальной жизни? Очевидно, каким-то интересным способам социального обучения, которые позволяют примерно с одинаковым успехом передавать простые и сложные знания. Что бы это могло быть? Обсудим чуть позже, а сначала посмотрим на результаты моделирования.

Удивительное дело! Моделирование показывает, что высокая стоимость обучаемости не препятствует культурному драйву. И даже наоборот. При некоторых комбинациях параметров средняя величина ОБ вырастает за 70 тыс. лет до неожиданно высоких значений: 0,89–0,91. И это притом, что такое развитие обучаемости обходится модельным человечкам в 26,7–27,3 дополнительных единицы объема мозга!

Результаты суммированы на рисунке 12.9. Сравните его с рисунком 12.7, чтобы оценить эффект дорогостоящей эволюционирующей обучаемости. Не забудьте обратить внимание на разный масштаб диаграмм для объема мозга (на рис. 12.7 шкала по вертикальной оси заканчивается на 30, а на рис. 12.9 – на 60).

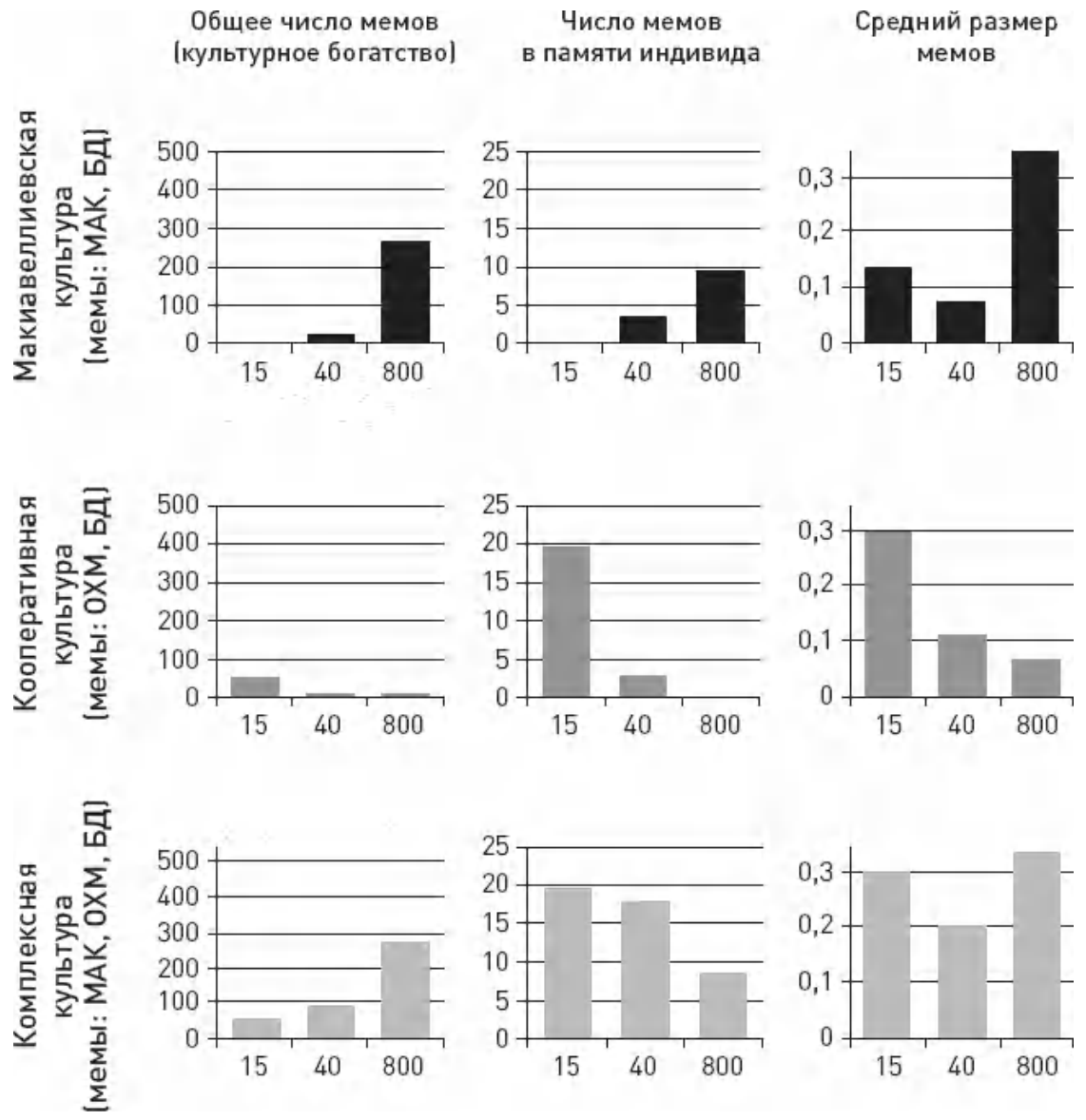
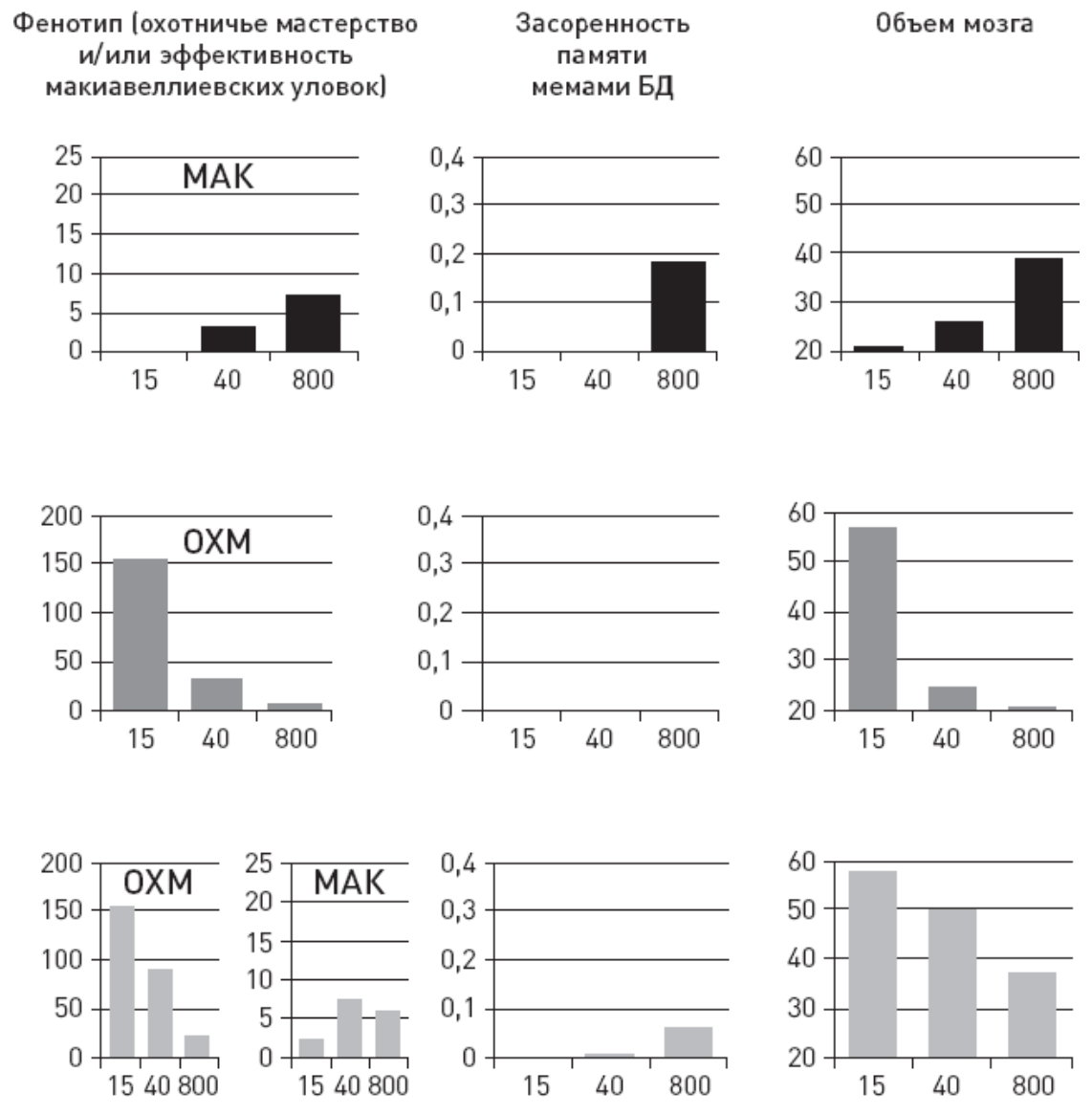


Рис. 12.9. *Коэволюция мозга и культуры при дорогостоящей эволюционирующей обучаемости. Все остальные параметры – как на рисунке* 12.7.



Культура, развивающаяся при дорогой эволюционирующей обучаемости, в целом похожа на ту, что развивалась в предыдущих экспериментах при бесплатной, идеальной и неизменной обучаемости. Культурный драйв успешно стартует почти при всех комбинациях параметров (напомним, что мы экспериментируем с тремя разными по содержанию культурами и с тремя уровнями межгрупповой конкуренции – всего девять вариантов условий). Только при двух комбинациях параметров из девяти культурный драйв не смог запуститься. Это комбинации “кооперативная культура без межгрупповой конкуренции” (в этом случае и с бесплатной обучаемостью культурный драйв не стартует) и “макиавеллиевская культура с острой межгрупповой конкуренцией”. Есть еще и третья комбинация, при которой культурный драйв запускается только

в половине попыток (прогонов модели), – “макиавеллиевская культура при умеренной межгрупповой конкуренции”. Стало быть, мемы, выгодные индивидам, но не группам, с трудом запускают культурный драйв при дорогой обучаемости и значительной межгрупповой конкуренции. В остальных случаях культурный драйв раскручивается на всю катушку.

Общее богатство культуры получается немного ниже, чем при бесплатной обучаемости, но итоговая эффективность культуры (фенотипические значения МАК и ОХМ) – вполне сравнимой. Измельчание мемов выражено слабее, мемы в среднем крупнее. Паразитические мемы БД эффективнее вычищаются из культуры.

Самые яркие различия связаны с объемом мозга. При дорогостоящей и эволюционирующей обучаемости мозг вырастает до небывалых размеров, особенно если культура кооперативная или комплексная, а межгрупповая конкуренция – острая.

Почему дорогостоящая обучаемость (ОБ) приводит к более впечатляющему разрастанию мозга, чем дорогостоящая память (ПАМ)? Очевидно, это связано с тем, что в нашей модели обучаемость способствует передаче любых мемов независимо от их сложности, и поэтому ограничения на рост величины ОБ не порождают порочного круга измельчания мемов, тогда как ограничения на рост величины ПАМ именно это и делают.

О чем это может говорить, какое отношение все это может иметь к реальной эволюции? По-видимому, результаты моделирования намекают нам, что прогрессивная коэволюция мозга и культуры способна заставить мозг увеличиться особенно сильно, если начнут развиваться некие особые механизмы социального обучения, обладающие двумя свойствами.

Во-первых, эти механизмы должны быть чрезвычайно дорогими в том смысле, что их развитие требует серьезного увеличения мозга или перестройки его структуры. Возможно, это значит, что они должны опираться на множество сложных нейронных сетей и задействовать сразу несколько отделов коры.

Во-вторых, эти механизмы должны быть малочувствительными к сложности передаваемых знаний. Иными словами, они должны обеспечивать передачу знаний самого разного уровня сложности примерно с одинаковым успехом.

Человеческий язык отлично подходит под это определение.

Итак, результаты моделирования позволяют предположить, что рост мозга у рода *Homo* поддерживался в течение двух миллионов лет культурным драйвом, который работал исключительно эффективно благодаря двум обстоятельствам.

Во-первых, культура, которая начала складываться у ранних *Homo*, была комплексной: она включала как общественно полезные, так и индивидуально полезные мемы. Благодаря этому культурный драйв продолжал работать, невзирая на возможные колебания уровня межгрупповой конкуренции.

Во-вторых, средства социального обучения, которые начали развиваться у ранних *Homo*, были особенными. Возможно, наши предки уже очень давно начали общаться друг с другом при помощи каких-то знаков, символических жестов или протослов. В общем, каких-то абстрактных, комбинируемых поведенческих актов, которые несли информацию о вещах, не обязательно присутствующих здесь и сейчас.

И если грубая культура, которая поддерживалась благодаря этим своеобразным методам социального обучения, давала большое преимущество в выживании и размножении тем, кто ей успешно овладел, то должен был идти интенсивный отбор на совершенствование этих методов. Которые, так уж получилось, выжимали из обезьяньего мозга наших предков буквально все, на что тот был способен, а отбор на совершенствование этих методов неизбежно приводил к росту мозга в череде поколений.

Давайте еще немного поиграем с эволюцией обучаемости. Программа позволяет моделировать как генетическую, так и культурную (основанную на мемах) эволюцию признаков ОБ (обучаемость) и УЧ (учительское мастерство). Что такое “мемы обучаемости”? Ну, например, слова, которые мы понимаем. Если вы понимаете слова “ортогон”, “дериват”, “диффузный” и “плексус”, то легко усвоите сложную лекцию по эволюции нервной системы плоских червей. Что такое “мемы учительского мастерства”? Например, слова, которые мы умеем со смыслом произносить.

Мы уже знаем, что эволюцию учительства некоторые специалисты считают важным фактором антропогенеза (*Morgan*

et al., 2015; *Laland,* 2017). Наша модель показывает, что оба признака, ОБ и УЧ, отлично могут эволюционировать как генетически (за счет врожденных способностей), так и культурно. Любопытно, что ОБ эволюционирует обоими способами с одинаковым успехом, а вот УЧ “предпочитает” эволюционировать культурно.

Почему так? Дело в том, что мемы учительства *обладают вирусными свойствами*. Когда в памяти человека поселяется мем УЧ, человек благодаря этому становится более эффективной машиной для распространения мемов. Иначе говоря, мемы УЧ – это такие особенные мемы, которые сами себе помогают распространяться. Конечно, они неизбирательны – они помогают распространяться также и всем остальным мемам, сидящим в голове индивида. Но мемы УЧ получают эту помощь (от самих себя) всегда и с гарантией, а остальным мемам уж как повезет: окажутся они в одной голове с эффективным мемом УЧ или не окажутся.

Если позволить признаку “учительское мастерство” (УЧ) эволюционировать культурно, за счет мемов, то мемы УЧ занимают непропорционально большую долю памяти (рис. 12.10).

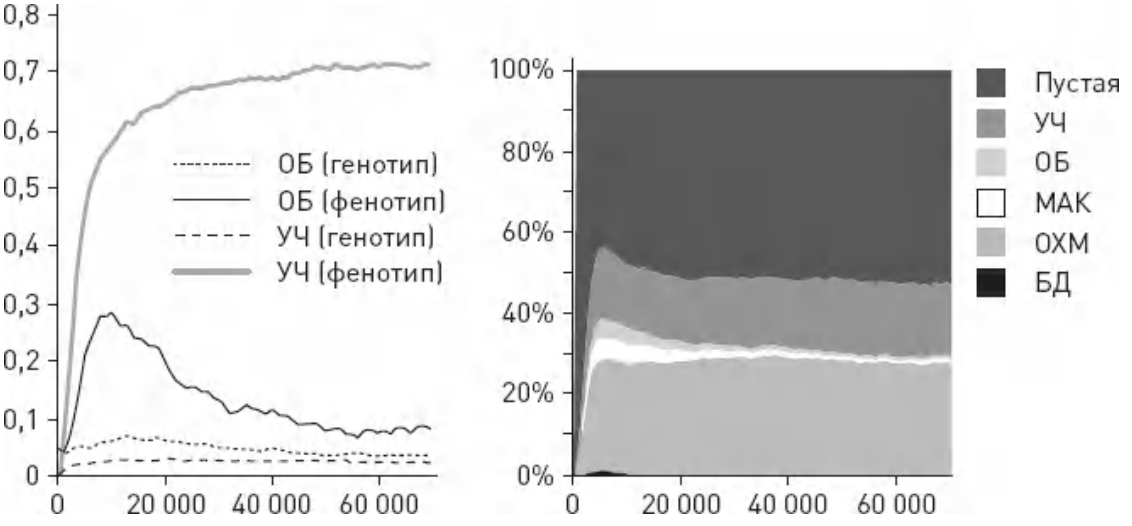


Рис. 12.10. *Эволюция социального обучения (ОБ – обучаемость, УЧ – учительское мастерство). Разрешены пять типов мемов (МАК, ОХМ, УЧ, ОБ, БД), мутировать разрешено трем генам: ПАМ, УЧ, ОБ. Межгрупповая конкуренция умеренная (G* = 40*). Объем мозга* = = 20 + *ПАМ* + 30 × *ОБ* + 30 × *УЧ.* Слева *показана динамика генотипических (врожденных) и фенотипических значений ОБ и УЧ.*

Фенотипическое значение признака – это генотипическое значение плюс суммарная эффективность всех мемов соответствующей категории, сидящих в памяти индивида. Следовательно, эффективность культуры можно оценить по разнице между фенотипическим и генотипическим значениями признака. Обратите внимание на мощное культурное (за счет мемов, а не генов) развитие учительства. Справа – *использование памяти среднестатистическим индивидом. Мемы УЧ занимают намного больший объем памяти, чем мемы ОБ и МАК. Только мемы ОХМ способны конкурировать с вирусными учительскими мемами, поскольку их поддерживает культурный групповой отбор.*

Если позволить себе еще немного пофантазировать, то можно предположить, что это имеет некое отношение к тому обстоятельству, что наша способность овладевать языком – во многом врожденная (что соответствует высокому генотипическому значению ОБ в нашей модели), тогда как сам язык – выучиваемый, он представляет собой комплекс мемов. Овладевая словами и грамматикой, люди приобретают способность передавать свои знания другим, то есть учить. Так что можно провести аналогию между какими-то выучиваемыми компонентами языка и мемами УЧ. Можно даже представить себе язык как “вирус мозга”. Удивительно полезный симбиотический вирус, который не только выводит социальное обучение на принципиально новый уровень, но и организует (и даже во многом создает) наше мышление. Коэволюционируя с ним, мы стали разумными существами[71].

Дополнительные факторы, влияющие на коэволюцию мозга и культуры

Не всякие мемы способны запустить культурный драйв. Например, не увенчались успехом наши попытки вырастить модельным гоминидам мозг при помощи мемов, связанных с выявлением и наказанием обманщиков (“фрирайдеров” – тех, кто отлынивает от общественно полезной деятельности, в роли которой в модели выступает коллективная охота). Причем моделирование наглядно показало, *почему* этот номер не проходит.

Чтобы эволюция культуры и мозга для выявления и наказания социальных паразитов стала в принципе возможной, сначала нужно создать саму проблему, то есть сделать возможным социальный паразитизм. Мы можем сделать это несколькими способами, самый простой – разрешить мутировать “гену склонности ходить на охоту”. До сих пор по умолчанию у нас эта склонность стояла на максимуме (была равна 1) и не эволюционировала, поэтому все, у кого было достаточно ресурсов, на охоту ходили.

Итак, разрешим этому гену эволюционировать. Напомним, что индивид, пропустивший охоту, экономит ресурсы, которые он может потом расходовать на размножение.

Результат получился, в общем-то, ожидаемый. Если межгрупповая конкуренция отсутствует, то социальные паразиты плодятся безудержно. В конце концов в популяции не остается достаточного количества охотников, чтобы прокормить группу, и популяция просто-напросто вымирает. Если же межгрупповая конкуренция есть, то социальный паразитизм не получает большого распространения. Группы, в которых развелось слишком много бездельников, проигрывают в конкуренции группам, где бездельников меньше. Групповой отбор успешно противостоит распространению генов социального паразитизма – точно так же, как он противостоит распространению вредных мемов в культуре.

Есть ли где-нибудь в этой ситуации место для культурного драйва, подстегиваемого “мемами выявления и наказания обманщиков”? Станет ли мозг расти ради таких мемов? Мы не смогли найти такую комбинацию параметров, при которой это

было бы возможно. Принципиальная проблема здесь в том, что дорогостоящая память, наполненная мемами наказания обманщиков, – это признак по своей сути альтруистический. Он выгоден не столько индивиду, сколько группе. Поэтому, как и в случае с кооперативной культурой, основанной на мемах охотничьего мастерства, культурный драйв на основе мемов наказания обманщиков в принципе возможен только при достаточно сильной межгрупповой конкуренции. Но – следите за руками! – если межгрупповая конкуренция сильна, то и сама проблема (социальный паразитизм) не сможет развиться, как только что было сказано. Небольшой процент социальных паразитов в популяции будет присутствовать, но это не создаст достаточного давления отбора в пользу групп, члены которых вырастили себе дорогостоящие мозги для хранения мемов наказания обманщиков.

Таким образом, при сильной межгрупповой конкуренции не возникает самой проблемы, ради которой стоило бы обзаводиться “культурой наказания обманщиков”. При слабой межгрупповой конкуренции такая культура была бы очень полезна – она сделала бы “фрирайдерство” невыгодным и тем самым спасла бы популяцию от вымирания. Но, поскольку она полезна только на групповом уровне, культурный драйв на ее основе может работать только при сильной межгрупповой конкуренции. Однако при сильной межгрупповой конкуренции эта культура не нужна, потому что “фрирайдерство” и так не развивается.

Другое дело – “мемы совести”, то есть в нашем случае мемы, побуждающие индивидов по-честному ходить на охоту. В определенных условиях они вполне могут запустить культурный драйв и заставить мозг расти. Для этого нужно сделать врожденную склонность ходить на охоту низкой, а межгрупповую конкуренцию – значительной. И конечно, нужно разрешить изобретение “мемов совести”, которые повышают вероятность того, что человек, знающий такой мем, пойдет на охоту. В этом случае культурный групповой отбор даст преимущество группам с наиболее высокоморальной культурой. Мозг будет расти ради запоминания “мемов совести” точно так же, как он это делал ради мемов охотничьего мастерства в приведенных выше примерах.

Но хватит о высоком, вернемся к нашим приземленным макиавеллиевским хитростям и охотничьим уловкам.

Мы посмотрели, как влияют на коэволюцию мозга и культуры четыре дополнительных фактора: размер популяции, изобретательность (частота спонтанного изобретения мемов), продолжительность жизни и межгрупповые миграции (рис. 12.11).

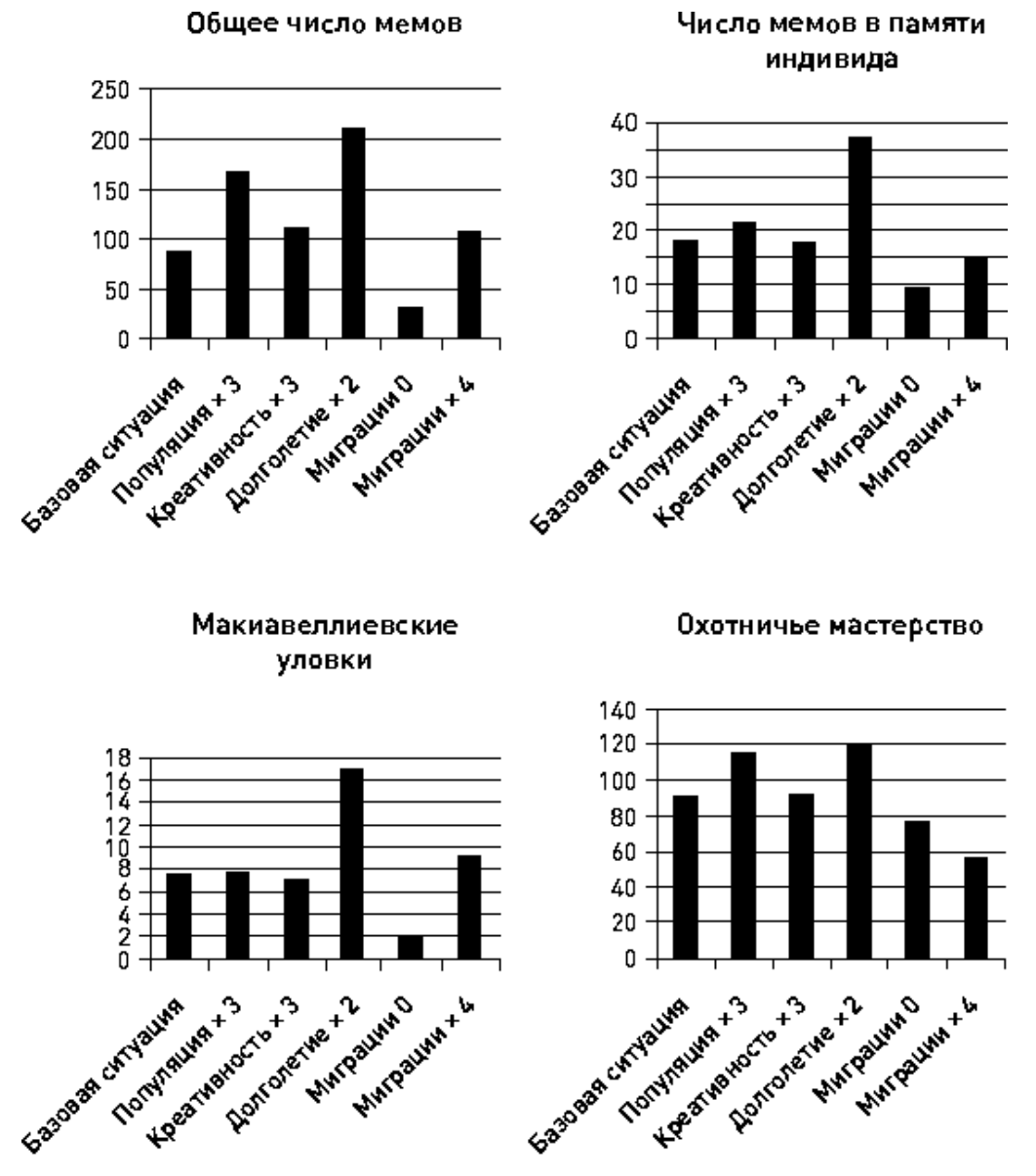
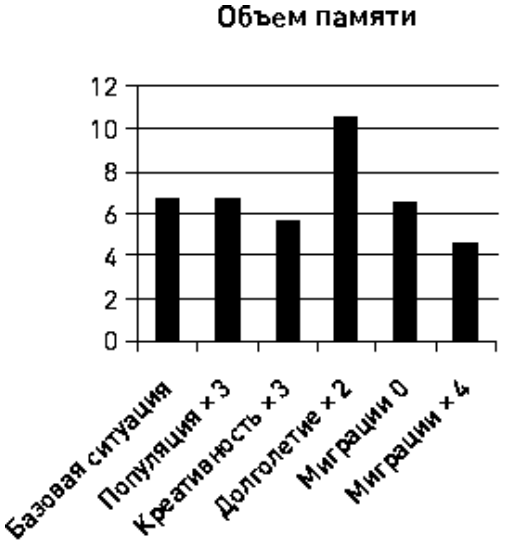
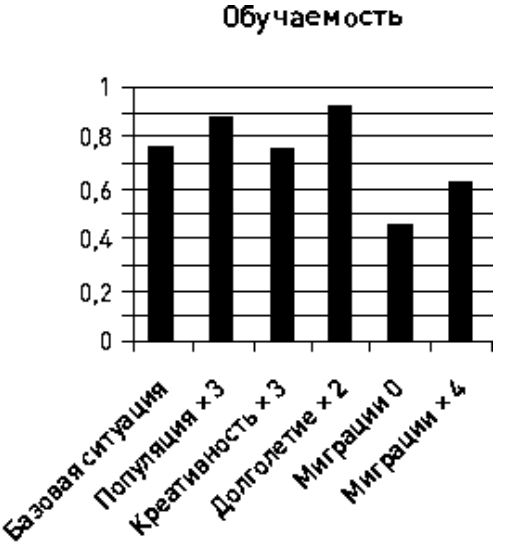
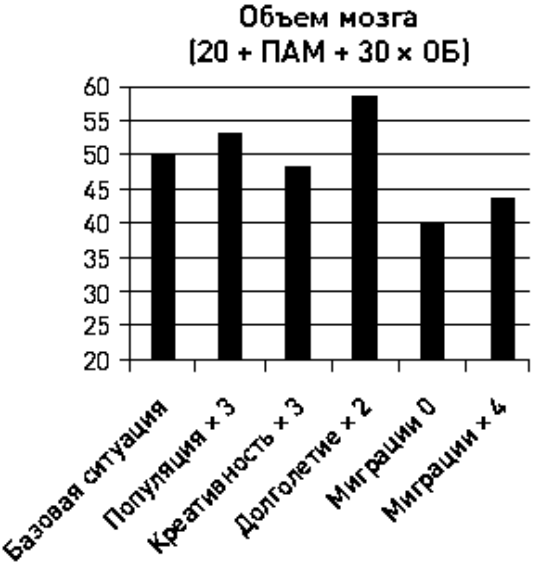


Рис. 12.11. *Влияние размера популяции, частоты изобретения мемов, продолжительности жизни и частоты переходов из группы в группу на коэволюцию мозга и культуры. Результаты сравниваются с “базовой ситуацией”: комплексная культура, разрешены мемы МАК, ОХМ и БД, дорогая эволюционирующая обучаемость, умеренная межгрупповая конкуренция (G =* 40*). Для каждого случая показаны усредненные результаты за годы* 50 000–

70 000 *десяти прогонов модели. “Популяция* × 3*”: количество ресурсов, предоставляемых средой, увеличено втрое (R* = 9000*), что приводит к утроению численности популяции. “Креативность* × 3*”: частота изобретения мемов каждой категории* 0,0004 *на особь в год (вместо* 0,000133 *в базовой ситуации). “Долголетие* × 2*”: вероятность смерти в текущем году равна возрасту, умноженному на* 0,0005 *(в базовой ситуации – на* 0,002*), что дает среднюю продолжительность жизни* 52 *года (вместо* 27 *лет в базовой ситуации). “Миграции* 0*”: особи не переходят из группы в группу. “Миграции* × 4*”: вероятность перехода в другую группу* 0,004 *на особь в год (в базовой ситуации –* 0,001*).*







Увеличение численности популяции оказывает сильное положительное влияние на коэволюцию мозга и культуры. Культура получается богаче, мозг – больше. О предполагаемом влиянии численности и плотности популяции на культурное развитие мы говорили в первой книге (глава 3).

Увеличение креативности тоже влияет на культурное богатство (общее число мемов в культуре) положительно, но эффект намного слабее, чем при увеличении численности популяции. Например, как показано на рисунке 12.11, утроение креативности дает намного более слабый эффект, чем утроение численности популяции. Из этого следует, что положительное влияние численности населения на культурное богатство связано не с ростом числа потенциальных изобретателей, а с чем-то другим – скорее всего, просто с большим числом мозгов, способных хранить и распространять знания. Креативность не так важна, как умение учиться и учить других (см. раздел “Оптимальный способ обучения” в главе 11)!

Более того, при утроенной креативности память и обучаемость в итоге развиваются даже чуть слабее, а мозг вырастает не так сильно, как в базовой ситуации (см. рис. 12.11). Почему? Очевидно, потому, что если новые полезные мемы появляются очень часто, то можно не слишком переживать, если не удалось какой-то из них выучить: невелика потеря, не выучили этот – выучите следующий (а то и сами изобретете). Мемов кругом так много, что они как бы слегка обесцениваются. Этот эффект некоторые специалисты называют “эволюционным соревнованием” или “компромиссом” между социальным и асоциальным обучением: если сильно развивается один из этих двух способов обучения, то предпосылки для развития второго слабеют (*Muthukrishna et al.,* 2018). В нашем случае креативность, то есть частота спонтанного изобретения полезных мемов, соответствует способностям к асоциальному обучению. Самостоятельно найти новый выгодный способ поведения (неважно, как именно: чисто случайно, методом проб и ошибок или даже путем сознательного придумывания) – это и есть асоциальное обучение. Ну а социальному обучению в нашей модели соответствует заимствование чужих мемов, для которого важны признаки ПАМ, ОБ и УЧ. В общем-то логично, что мощное развитие асоциального обучения приводит к чуть менее развитому социальному обучению. Главное – не забывать, что на одном асоциальном обучении далеко не уедешь. Никто, даже

самый гениальный из гениев, не сумел бы изобрести с нуля и сотой доли всех тех культурных богатств, которые были необходимы нашим предкам для выживания уже в незапамятные времена (начиная, может быть, с ранних *Homo*, а то и с поздних австралопитеков).

Но вернемся к рисунку 12.11. Самый впечатляющий эффект дает увеличение продолжительности жизни – это приводит к рекордному увеличению мозга и мощнейшему культурному развитию. Почему? Очевидно, потому, что долгоживущие индивиды являются намного более эффективными машинами для хранения и распространения мемов, чем короткоживущие. Любопытно, что культура при этом становится более эгоистичной (или эгоцентристской) – ее макиавеллиевская составляющая развивается сильнее, чем охотничья. Это выглядит логично: если вы собираетесь прожить долгую жизнь, то, наверное, имеет смысл больше заботиться о себе. Но это логика обывательская, а не эволюционная. Ее можно транслировать в логику индивидуального отбора, однако культурное развитие направляется в большей степени культурным групповым отбором, а не индивидуальным. Видимо, макиавеллиевская культура становится более выгодной для группы в целом, если там много долгожителей. Это может быть связано с более оптимальным распределением ресурсов, добытых группой, на две затратные функции: охоту и размножение. Предлагаем читателю самостоятельно подумать, какой тут может быть механизм (мы сами еще не до конца разобрались).

При полной изоляции групп (то есть при нулевой вероятности перехода индивида в другую группу) коэволюция мозга и культуры идет в целом хуже. Сильнее всего страдает макиавеллиевская культура – она почти не развивается. При повышенной частоте межгрупповых миграций макиавеллиевская культура, наоборот, развивается хорошо, зато слабеет охотничья. Между прочим, это снова указывает на преимущество комплексной культуры: она позволяет мозгу расти не только при разных уровнях межгрупповой конкуренции, но и при разных уровнях межгрупповых миграций. Ну а в целом рост частоты межгрупповых переходов действует примерно так же, как и ослабление межгрупповой конкуренции: альтруистические признаки развиваются хуже, эгоистические – лучше. Соответственно, и мозг охотнее растет ради эгоистических мемов, чем ради альтруистических.

Подведем итоги

Таким образом, моделирование подтверждает работоспособность гипотезы культурного драйва. При подходящих условиях у социального вида может начаться автокаталитическая коэволюция мозга и культуры. *Подходящие условия* включают, во-первых, некий исходный минимум способностей к социальному обучению. Во-вторых – и это главное, – вид должен попасть в такую социальную и экологическую ситуацию, чтобы стало возможным периодическое спонтанное изобретение разнообразных, очень выгодных (для индивида или для группы) и достаточно сложных вариантов поведения, которые могут передаваться путем социального обучения. Причем дело тут не столько в изобретательности, сколько именно в социоэкологической ситуации – она должна быть такой, чтобы спонтанно изобретаемые мемы имели хороший шанс оказаться очень выгодными. А такое происходит с большой вероятностью, если вид попал в совершенно новые для себя условия: что ни придумаешь – все в дело пойдет[72].

Вероятность прогрессивной коэволюции мозга и культуры увеличится, если эти мемы будут принадлежать к разным категориям: одни будут выгодны на индивидуальном уровне (как макиавеллиевские мемы), другие – на групповом (как охотничьи мемы из нашей модели). В таком случае коэволюция мозга и культуры может стартовать и продолжаться при варьирующих уровнях межгрупповой конкуренции и миграции.

Гоминиды, а особенно раннеплейстоценовые виды рода *Homo*, возможно, как раз и оказались в такой ситуации благодаря изменению социальной и экологической ниши. Изменение социальной ниши было связано со снижением внутригрупповой агрессии и конкуренции, ростом родительского (в том числе отцовского) вклада в потомство и эволюционным сдвигом в сторону моногамии и социальной конформности. Это могло привести к изменению оптимальных стратегий повышения своего социального статуса и репродуктивного успеха: индивидам теперь приходилось полагаться не столько на грубую силу и агрессию, сколько на макиавеллиевский интеллект (см. раздел “Нейрохимическая гипотеза происхождения человека” в главе 9; книга 1, глава 1,

раздел “Семейные отношения – ключ к пониманию нашей эволюции”).

Изменение экологической ниши было связано с новыми способами добычи пропитания, такими как агрессивная (конфронтационная) добыча падали и охота на крупных животных. Это требовало высокого уровня внутригрупповой кооперации и сложных (предъявляющих высокие требования к когнитивным способностям) способов поведения, таких как изготовление олдувайских и ашельских каменных орудий.

Результаты моделирования позволяют дать предположительное объяснение одной из самых таинственных загадок антропогенеза: почему мозг у наших предков быстро рос, пока культура развивалась с черепашьей скоростью, но перестал расти и даже начал немного уменьшаться, когда культурный прогресс ускорился. В нашей модели рост мозга хорошо стимулируется грубой, примитивной культурой, состоящей из немногочисленных крупных (трудно выучиваемых) мемов. В дальнейшем, когда культура становится более изощренной (насыщенной множеством простых и действенных мемов), рост мозга замедляется и даже обращается вспять. Механизм, лежащий в основе этого сценария, мы назвали “порочным кругом измельчания мемов”. Чтобы он работал, необходима комбинация двух типов ограничений: на рост объема памяти и на количество мемов, которые индивид может выучить в единицу времени. Кроме того, имеющиеся механизмы социального обучения должны давать селективное преимущество мелким (простым) мемам. Эти механизмы должны быть устроены так, чтобы мелкие мемы всегда распространялись лучше, чем крупные (сложные). Если эти условия выполняются, то ослабление отбора на увеличение памяти приводит к усилению отбора мемов на измельчание, а это, в свою очередь, делает обладание вместительной памятью менее выгодным, потому что на ее заполнение меметической мелочью уходит слишком много времени.

Порочный круг измельчания мемов способен положить предел сопряженной эволюции мозга и культуры. Однако процесс увеличения мозга может получить мощное дополнительное ускорение, если начнут развиваться особые способы социального обучения, обладающие двумя свойствами. Во-первых, они должны быть “нейрологически требовательными”, то есть задействовать много разных нейронных путей, чтобы сильный отбор на

их совершенствование с большой вероятностью приводил к росту всего мозга. Во-вторых, эти способы социального обучения должны обладать пониженной чувствительностью к сложности передаваемой информации. Иными словами, они должны обеспечивать возможность со сравнимой эффективностью передавать как простые, так и сложные знания. Развитие таких способов социального обучения может на какое-то время ослабить порочный круг, и это даст мозгу возможность развиться сильнее. Мы полагаем, что человеческий язык как раз и является механизмом социального обучения, который удовлетворяет названным условиям.

Можно также предположить, что необыкновенно быстрый рост мозга в антропогенезе, открывший впоследствии уникальные (и, конечно, никем не предвиденные) возможности для развития цивилизации, был своего рода “эволюционным несчастным случаем”. Культурный драйв был попросту слишком силен, чтобы позволить мозгу эволюционировать каким-то более сбалансированным образом, например путем структурной реорганизации и тонкой подстройки нейронных сетей под конкретные когнитивные функции. На такую тонкую эволюционную работу нужно больше времени, а отбор должен быть более мягким. В реальности же отбор был настолько силен, что подхватывал аллели, улучшающие когнитивные функции чуть ли не любой ценой, – вот мы и получили на выходе мозг невероятных размеров. Культурный драйв – как раз подходящий механизм для создания мощного непрекращающегося отбора на усиление когнитивных функций.

Дополнительными усилителями сопряженной эволюции мозга и культуры могли быть петли положительной обратной связи, проходящие через рост численности населения и через рост продолжительности жизни. Оба эффекта могли иметь место, например, если культурное развитие вело к снижению смертности, что звучит правдоподобно. Это давно предполагалось, и моделирование подтверждает эту идею.

Наконец, моделирование показало, что без острой межгрупповой конкуренции отрастить большой мозг все-таки трудно, а еще труднее развить культуру, не слишком замусоренную паразитными мемами. Культурный групповой отбор успешно контролирует содержимое мемофонда, способствуя распространению общественно полезных мемов и сдерживая распространение мемов паразитических и индивидуально выгодных. Кстати, о том, что своими

нравственными качествами мы обязаны культурному групповому отбору, писал еще Дарвин, хоть и другими словами (книга 2, глава 5, раздел “Альтруизм, стремление к равенству и нелюбовь к чужакам”). Индивидуальный отбор не справляется с подобными задачами, ведь мемы, в отличие от генов, распространяются горизонтально, а это делает культуру в большей степени групповой, чем индивидуальной, характеристикой.

Завершая рассказ о коэволюции мозга и культуры, мы хотели бы еще раз подчеркнуть важную мысль: культурная эволюция может быть почти таким же слепым процессом, как и эволюция биологическая. Никто не проектировал сознательно наши руки, способные к точнейшим манипуляциям, нашу голую кожу с множеством потовых желез или наши ступни, отлично приспособленные для прямохождения. Это сделали слепые природные силы, а именно случайная (ненаправленная) наследственная изменчивость и естественный отбор, который во многом направлялся, как мы теперь знаем, культурой. Точно так же, скорее всего, никто сознательно не проектировал (и уж точно никто не сумел бы изобрести с нуля) ашельское обоюдоострое рубило, костяные иглы для шитья и даже эскимосский каяк (хотя некоторые отдельные тонкости изготовления этих изделий могли придумываться сознательно). Охотники-собиратели часто не могут объяснить, почему они ведут себя так, а не иначе (“Таков наш обычай” – вот их типичный ответ на расспросы антропологов). Культурная эволюция умнее, чем мы. Она не требует понимания причин и следствий – здесь тоже вполне достаточно слепых процессов, таких как случайная изменчивость поведения (а наследственной ее делает социальное обучение) и отбор на двух уровнях: индивидуальном и групповом. Культурный отбор на индивидуальном уровне в программе *TribeSim* в явном виде отсутствует (в неявном он там все-таки подразумевается – иначе с чего бы мемы, распространяющиеся в групповых мемофондах, так часто оказывались полезными). Но в реальных человеческих (и даже обезьяньих) обществах он может быть весьма действенен, поскольку особи склонны с большим энтузиазмом учиться у успешных и авторитетных членов сообщества, чем у неудачников. Ну а то, как работает культурный групповой отбор, наша модель показывает достаточно наглядно.

Биологическая эволюция породила культурную и слилась с ней в единый комплексный процесс, который и повел род *Homo* доселе неведомым эволюционным путем к сияющим вершинам разума, цивилизации, космических полетов и интернета (перечень можно продолжить, добавив в него и менее славные наши достижения, но мы пока воздержимся).

Заключение и благодарности

Вот мы и подвели краткие итоги десятилетнего развития представлений об эволюции человека. Как видим, за десять лет наука узнала много нового. Ведь наука – это не слепая культурная эволюция, которая обеспечивала прогресс человечества на протяжении большей части его истории, не требуя даже понимания причин того, почему то или иное поведение приносит желаемый результат. Может быть, наука – это качественно новый способ культурного развития, который вырос из обычной культурной эволюции примерно так же, как та выросла из эволюции биологической[73].

И вот вам результат: всего за десять лет наши знания об антропогенезе стали куда полнее, подробнее и ярче. Разумеется, приведенный обзор очень неполон. Новая важная информация продолжает накапливаться с огромной скоростью. Под конец мы даже не удержались от придумывания собственной модели антропогенеза (идея культурного драйва – не наше изобретение, но мы добавили пару важных деталей). Пусть читатели будут снисходительны, ведь это, в общем-то, почти неизбежная судьба людей, год за годом следящих за научной литературой в такой интересной и бурно развивающейся области. Что будет еще через десять лет? Будем надеяться, что нас ждет много открытий и неожиданных сюжетных поворотов.

В заключение мы хотим поблагодарить всех, кто помогал нам в работе над этой книгой. Как и все предыдущие наши книги, она основана на рассказах о научных открытиях, которые мы регулярно вот уже пятнадцать лет пишем для сайта “Элементы” (*elementy.ru*), лучшего на свете научно-популярного ресурса, постепенно превратившегося в огромную, увлекательную и довольно-таки полную научную энциклопедию. Мы благодарны талантливым и неутомимым редакторам “Элементов” Елене Мартыновой, Михаилу Воловичу и Евгению Епифанову, которые нас всегда поддерживали и вдохновляли, и всем коллегам, с которыми нам доводилось сотрудничать в ходе этой работы. Научно-популярная литература в России возродилась благодаря Дмитрию Борисовичу Зимину и созданному им фонду “Династия”. Именно благодаря Зимину стали возможными такие громоздкие, но при этом, надеемся, полезные

предприятия, как наш трехтомник. Мы благодарны издательству *Corpus*, его главному редактору Варваре Горностаевой и не главному, а просто прекрасному редактору Алёне Якименко. Их благожелательное и исключительно внимательное отношение к нашим текстам, замечательно изданным стараниями издательского коллектива, неизменно подбадривало нас, когда мы задумывали книгу и работали над ней. Мы также хотим выразить признательность сотрудникам, студентам и аспирантам биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова и сотрудникам Палеонтологического института имени А. А. Борисяка РАН, общение с которыми делает жизнь ученого полноценной, а работу – возможной. Особую благодарность мы бы хотели выразить нашим друзьям, прекрасным ученым и журналистам Ольге Орловой и Александру Костинскому, которые не только не позволяли нам упасть духом, но и предоставили для работы удобное убежище от мирских невзгод – свою уютную дачу под Можайском, где мы написали многие разделы этой книги во время карантина в 2020 году.

А еще мы бесконечно благодарны тем, кто всегда был для нас главным источником сил и вдохновения, – нашим героическим родителям, прекрасным детям и друг другу.

Список литературы

Марков А. В., Наймарк Е. Б. 2014. *Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий*. М.: Corpus.

Марков А. В., Наймарк Е. Б. 2019. *Перспективы отбора. От зеленых пеночек и бессмысленного усложнения до голых землекопов и мутирующего человечества*. М.: Corpus.

Медникова М. Б. 2011. *К антропологии древнейшего населения Алтая: проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры* // Археология, этнография и антропология Евразии. № 1. С. 129–138.

Резникова Ж. И. 2004. *Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных* // Журнал общей биологии. Т. 65. С. 136–152.

Резникова Ж. И. 2009. *Социальное обучение у животных* // Природа. № 5. С. 3–12.

Сапольски Р. 2019. *Биология добра и зла. Как наука объясняет наши поступки*. М.: Альпина нон-фикшн.

Соколов А. 2020. *Странная обезьяна. Куда делась шерсть и почему люди разного цвета*. М.: Альпина нон-фикшн.

Abi-Rached L. et al. 2011. *The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans* // Science. V. 334. P. 89–94.

Alem S. et al. 2016. *Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect* // PLoS Biology. V. 14. e1002564.

Alexander R. D. 1989. *Evolution of the human psyche* / Mellars P., Stringer C., eds. *The human revolution*. P. 454–513.

Allentoft M. E. et al. 2015. *Population genomics of Bronze Age Eurasia* // Nature. V. 522. P. 167–172.

Andics A. et al. 2016. *Neural mechanisms for lexical processing in dogs* // Science. V. 353. P. 1030–1032.

Aplin L. M. et al. 2015. *Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds* // Nature. V. 518. P. 538–541.

Arsuaga J. L. et al. 2014. *Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos* // Science. V. 344. P. 1358–1363.

Ashton B. J. et al. 2018. *Cognitive performance is linked to group size and affects fitness in Australian magpies* // Nature. V. 554. P. 364–367.

Aubert M. et al. 2014. *Pleistocene cave art from Sulawesi, Indonesia* // Nature. V. 514. P. 223–227.

Aubert M. et al. 2018. *Palaeolithic cave art in Borneo* // Nature. V. 564. P. 254–257.

Aubert M. et al. 2019. *Earliest hunting scene in prehistoric art* // Nature. V. 576. P. 442–445.

Bae C. J. et al. 2017. *On the origin of modern humans: Asian perspectives* // Science. V. 358. eaai9067.

Barton R. A., Harvey P. H. 2000. *Mosaic evolution of brain structure in mammals* // Nature. V. 405. P. 1055–1058.

Bednarik R., Beaumont P. 2012. *Pleistocene engravings from Wonderwerk Cave, South Africa* // Préhistoire, Art et Sociétés, Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées. V. 65–66. P. 96–97.

Beier J. et al. 2018. *Similar cranial trauma prevalence among Neanderthals and Upper Palaeolithic modern humans* // Nature. V. 563. P. 686–690.

Benazzi S. et al. 2015. *The makers of the Protoaurignacian and implications for Neandertal extinction* // Science. V. 348. P. 793–796.

Berger L. R. et al. 2015. Homo naledi*, a new species of the genus* Homo *from the Dinaledi Chamber, South Africa* // eLife. V. 4. e09560.

Berger L. R. et al. 2017. Homo naledi *and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa* // eLife. V. 6. e24234.

Berger T. D., Trinkaus E. 1995. *Patterns of trauma among the Neandertals* // Journal of Archaeological Science. V. 22. P. 841–852.

Berna F. et al. 2012. *Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa* // PNAS. V. 109. P. 7593–7594.

Beyene Y. et al. 2013. *The characteristics and chronology of the earliest Acheulean at Konso, Ethiopia* // PNAS. V. 5. P. 1584–1591.

Bickerton D., Szathmary E. 2011. *Confrontational scavenging as a possible source for language and cooperation* // BMC Evolutionary Biology. V. 11. P. 261.

Bon F. 2006. *A brief overview of Aurignacian cultures in the context of the industries of the transition from the Middle to the Upper Paleolithic* / Bar-Yosef O., ZilhÃo J., eds. *Towards the definition of the Aurignacian.* Lisbon: Instituto Português de Arqueologia. P. 133–144.

Braun D. R. et al. 2010. *Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals* 1.95 *Ma in East Turkana, Kenya* // PNAS. V. 107. P. 10002–10007.

Brooks A. S. et al. 2018. *Long-distance stone transport and pigment use in the earliest Middle Stone Age* // Science. V. 360. P. 90–94.

Brown S. et al. 2016. *Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis* // Scientific Reports. V. 6. 23559.

Browning S. R. et al. 2018. *Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture* // Cell. V. 173. P. 1–9.

Brumm A. et al. 2010. *Hominins on Flores, Indonesia, by one million years ago* // Nature. V. 464. P. 748–752.

Brumm A. et al. 2016. *Age and context of the oldest known hominin fossils from Flores* // Nature. V. 534. P. 249–253.

Buckley M. 2018. *Zooarchaeology by mass spectrometry (ZooMS) collagen fingerprinting for the species identification of archaeological bone fragments* / Giovas C., LeFebvre M., eds. *Zooarchaeology in practice*. Cham: Springer. P. 227–247.

Burger J. et al. 2020. *Low prevalence of lactase persistence in Bronze Age Europe indicates ongoing strong selection over the last* 3,000 *years* // Current Biology. V. 30. P. 4307–4315.

Byrne R. W., Whiten A. 1988. *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Oxford: Clarendon Press.

Byrne R. W., Corp N. 2004. *Neocortex size predicts deception rate in primates* // Proceedings of the Royal Society B. V. 271. P. 1693–1699.

Callaway E. 2019. *First portrait of mysterious Denisovans drawn from DNA* // Nature. V. 573. P. 475–476.

Caro T. M., Hauser M. D. 1992. *Is there teaching in nonhuman animals?* // The Quarterly Review of Biology. V. 67. P. 151–174.

Caspari R., Lee S.-H. 2004. *Older age becomes common late in human evolution* // PNAS. V. 101. P. 10895–10900.

Cerling T. E. et al. 2013. *Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins* // PNAS. V. 110. P. 10501–10506.

Chang C.-H. et al. 2015. *The first archaic* Homo *from Taiwan* // Nature Communications. V. 6. P. 6037.

Chen F. et al. 2019. *A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau* // Nature. V. 569. P. 409–412.

Crews D. E. 2003. *Human senescence: evolutionary and biocultural perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press.

Curtis J. T. et al. 2006. *Dopamine and monogamy* // Brain Research. V. 1126. P. 76–90.

Dabney J. et al. 2013. *Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments* // PNAS. V. 110. P. 15758–15763.

Dear K. et al. 2019. *Do "watching eyes" influence antisocial behavior? A systematic review & meta-analysis* // Evolution and Human Behavior. V. 40. P. 269–280.

DeCasien A. R., Higham J. P. 2019. *Primate mosaic brain evolution reflects selection on sensory and cognitive specialization* // Nature Ecology & Evolution. V. 3. P. 1483–1493.

De Dreu C. K. et al. 2012. *Oxytocin motivates non-cooperation in intergroup conflict to protect vulnerable in-group members* // PLoS ONE. V. 7. e46751.

De Dreu C. K. 2016. *Oxytocin conditions intergroup relations through upregulated in-group empathy, cooperation, conformity, and defense* // Biological Psychiatry. V. 79. P. 165–173.

Deino A. L. et al. 2018. *Chronology of the Acheulean to Middle Stone Age transition in eastern Africa* // Science. V. 360. P. 95–98.

De Manuel M. et al. 2016. *Chimpanzee genomic diversity reveals ancient admixture with bonobos* // Science. V. 354. P. 477–481.

DÉtroit F. et al. 2019. *A new species of* Homo *from the Late Pleistocene of the Philippines* // Nature. V. 568. P. 181–186.

Devoogd T. et al. 1993. *Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst oscine birds* // Proceedings of the Royal Society B. V. 254. P. 75–82.

De Waal F. 2001. *The ape and the sushi master: cultural reflections of a primatologist*. New York: Basic Books.

DiMaggio E. N. et al. 2015. *Late Pliocene fossiliferous sedimentary record and the environmental context of early* Homo *from Afar, Ethiopia* // Science. V. 347. P. 1355–1359.

Dirks P. H. G. M. et al. 2015. *Geological and taphonomic context for the new hominin species* Homo naledi *from the Dinaledi Chamber, South Africa* // eLife. V. 4. e09561.

Dirks P. H. G. M. et al. 2017. *The age of* Homo naledi *and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa* // eLife. V. 6. e24231.

Douka K. et al. 2019. *Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave* // Nature. V. 565. P. 640–644.

Driscoll C. A. et al. 2007. *The Near Eastern origin of cat domestication* // Science. V. 317. P. 519–523.

Durvasula A., Sankararaman S. 2020. *Recovering signals of ghost archaic introgression in African populations* // Science Advances. V. 6. eaax5097.

Enquist M., Ghirlanda S. 2007. *Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture* // Journal of Theoretical Biology. V. 246. P. 129–135.

FalÓtico T., Ottoni E. B. 2013. *Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys,* Sapajus libidinosus // PLoS ONE. V. 8. e79535.

FalÓtico T. et al. 2019. *Three thousand years of wild capuchin stone tool use* // Nature Ecology & Evolution. V. 3. P. 1034–1038.

Faurby S. et al. 2020. *Brain expansion in early hominins predicts carnivore extinctions in East Africa* // Ecology Letters.

V. 23. P. 537–544.

Fedorova N. et al. 2017. *Living in stable social groups is associated with reduced brain size in woodpeckers (Picidae)* // Biology Letters. V. 13. 20170008.

Flegontov P. et al. 2019. *Palaeo-Eskimo genetic ancestry and the peopling of Chukotka and North America* // Nature. V. 570. P. 236–240.

Fox K. C. R. et al. 2017. *The social and cultural roots of whale and dolphin brains* // Nature Ecology & Evolution. V. 1. P. 1699–1705.

Franks N. R., Richardson T. 2006. *Teaching in tandem-running ants* // Nature. V. 439. P. 153.

Fu Q. et al. 2013. *DNA analysis of an early modern human from Asia* // PNAS. V. 110. P. 2223–2227.

Fu Q. et al. 2014. *Genome sequence of a* 45,000-*year-old modern human from western Siberia* // Nature. V. 514. P. 445–449.

Fu Q. et al. 2015. *An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor* // Nature. V. 524. P. 216–219.

Fu Q. et al. 2016. *The genetic history of Ice Age Europe*// Nature. V. 534. P. 200–205.

Gavrilets S. 2015. *Collective action and the collaborative brain* // Journal of the Royal Society Interface. V. 12. 20141067.

Gavrilets S., Vose A. 2006. *The dynamics of Machiavellian intelligence* // PNAS. V. 103. P. 16823–16828.

Gibbons A. 2013. *Stunning skull gives a fresh portrait of early humans* // Science. V. 342. P. 297–298.

Gokhman D. et al. 2014. *Reconstructing the DNA methylation maps of the Neandertal and the Denisovan* // Science. V. 344. P. 523–527.

Gokhman D. et al. 2019. *Reconstructing Denisovan anatomy using DNA methylation maps* // Cell. V. 179. P. 180–192.

GÓmez J. M. et al. 2016. *The phylogenetic roots of human lethal violence* // Nature. V. 538. P. 233–237.

Goodson J. L. 2005. *The vertebrate social behavior network: evolutionary themes and variations* // Hormones and Behavior. V. 48. P. 11–22.

Gorioun ova N. A., Mansvelder H. D. 2019. *Genes, cells and brain areas of intelligence* // Frontiers in Human Neuroscience. V. 13. P. 44.

GrÜn R., Schwarcz H. P. 1988. *ESR dating of tooth enamel: coupled correction for U-uptake and U-series disequilibrium* // International Journal of Radiation Applications and Instrumentation. Part D. Nuclear Tracks and Radiation Measurements. V. 14. P. 237–241.

GrÜn R. et al. 2020. *Dating the skull from Broken Hill, Zambia, and its position in human evolution* // Nature. V. 580. P. 372–375.

Guillette L. M. et al. 2016. *Social learning in nest-building birds: a role for familiarity* // Proceedings of the Royal Society B. V. 283. 20152685.

Gunz et al. 2019. *Neandertal introgression sheds light on modern human endocranial globularity* // Current Biology. V. 29. P. 1–8.

Haak W. et al. 2015. *Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe* // Nature. V. 522. P. 207–211.

Hajdinjak M. et al. 2018. *Reconstructing the genetic history of late Neanderthals* // Nature. V. 555. P. 652–656.

Harmand S. et al. 2015. 3.3-*million-year-old stone tools from Lomekwi* 3*, West Turkana, Kenya* // Nature. V. 521. P. 310–315.

Hawks J. et al. 2017. *New fossil remains of* Homo naledi *from the Lesedi Chamber, South Africa* // eLife. V. 6. e24232.

Henrich J. 2015. *The secret of our success: how culture is driving human evolution, domesticating our species, and making us smarter*. Princeton: Princeton University Press.

Henshilwood C. S. et al. 2011. *A* 100,000-*year-old ochre-processing workshop at Blombos Cave, South Africa* // Science. V. 334. P. 219–222.

Hershkovitz I. et al. 2018. *The earliest modern humans outside Africa* // Science. V. 359. P. 456–459.

Heyes C. 2012. *New thinking: the evolution of human cognition* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 367. P. 2091–2096.

Hill J. et al. 2010. *Similar patterns of cortical expansion during human development and evolution* // PNAS. V. 107. P. 13135–13140.

Hobaiter C. et al. 2014. *Social network analysis shows direct evidence for social transmission of tool use in wild chimpanzees* // PLoS Biology. V. 12. e1001960.

Holloway R. L. 2015. *The evolution of the hominid brain* / Henke W., Tattersall I., eds. *Handbook of paleoanthropology*. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 1961–1987.

HorvÁth K. et al. 2011. *Is the social brain theory applicable to human individual differences? Relationship between sociability personality dimension and brain size* // Evolutionary Psychology. V. 9. P. 244–256.

Hsieh P. et al. 2016. *Model-based analyses of whole-genome data reveal a complex evolutionary history involving archaic introgression in Central African Pygmies* // Genome Research. V. 26. P. 291–300.

Hublin J.-J. et al. 2015. *Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 370. 20140062.

Hublin J.-J. et al. 2017. *New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of* Homo sapiens // Nature. V. 546. P. 289–292.

Humphrey N. K. 1976. *The social function of intellect* / Bateson P. P. G., Hinde R. A., eds. *Growing points in ethology*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–317.

Ingicco T. et al. 2018. *Earliest known hominin activity in the Philippines by* 709 *thousand years ago* // Nature. V. 557. P. 233–237.

Jacobs G. S. et al. 2019. *Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans* // Cell. V. 177. P. 1–12.

Jacobs Z. et al. 2019. *Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia* // Nature. V. 565. P. 594–599.

Jesmer B. R. et al. 2018. *Is ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals* // Science. V. 361. P. 1023–1025.

Johnstone B. et al. 2012. *Right parietal lobe-related "selflessness" as the neuropsychological basis of spiritual transcendence* // The International Journal for the Psychology of Religion. V. 22. P. 267–284.

Joordens J. C. A. et al. 2009. *Relevance of aquatic environments for hominins: a case study from Trinil (Java,*

Indonesia) // Journal of Human Evolution. V. 57. P. 656–671.

Joordens J. C. A. et al. 2014. Homo erectus *at Trinil on Java used shells for tool production and engraving* // Nature. V. 518. P. 228–231.

Kaplan H. S., Robson A. J. 2002. *The emergence of humans: the coevolution of intelligence and longevity with intergenerational transfers* // PNAS. V. 99. P. 10221–10226.

Kipling R. 1902. *The cat that walked by himself* / Kipling R. *Just so stories*. London: Macmillan and Co. [Киплинг Р. 1929. *Кошка, гулявшая сама по себе.* М.-Л.: Государственное издательство.]

KorleviĆ P. et al. 2015. *Reducing microbial and human contamination in DNA extractions from ancient bones and teeth* // Biotechniques. V. 59. P. 87–93.

Krebs J. R. 1990. *Food-storing birds: adaptive specialization in brain and behaviour?* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 329. P. 153–160.

KÜhl H. S. et al. 2016. *Chimpanzee accumulative stone throwing* // Scientific Reports. V. 6. 22219.

KÜhl H. S. et al. 2019. *Human impact erodes chimpanzee behavioral diversity* // Science. V. 363. P. 1453–1455.

Kuhlwilm M. et al. 2016. *Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals* // Nature. V. 530. P. 429–433.

Lachance J. et al. 2012. *Evolutionary history and adaptation from high-coverage whole-genome sequences of diverse African hunter-gatherers* // Cell. V. 150. P. 457–469.

Laland K. N. 2017. *Darwin's unfinished symphony. How culture made the human mind*. Princeton & Oxford: Princeton University Press.

Laland K. N., O'Brien M. J. 2011. *Cultural niche construction: an introduction* // Biological Theory. V. 6. P. 191–202.

Laland K. N. et al. 2001. *Cultural niche construction and human evolution* // Journal of Evolutionary Biology. V. 14. P. 22–33.

Laland K. N., Rendell L. 2013. *Cultural memory* // Current Biology. V. 23. P. R736–R740.

Leca J.-B. et al. 2010. *Indirect social influence in the maintenance of the stone-handling tradition in Japanese macaques,*

Macaca fuscata // Animal Behaviour. V. 79. P. 117–126.

Leigh R. S. 2012. *Brain size growth and life history in human evolution* // Evolutionary Biology. V. 39. P. 587–599.

Lewis H. M., Laland K. N. 2012. *Transmission fidelity is the key to the build-up of cumulative culture* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 367. P. 2171–2180.

Li H., Durbin R. 2011. *Inference of human population history from individual whole-genome sequences* // Nature. V. 475. P. 493–496.

Li Z.-Y. et al. 2017. *Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China* // Science. V. 355. P. 969–972.

Lordkipanidze D. et al. 2013. *A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early* Homo // Science. V. 342. P. 326–331.

Loukola O. J. et al. 2016. *Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior* // Science. V. 355. P. 833–836.

Ludwig A. et al. 2009. *Coat color variation at the beginning of horse domestication* // Science. V. 324. P. 485.

Maestripieri D. 1995. *Maternal encouragement in nonhuman primates and the question of animal teaching* // Human Nature. V. 6. P. 361–378.

Maguire E. A. et al. 2000. *Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers* // PNAS. V. 97. P. 4398–4403.

Maklakov A. A. et al. 2011. *Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments* // Biology Letters. 2011. V. 7. P. 730–732.

Malaivijitnond S. et al. 2007. *Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*)* // American Journal of Primatology. V. 69. P. 227–233.

Malaspinas A.-S. et al. 2016. *A genomic history of Aboriginal Australia* // Nature. V. 538. P. 207–214.

Mallick S. et al. 2016. *The Simons Genome Diversity Project:* 300 *genomes from* 142 *diverse populations* // Nature. V. 538. P. 201–206.

Maricic T. et al. 2013. *A recent evolutionary change affects a regulatory element in the human FOXP*2 *gene* // Molecular Biology

and Evolution. V. 30. P. 844–852.

Markov A. V., Markov M. A. 2020. *Runaway brain-culture coevolution as a reason for larger brains: exploring the "cultural drive" hypothesis by computer modeling* // Ecology and Evolution. V. 10. P. 6059–6077.

Marui W. et al. 2003. *Degeneration of tyrosine hydroxylase-immunoreactive neurons in the cerebral cortex and hippocampus of patients with dementia with Lewy bodies* // Neuroscience Letters. V. 340. P. 185–188.

McLean C. Y. et al. 2011. *Human-specific loss of regulatory DNA and the evolution of human-specific traits* // Nature. V. 471. P. 216–219.

Meyer M. et al. 2012. *A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual* // Science. V. 338. P. 222–226.

Meyer M. et al. 2013. *A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos* // Nature. V. 505. P. 403–406.

Meyer M. et al. 2016. *Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins* // Nature. V. 531. P. 504–507.

Mijares A. S. et al. 2010. *New evidence for a* 67,000-*year-old human presence at Callao Cave, Luzon, Philippines* // Journal of Human Evolution. V. 59. P. 123–132.

Millard A. R. 2008. *A critique of the chronometric evidence for hominid fossils: I. Africa and the Near East* 500–50 *ka* // Journal of Human Evolution. V. 54. P. 848–874.

Miller G. F. 2000. *The mating mind. How sexual choice shaped the evolution of human nature*. New York: Doubleday. [Миллер Д. 2020. *Соблазняющий разум*. М.: Corpus.]

Miller I. F. et al. 2019. *Quantitative uniqueness of human brain evolution revealed through phylogenetic comparative analysis* // eLife. V. 8. e41250.

Moreno-Mayar J. V. et al. 2018. *Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans* // Nature. V. 553. P. 203–207.

Morand-Ferron J. et al. 2016. *Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges* // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. V. 91. P. 367–389.

Morgan T. J. H. et al. 2015. *Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making, teaching and language* // Nature Communications. V. 6. 6029.

Moura A. C. de A., Lee P. C. 2004. *Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest* // Science. V. 306. P. 1909.

Mueller T. et al. 2013. *Social learning of migratory performance* // Science. V. 341. P. 999–1002.

Musgrave S. et al. 2016. *Tool transfers are a form of teaching among chimpanzees* // Scientific Reports. V. 6. 34783.

Muthukrishna M. et al. 2018. *The cultural brain hypothesis: how culture drives brain expansion, sociality, and life history* // PLoS Computational Biology. V. 14. e1006504.

Navarrete A. F. et al. 2016. *The coevolution of innovation and technical intelligence in primates* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 371. 20150186.

Neubauer S. et al. 2018. *The evolution of modern human brain shape* // Science Advances. V. 4. eaao5961.

Nielsen R. et al. 2014. *Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA* // Nature. V. 512. P. 194–197.

Novembre J. 2015. *Ancient DNA steps into the language debate* // Nature. V. 522. P. 164–165.

O'Connell L. A., Hofmann H. A. 2012. *Evolution of a vertebrate social decision-making network* // Science. V. 366. P. 1154–1157.

O'Donnell S. et al. 2015. *Distributed cognition and social brains: reductions in mushroom body investment accompanied the origins of sociality in wasps (Hymenoptera: Vespidae)* // Proceedings of the Royal Society B. V. 282. 20150791.

Orlando L. et al. 2013. *Recalibrating* Equus *evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse* // Nature. V. 499. P. 74–78.

Ottoni C. et al. 2017. *The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world* // Nature Ecology & Evolution. V. 1. 0139.

PÄÄbo S. 1985. *Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA* // Nature. V. 314. P. 644–645.

Pagani L. et al. 2016. *Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia* // Nature. V. 538. P. 238–242.

ParÉs J. M. et al. 2014. *Early human settlements in Northern Africa: paleomagnetic evidence from the Ain Hanech Formation (northeastern Algeria)* // Quaternary Science Reviews. V. 99. P. 203–209.

Patterson D. B. et al. 2019. *Comparative isotopic evidence from East Turkana supports a dietary shift within the genus* Homo // Nature Ecology & Evolution. V. 3. P. 1048–1056.

Pika S. et al. 2019. *Wild chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) exploit tortoises (*Kinixys erosa*) via percussive technology* // Scientific Reports. V. 9. 7661.

Pike A. W. G. et al. 2012. *U-Series dating of paleolithic art in* 11 *caves in Spain* // Science. V. 336. P. 1409–1413.

Pitulko V. V. et al. 2004. *The Yana RHS site: humans in the Arctic before the last glacial maximum* // Science. V. 303. P. 52–56.

Pitulko V. V. et al. 2016. *Early human presence in the Arctic: evidence from* 45,000-*year-old mammoth remains* // Science. V. 351. P. 260–263.

Plagnol V., Wall J. D. 2006. *Possible ancestral structure in human populations* // PLoS Genetics. V. 2. e105.

Plummer T. 2004. *Flaked stones and old bones: biological and cultural evolution at the dawn of technology* // American Journal of Physical Anthropology. V. 125. P. 118–164.

Potter B. A. et al. 2014. *New insights into Eastern Beringian mortuary behavior: a terminal Pleistocene double infant burial at Upward Sun River* // PNAS. V. 111. P. 17060–17065.

Potts R. et al. 2018. *Environmental dynamics during the onset of the Middle Stone Age in eastern Africa* // Science. V. 360. P. 86–90.

Proffitt T. et al. 2016. *Wild monkeys flake stone tools* // Nature. V. 539. P. 85–88.

PrÜfer K. et al. 2014. *The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains* // Nature. V. 505. P. 43–49.

Raghanti M. A. et al. 2018. *A neurochemical hypothesis for the origin of hominids* // PNAS. V. 115. P. E1108–E1116.

Raghavan M. et al. 2014. *Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans* // Nature. V. 505. P. 87–91.

Raihani N. J., Ridley A. R. 2008. *Experimental evidence for teaching in wild pied babblers* // Animal Behaviour. V. 75. P. 3–11.

Rasmussen M. et al. 2011. *An Aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia* // Science. V. 334. P. 94–98.

Rasmussen M. et al. 2014. *The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana* // Nature. V. 506. P. 225–229.

Reardon P. K. et al. 2018. *Normative brain size variation and brain shape diversity in humans* // Science. V. 360. P. 1222–1227.

Reich D. et al. 2012. *Reconstructing Native American population history* // Nature. V. 488. P. 370–374.

Rendell L. et al. 2010. *Why copy others? Insights from the social learning strategies tournament* // Science. V. 328. P. 208–213.

Richter D. et al. 2017. *The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age* // Nature. V. 546. P. 293–296.

Roebroeks W. et al. 2011. *Use of red ochre by early Neandertals* // PNAS. V. 109. P. 1889–1894.

Roffman I. et al. 2012. *Stone tool production and utilization by bonobo-chimpanzees (*Pan paniscus*)* // PNAS. V. 109. P. 14500–14503.

Rogers A. R. 2019. *Legofit: estimating population history from genetic data* // BMC Bioinformatics. V. 20. 526.

Rogers A. R. et al. 2020. *Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin* // Science Advances. V. 6. eaay5483.

Rogers M. J. et al. 1994. *Changing patterns of land use by Plio-Pleistocene hominids in the Lake Turkana Basin* // Journal of Human Evolution. V. 27. P. 139–158.

Rolandsen C. M. et al. 2016. *On fitness and partial migration in a large herbivore – migratory moose have higher reproductive performance than residents* // Oikos. V. 126. P. 547–555.

Rose L., Marshall F. 1996. *Meat eating, hominid sociality, and home bases revisited* // Current Anthropology. V. 37. P. 307–338.

Sahnouni M. et al. 2018. 1.9-*million– and* 2.4-*million-year-old artifacts and stone tool – cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria* // Science. V. 362. P. 1297–1301.

Sallet J. et al. 2011. *Social network size affects neural circuits in macaques* // Science. V. 334. P. 697–700.

Samuni L. et al. 2017. *Oxytocin reactivity during intergroup conflict in wild chimpanzees* // PNAS. V. 114. P. 268–273.

Sandom C. et al. 2014. *Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change* // Proceedings of the Royal Society B. V. 281. 20133254.

Sankararaman S. et al. 2014. *The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans* // Nature. V. 507. P. 354–357.

Sanz C. et al. 2009. *Design complexity in termite-fishing tools of chimpanzees (*Pan troglodytes*)* // Biology Letters. V. 5. P. 293–296.

Schiller F. 1997. *The cerebral ventricles. From soul to sink* // Archives of Neurology. V. 54. P. 1158–1162.

Schoenemann P. T. 2006. *Evolution of the size and functional areas of the human brain* // Annual Review of Anthropology. V. 35. P. 379–406.

Schuenemann V. J. et al. 2017. *Ancient Egyptian mummy genomes suggest an increase of Sub-Saharan African ancestry in post-Roman periods* // Nature Communications. V. 8. 15694.

Segurel L. et al. 2020. *Why and when was lactase persistence selected for? Insights from Central Asian herders and ancient DNA* // PLoS Biology. V. 18. e3000742.

Shulman R. G. et al. 2004. *Energetic basis of brain activity: implications for neuroimaging* // Trends in Neurosciences. V. 27. P. 489–495.

Sikora M. et al. 2014. *Population genomic analysis of ancient and modern genomes yields new insights into the genetic ancestry of the Tyrolean Iceman and the genetic structure of Europe* // PLoS Genetics. V. 10. e1004353.

Sikora M. et al. 2017. *Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers* //

Science. V. 358. P. 659–662.

Sikora M. et al. 2019. *The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene* // Nature. V. 570. P. 182–188.

Simonti C. N. et al. 2016. *The phenotypic legacy of admixture between modern humans and Neanderthals* // Science. V. 351. P. 737–741.

Skinner M. M. et al. 2015. *Human-like hand use in* Australopithecus africanus // Science. V. 347. P. 395–399.

Skoglund P. et al. 2015. *Genetic evidence for two founding populations of the Americas* // Nature. V. 525. P. 104–108.

Slon V. et al. 2017. *A fourth Denisovan individual* // Science Advances. V. 3. e1700186.

Slon V. et al. 2018. *The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father* // Nature. V. 561. P. 113–116.

Smith F. A. et al. 2018. *Body size downgrading of mammals over the late Quaternary* // Science. V. 360. P. 310–313.

Smith T. M. et al. 2018. *Wintertime stress, nursing, and lead exposure in Neanderthal children* // Science Advances. V. 4. eaau9483.

Sobolewski M. E. et al. 2012. *Territoriality, tolerance and testosterone in wild chimpanzees* // Animal Behaviour. V. 84. P. 1469–1474.

Sousa A. M. M. et al. 2017a. *Evolution of the human nervous system function, structure, and development* // Cell. V. 170. P. 226–247.

Sousa A. M. M. et al. 2017b. *Molecular and cellular reorganization of neural circuits in the human lineage* // Science. V. 358. P. 1027–1032.

Spoor F. et al. 2015. *Reconstructed* Homo habilis *type OH*7 *suggests deep-rooted species diversity in early* Homo // Nature. 2015. V. 519. P. 83–86.

Stanyon R., Bigoni F. 2014. *Sexual selection and the evolution of behavior, morphology, neuroanatomy and genes in humans and other primates* // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V. 46. P. 579–590.

Street S. E. et al. 2017. *Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates* // PNAS. V. 114. P. 7908–7914.

Stringer C. 2012. *Lone survivors. How we came to be the only humans on Earth*. New York: Times Books. [Стрингер К. 2021. *Остались одни*. М.: Corpus.]

Sutikna T. et al. 2016. *Revised stratigraphy and chronology for* Homo floresiensis *at Liang Bua in Indonesia* // Nature. V. 532. P. 366–369.

Tackney J. C. et al. 2015. *Two contemporaneous mitogenomes from terminal Pleistocene burials in eastern Beringia* // PNAS. V. 112. P. 13833–13838.

Tanaka M. et al. 2018. *A mesocortical dopamine circuit enables the cultural transmission of vocal behaviour* // Nature. V. 563. P. 117–120.

Thornton A., McAuliffe K. 2006. *Teaching in wild meerkats* // Science. V. 313. P. 227–229.

Tocheri M. W. 2019. *Previously unknown human species found in Asia raises questions about early hominin dispersals from Africa* // Nature. V. 568. P. 176–178.

Turk M. et al. 2020. *The Neanderthal musical instrument from Divje Babe I cave (Slovenia): a critical review of the discussion* // Applied Sciences. V. 10. P. 1226.

Vallentin et al. 2016. *Inhibition protects acquired song segments during vocal learning in zebra finches* // Science. V. 351. P. 267–271. (Видеофильм к статье: *http://science.sciencemag.org/highwire/filestream/*672448*/field_highwire_adjunct_files/*1*/aad*3023*s*1*.avi.*)

Van den Bergh G. D. et al. 2016a. Homo floresiensis-*like fossils from the early Middle Pleistocene of Flores* // Nature. V. 534. P. 245–248.

Van den Bergh G. D. et al. 2016b. *Earliest hominin occupation of Sulawesi, Indonesia* // Nature. V. 529. P. 208–211.

Van Leeuwen E. J. C. et al. 2014. *A group-specific arbitrary tradition in chimpanzees (*Pan troglodytes*)* // Animal Cognition. V. 17. P. 1421–1425.

Van Neer W. et al. 2014. *More evidence for cat taming at the Predynastic elite cemetery of Hierakonpolis (Upper Egypt)* // Journal

of Archaeological Science. V. 45. P. 103–111.

Vernot B., Akey J. M. 2014. *Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes* // Science. V. 343. P. 1017–1021.

Vernot B. et al. 2016. *Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals* // Science. V. 352. P. 235–239.

Vigne J.-D. et al. 2004. *Early taming of the cat in Cyprus* // Science. V. 304. P. 259.

Villmoare B. et al. 2015. *Early* Homo *at* 2.8 *Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia* // Science. V. 347. P. 1352–1355.

Wall et al. 2013. *Higher levels of neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans* // Genetics. V. 194. P. 199–209.

Welker F. et al. 2016. *Palaeoproteomic evidence identifies archaic hominins associated with the Châtelperronian at the Grotte du Renne* // PNAS. V. 113. P. 11162–11167.

Werdelin L., Lewis M. E. 2013. *Temporal change in functional richness and evenness in the Eastern African Plio-Pleistocene carnivoran guild* // PLoS ONE. V. 8. e57944.

Whiten A. et al. 1999. *Cultures in chimpanzees* // Nature. V. 399. P. 682–685.

Whiten A., van Schaik C. P. 2007. *The evolution of animal "cultures" and social intelligence* // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 362. P. 603–620.

Whiten A. et al. 2017. *The extension of biology through culture* // PNAS. V. 114. P. 7775–7781.

Whiten A., Byrne R. W. 1988. *Tactical deception in primates* // Behavioral and Brain Sciences. V. 11. P. 233–244.

Wilkinson A. et al. 2010. *Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*)* // Biology Letters. V. 6. P. 614–616.

Wilson A. C. 1985. *The molecular basis of evolution* // Scientific American. V. 253. P. 164–173.

Wilson M. L. et al. 2014. *Lethal aggression in* Pan *is better explained by adaptive strategies than human impacts* // Nature. V. 513. P. 414–417.

Yang A. M. et al. 2017. 40,000-*year-old individual from Asia provides insight into early population structure in Eurasia* // Current

Biology. V. 27. P. 1–7.

Yeo B. T. T. et al. 2011. *The organization of the human cerebral cortex estimated by intrinsic functional connectivity* // Journal of Neurophysiology. V. 106. P. 1125–1165.

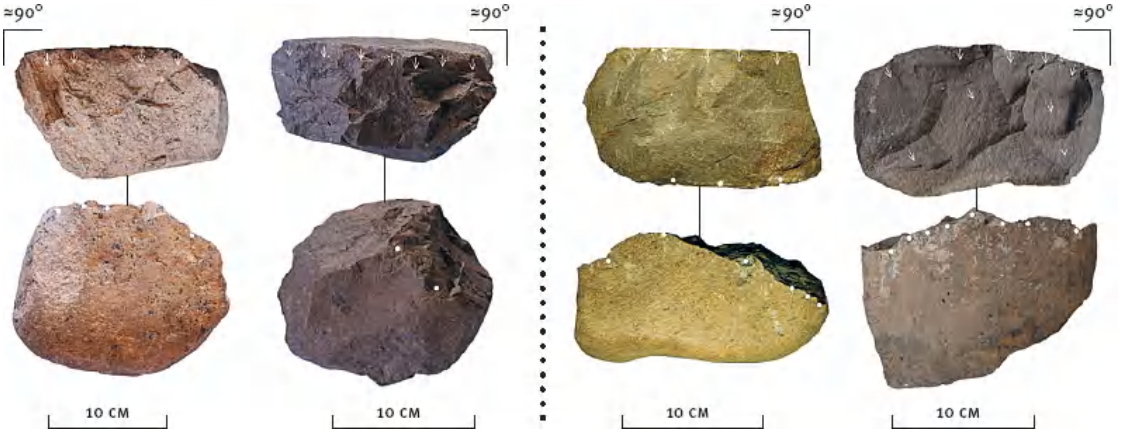
Zeberg H., PÄÄbo S. 2020. *The major genetic risk factor for severe COVID*-19 *is inherited from Neanderthals* // Nature. V. 587. P. 610–612.

Zhang X. L. et al. 2018. *The earliest human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau* 40 *thousand to* 30 *thousand years ago* // Science. V. 362. P. 1049–1051.

Zhu Z. et al. 2018. *Hominin occupation of the Chinese Loess Plateau since about* 2.1 *million years ago* // Nature. V. 559. P. 608–612.

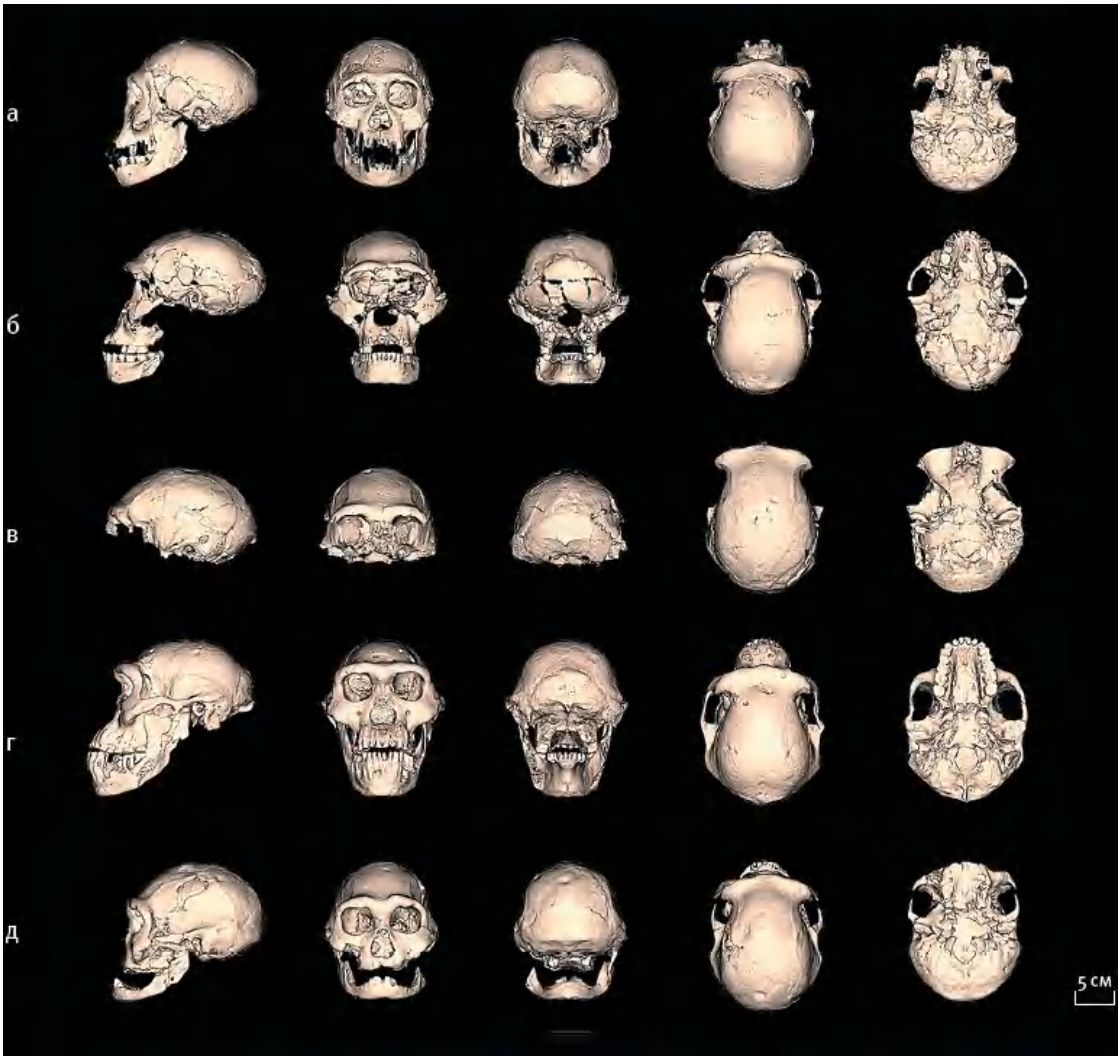
Zuckerman M. 2002. *Zuckerman-Kuhlman personality questionnaire (ZKPQ): an alternative five-factorial model* / De Raad B., Perugini M., eds. *Big five assessment*. Seattle, WA: Hogrefe and Huber. P. 376–392.

Иллюстрации



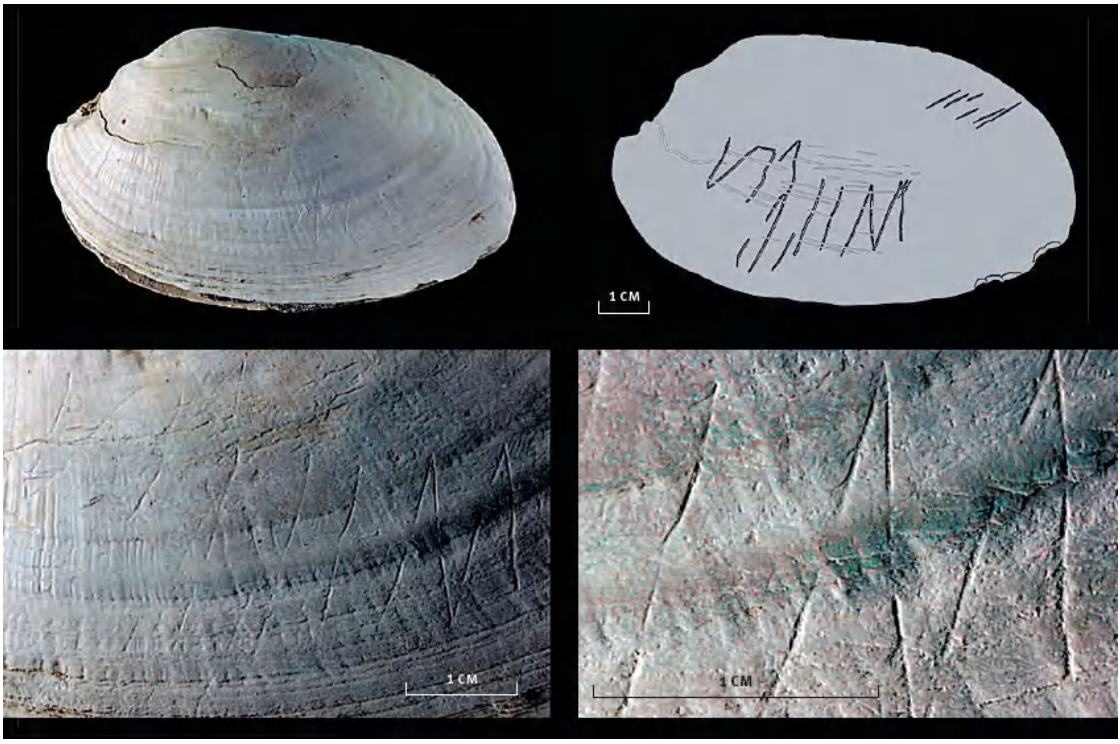
Илл. I. Каменные орудия из Ломекви-3 *(слева)* и экспериментальные артефакты, полученные имитацией техники скалывания *(справа)*. И те и другие выполнены с помощью ударов заготовкой о неподвижный камень. Белые точки и стрелочки – места и направления ударов при оббивке камня. Масса камней слева направо: 3,45 кг, 2,58 кг, 4,20 кг, 2,23 кг. Из *Harmand et al., 2015.*

Илл. II. Чернополосые капуцины раскалывают камни, стуча камнем-молотком по каменной наковальне. На фотографиях **а** и **б** запечатлено данное поведение, наблюдавшееся в месте, отмеченном стрелкой, на утесе из галечного конгломерата (**в**). Из *Proffitt et al., 2016.*



Илл. III. Черепа из Дманиси (изображения, полученные при помощи компьютерной томографии). **а** – подросток D2700, **б** – молодая женщина D2282, **в, г** – взрослые мужчины D2280 и D4500, **д** – старая беззубая особь D3444. Из *Lordkipanidze et al., 2013.*

Илл. IV. Гравировка на слоновьей кости из Бельцингслебена, выполненная около 350 тыс. лет назад. Из *Bednarik, Beaumont, 2012.*

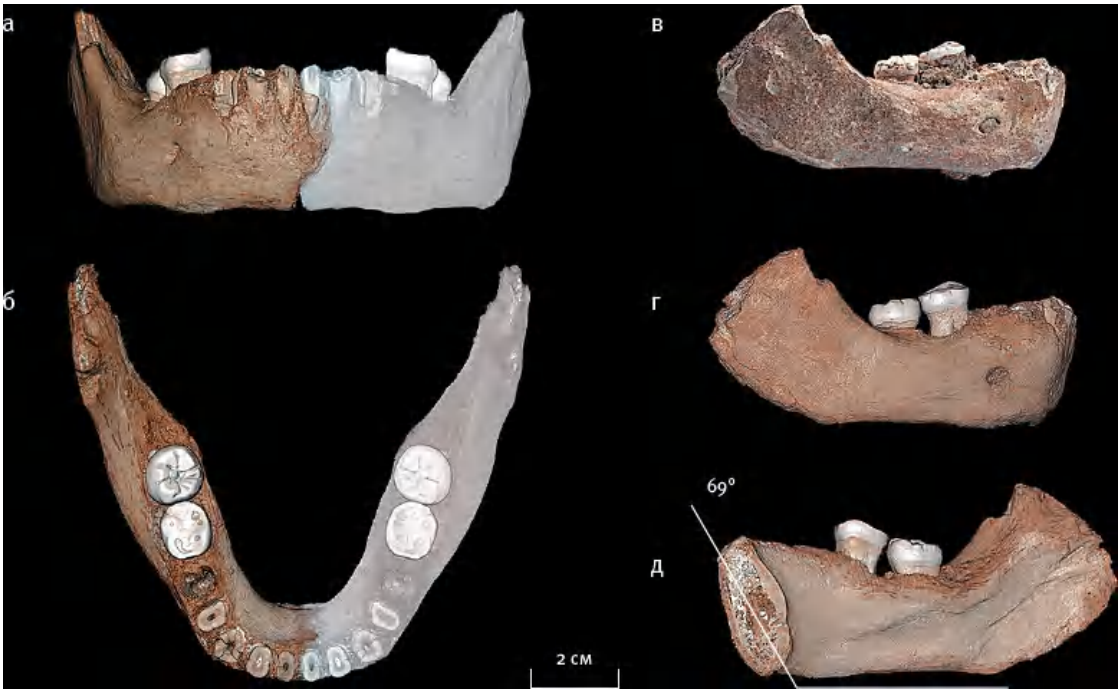


Илл. V. Гравировка на раковине с Явы, выполненная 540–430 тыс. лет назад. Из *Joordens et al., 2014.*

Илл. VI. Реконструкция облика *Homo naledi.* 3D-проект Сергея Кривоплясова для портала “Антропогенез. ру”.

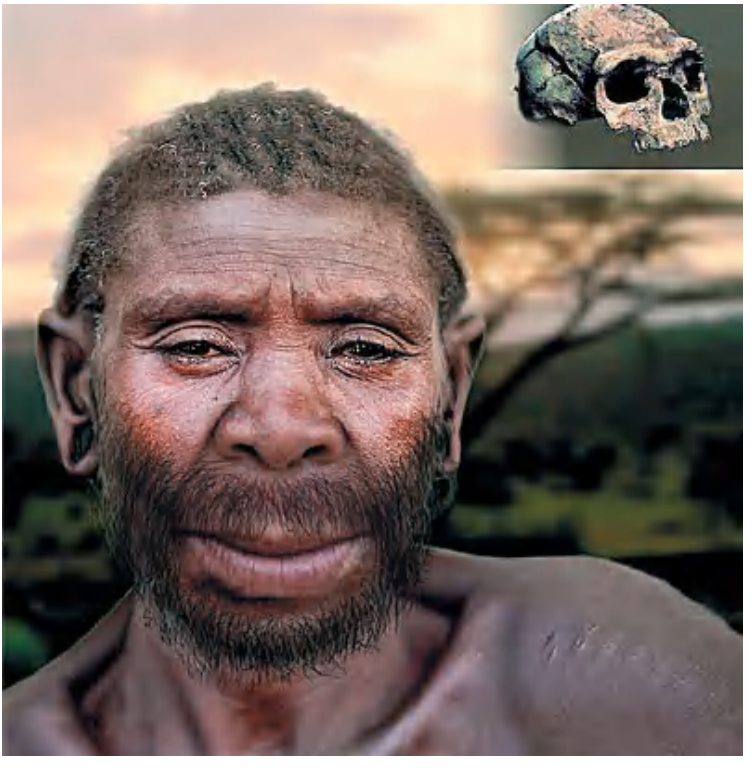
Илл. VII. Четыре последовательных комплекса артефактов из Денисовой пещеры. **а** – верхнепалеолитические орудия (по новым данным, такие орудия впервые появляются в пещере 36 ± 4 тыс. лет назад): пластины, скребки. **б** – изделия начала верхнего палеолита (появляются около 47 ± 8 тыс. лет назад): украшения из мрамора, хлоритолита, мамонтового бивня, зубов оленей и лосей (1–7), костяная игла, кстати, чуть ли не древнейшая в мире (8), каменные скребки и остроконечники (9–

12). **в** – орудия середины среднего палеолита (от 156 ± 15 до 47 ± 8 тыс. лет назад). **г** – орудия начала среднего палеолита (самые древние из них имеют возраст свыше 287 ± 41 тыс. лет, самые молодые – 170 ± 19 тыс. лет). Из *Jacobs Z. et al., 2019*.

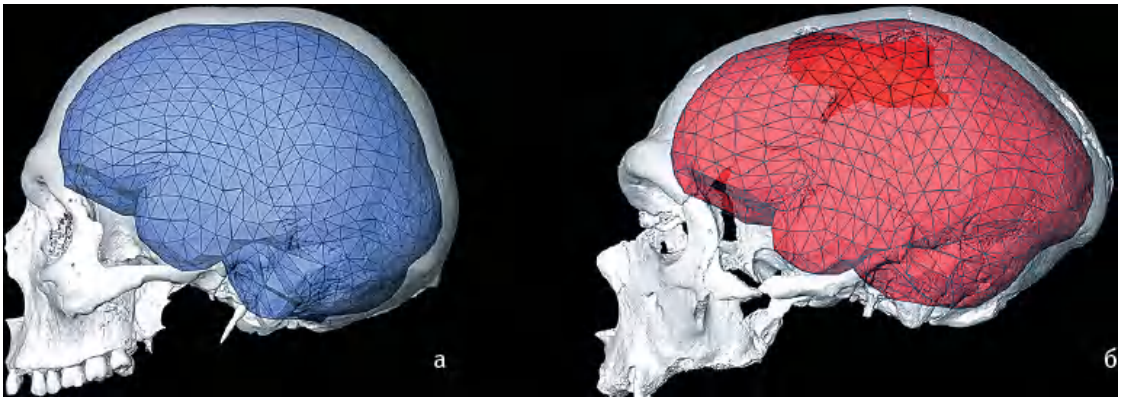


Илл. VIII. Челюсть из Сяхэ. Все изображения, кроме **в**, представляют собой выполненные с помощью компьютерной томографии реконструкции, на которых “удалена” карбонатная порода, покрывающая кость (на изображениях **а** и **б** также реконструирована недостающая левая половина челюсти). Из *Chen et al., 2019.*

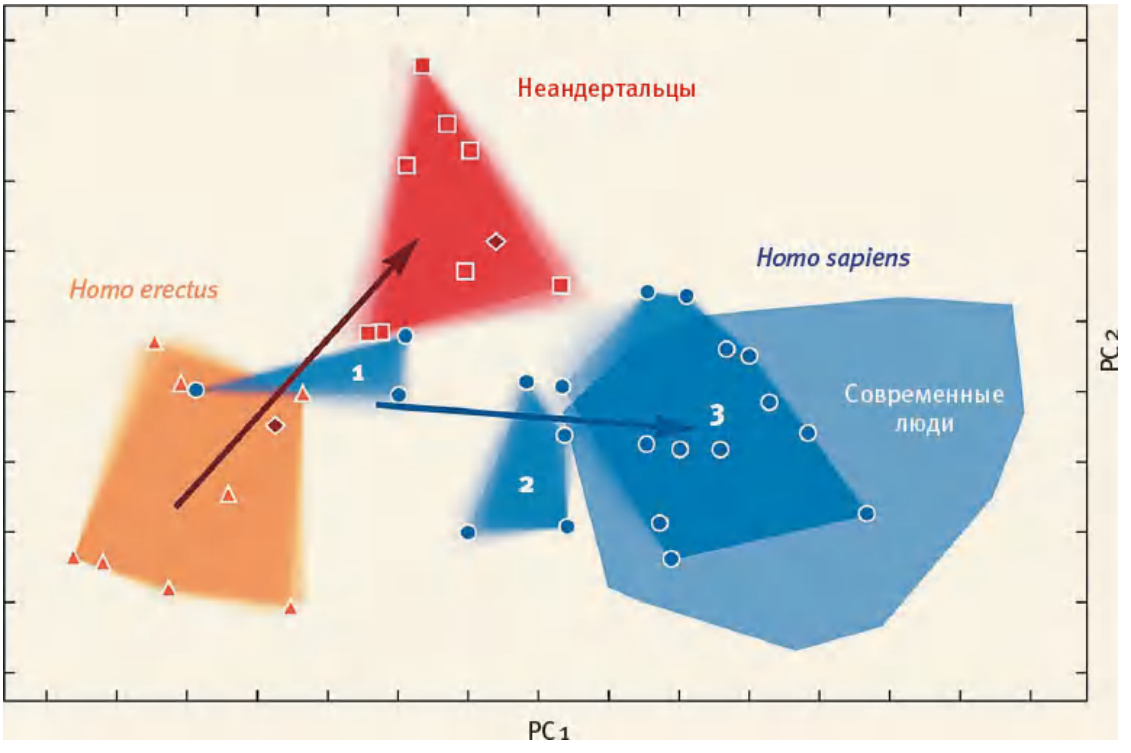
Илл. IX. Портрет денисовской девочки, основанный на морфологии черепа *Denisova 3*, реконструированной по метилому. Рисунок *Maayan Harel* из популярного синопсиса (*Callaway, 2019*) к статье *Gokhman et al., 2019.*



Илл. X. Реконструкция облика Ирхуд-1. Выполнена Олегом Осиповым для портала “Антропогенез. ру”.

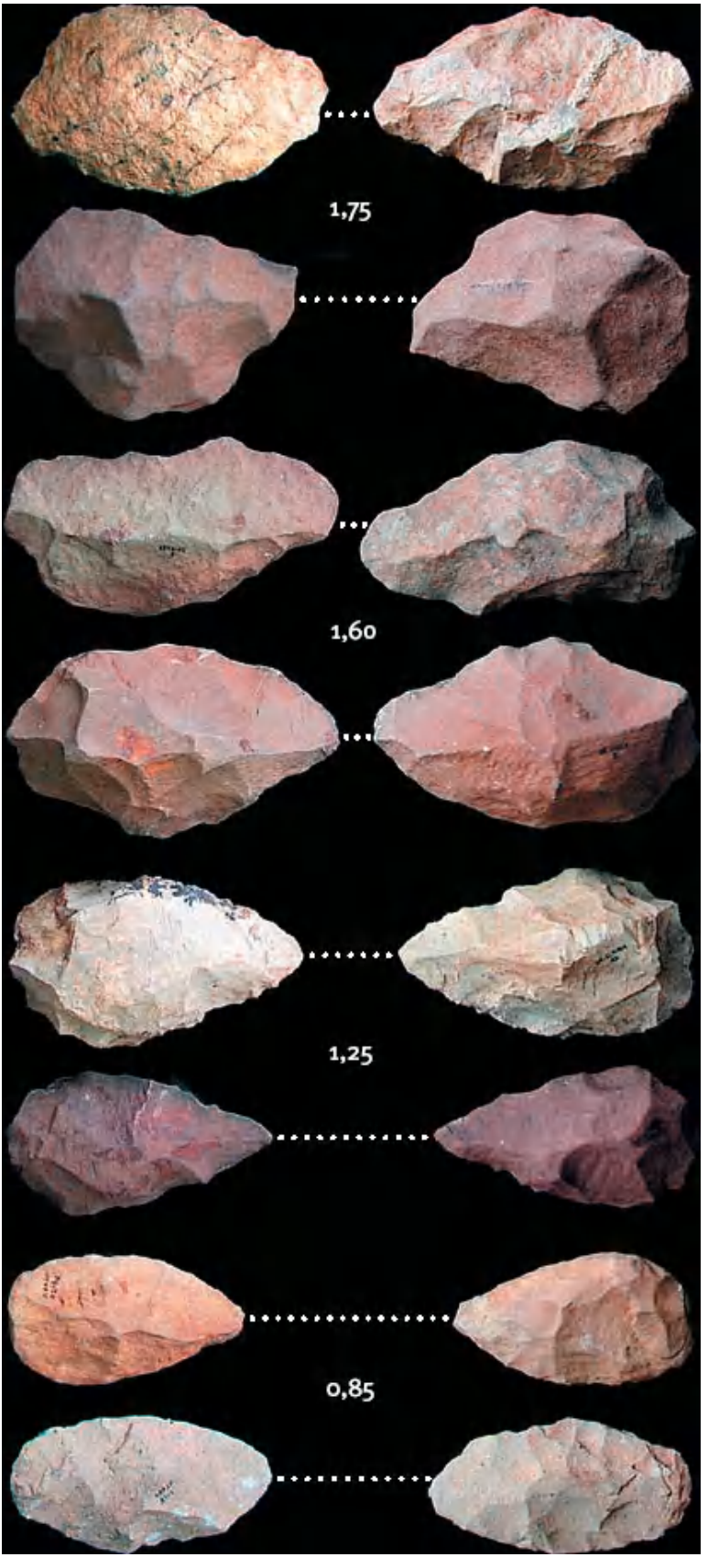


Илл. XI. Мозг современного человека (**а**) и классического неандертальца из Ла-Шапель-о-Сен (**б**). Показана триангуляционная сетка, использовавшаяся для анализа формы мозга. Из *Neubauer et al., 2018.*



Илл. XII. Анализ формы эндокрана древних и современных людей методом главных компонент. Треугольнички и оранжевая область – эректусы, два ромбика – гейдельбергские люди, квадратики и красная область – неандертальцы, светло-синяя область – современные люди, синие кружки и области – древние сапиенсы (**1** – древнейшие

представители сапиентной линии, жившие в Африке 3оо-2оо тыс. лет назад; **2** – сапиенсы из Восточной Африки и Леванта, жившие 130–100 тыс. лет назад; **3** – верхнепалеолитические сапиенсы, жившие 35–10 тыс. лет назад). Расплывчатые границы областей отражают неопределенности в реконструкциях деформированных черепов. Стрелки показывают направленность эволюционных изменений. Из *Neubauer et al., 2018.*



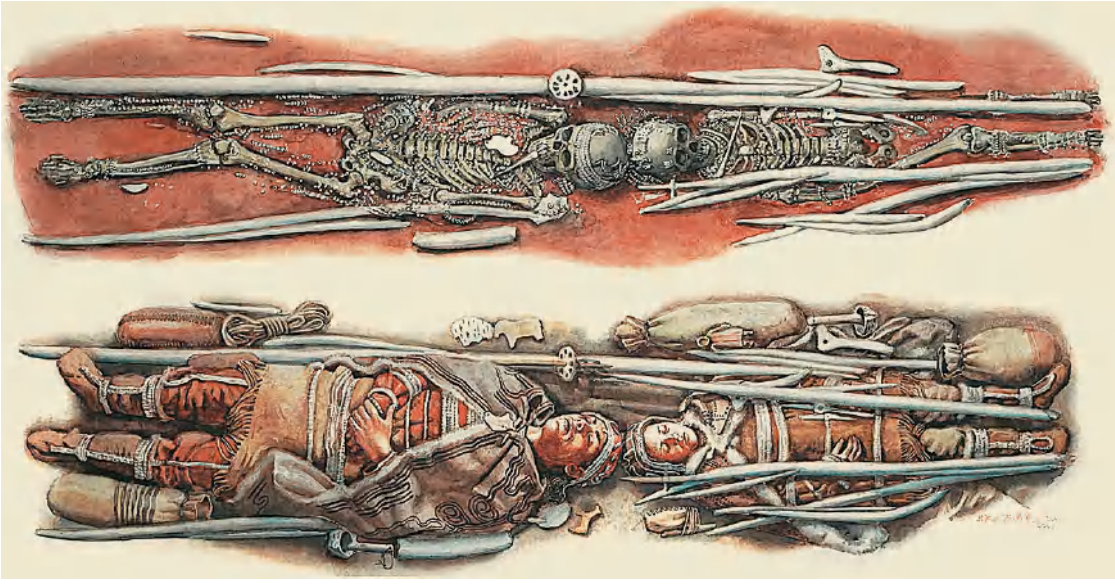
Илл. XIII. Медленное совершенствование ашельских рубил в Восточной Африке (Консо, Эфиопия). Показано по два характерных рубила (каждое – с двух сторон) для четырех

археологических слоев возрастом от 1,75 до 0,85 млн лет. Трудно поверить, что путь от верхнего до нижнего рубила занял 900 тыс. лет – столько же, сколько путь от нижнего рубила до космических кораблей. Столь медленный прогресс смотрелся бы естественно, если бы речь шла не о рубилах, а о морфологии зубов или конечностей, то есть о биологической эволюции. Но вот от культурной эволюции мы привыкли ожидать гораздо более высоких темпов. Из *Beyene et al., 2013.*

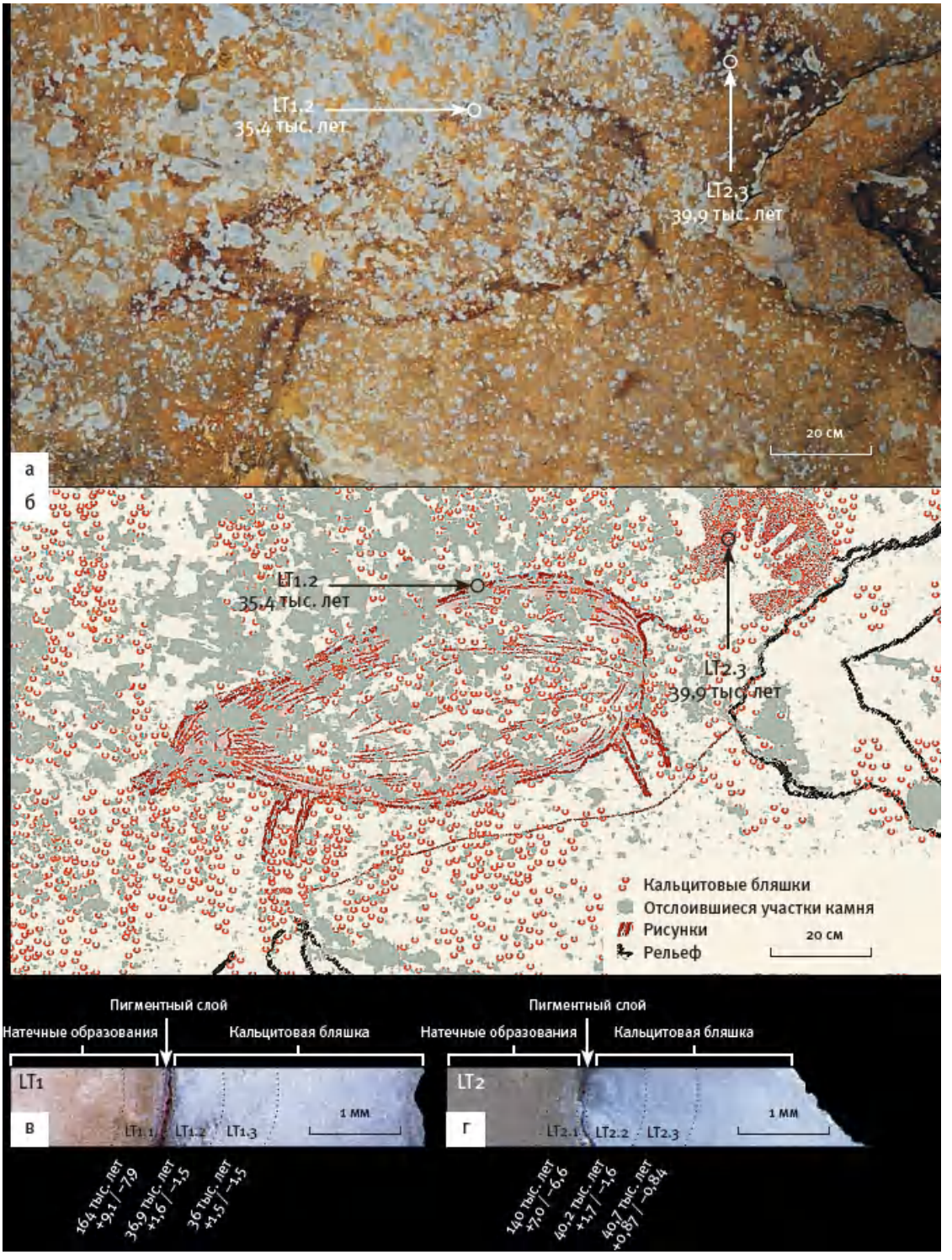
Илл. XIV. Сопкаргинский мамонт. **а** – прорисовка скелета (вид справа), **б** – прорисовка скелета и внутренних органов (вид

слева). Стрелками показаны направления ударов, нанесенных человеческими орудиями (красные стрелки соответствуют прижизненным повреждениям, синие – посмертным): **а** – ко второму ребру, **б** – в лопатку (показаны два удара из трех), к пятому ребру, к скуловой кости и отщепы на конце бивня. **в** – извлечение туши мамонта из вечной мерзлоты. **г** – правый бивень с заостренным концом, от которого отщепили несколько тонких пластин. **д** – неповрежденная часть бивня. **е** – царапины на правом бивне, оставленные грубыми частицами отложений материнской породы. Из *Pitulko et al., 2016.*

Илл. XV. Скульптурные реконструкции индивидов Сунгирь-1, Сунгирь-2 и Сунгирь-3, выполненные в лаборатории антропологической реконструкции Института этнологии и антропологии РАН (лаборатория Михаила Герасимова). Анализ ДНК показал, что все три индивида – мужского пола, хотя считалось, что Сунгирь-3 – девочка. С сайта *antropogenez.ru.*

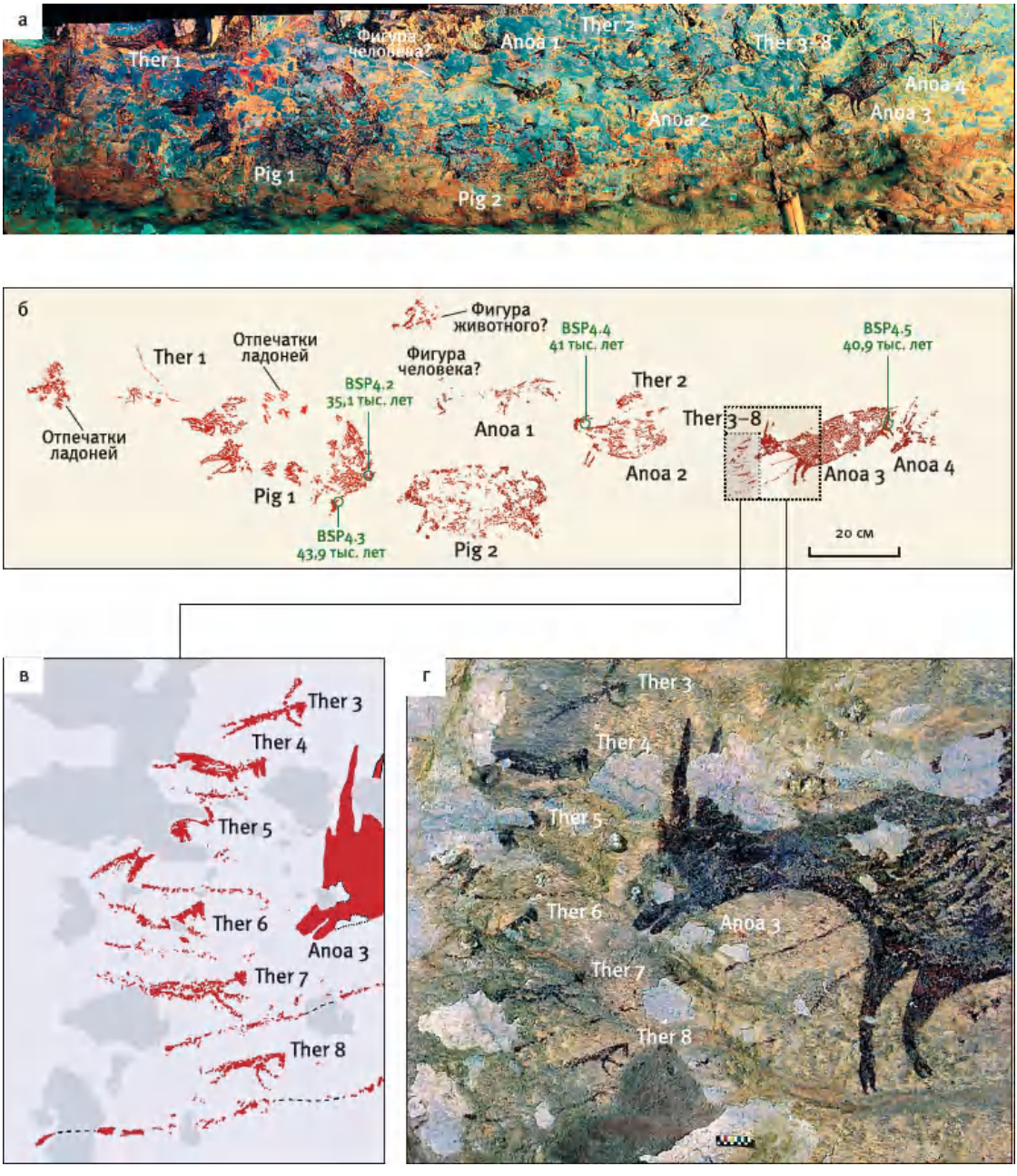


Илл. XVI. Двойное захоронение индивидов Сунгирь-2 и Сунгирь-3, в нем же обнаружена бедренная кость индивида Сунгирь-4. Среди уникальных предметов погребального инвентаря следует особо отметить копья из распрямленного мамонтового бивня. С сайта *antropogenez.ru.*



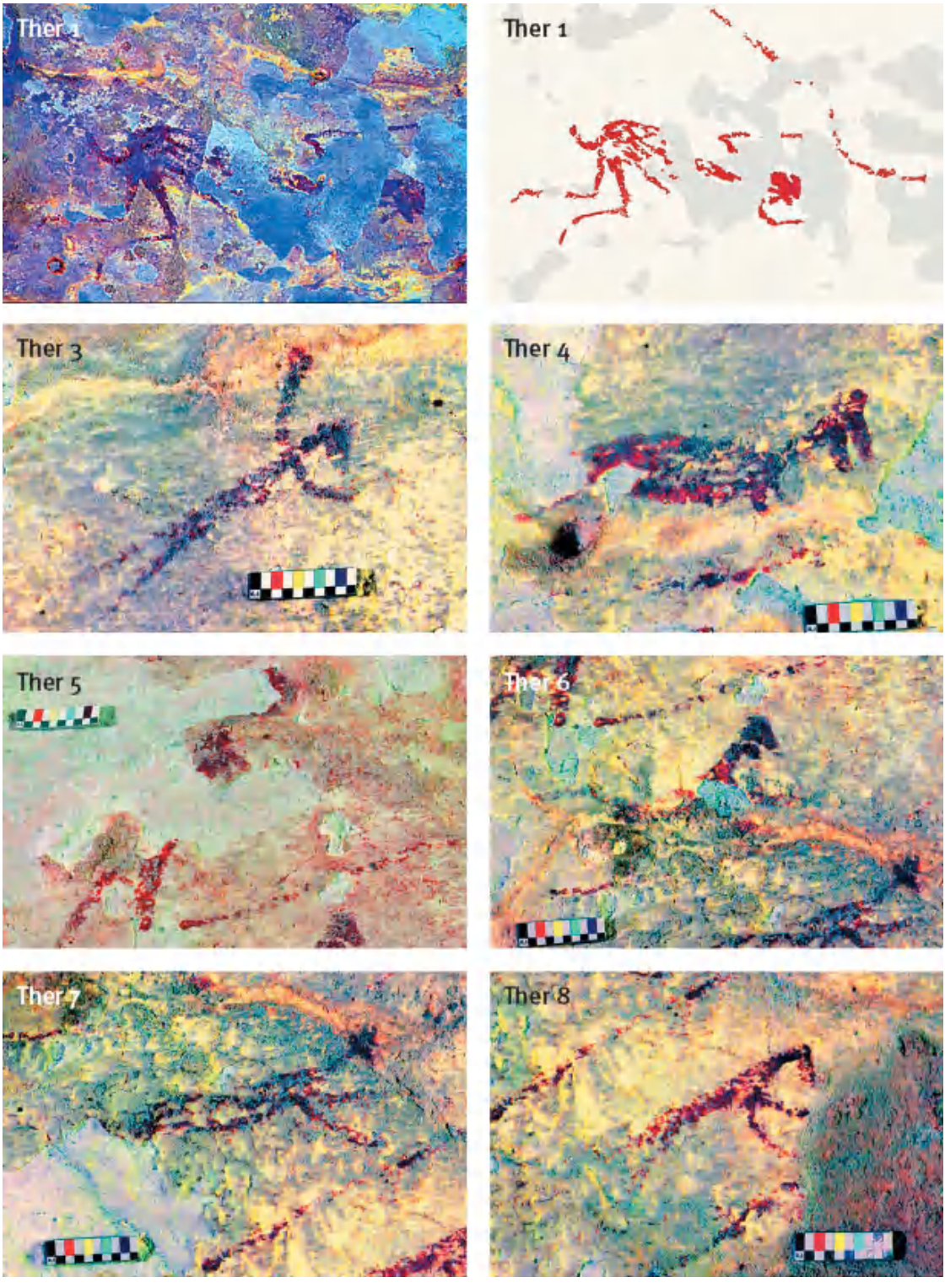
Илл. XVII. Пример рисунка из пещеры на острове Сулавеси. **а** – фотография наскальной живописи с потолка пещеры, где видны два элемента – ладонь, отконтрастированная пигментом, и контурный рисунок бабируссы *(Babyrousa babyrussa),* эндемика Сулавеси. Кальцитовые бляшки и выветренные участки маскируют оба элемента, нужно приглядеться, чтобы их заметить. **б** – прорисовка пигмента и бляшек, серым цветом закрашены отслоившиеся участки

каменной поверхности. **в** и **г** – оценки возраста двух бляшек (образцы с рисунков бабируссы и руки соответственно), выполненные на разных участках шлифов. Из *Aubert et al., 2014.*



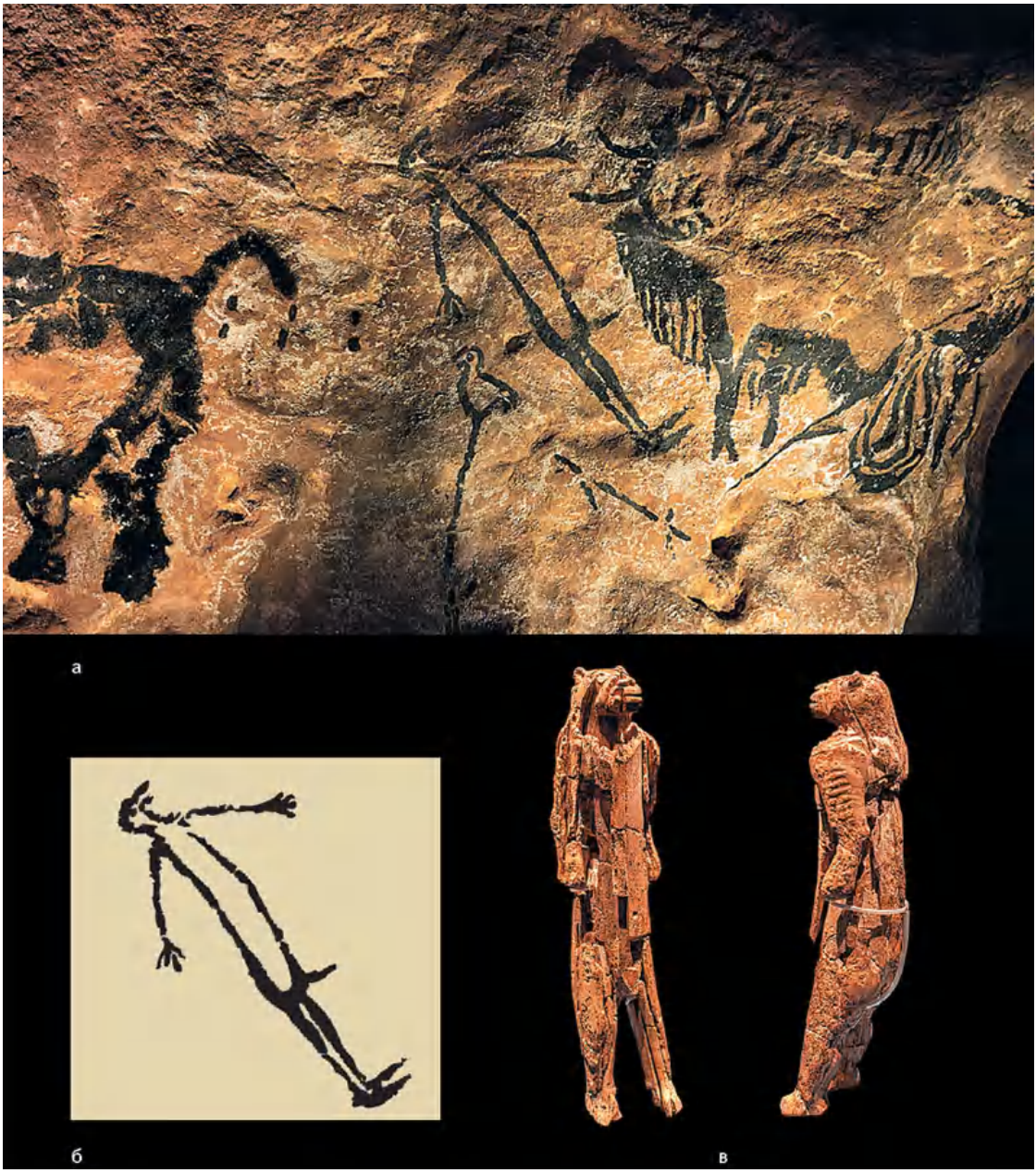
Илл. XVIII. Изображение фантастических сцен охоты на стене пещеры Леанг-Булу-Сипонг-4 на острове Сулавеси. Отмечены фигуры териантропов (человекоживотных, Ther), целебесских свиней (Pig), карликовых буйволов аноа (Anoa), отпечатки (трафареты) ладоней. Также показано расположение датированных минеральных натеков (BSP) и их возраст. **а** – общий вид, **б** – прорисовка, **в** и **г** – увеличенный фрагмент:

териантропы с длинными копьями или веревками, атакующие аноа. Из *Aubert et al., 2019.*



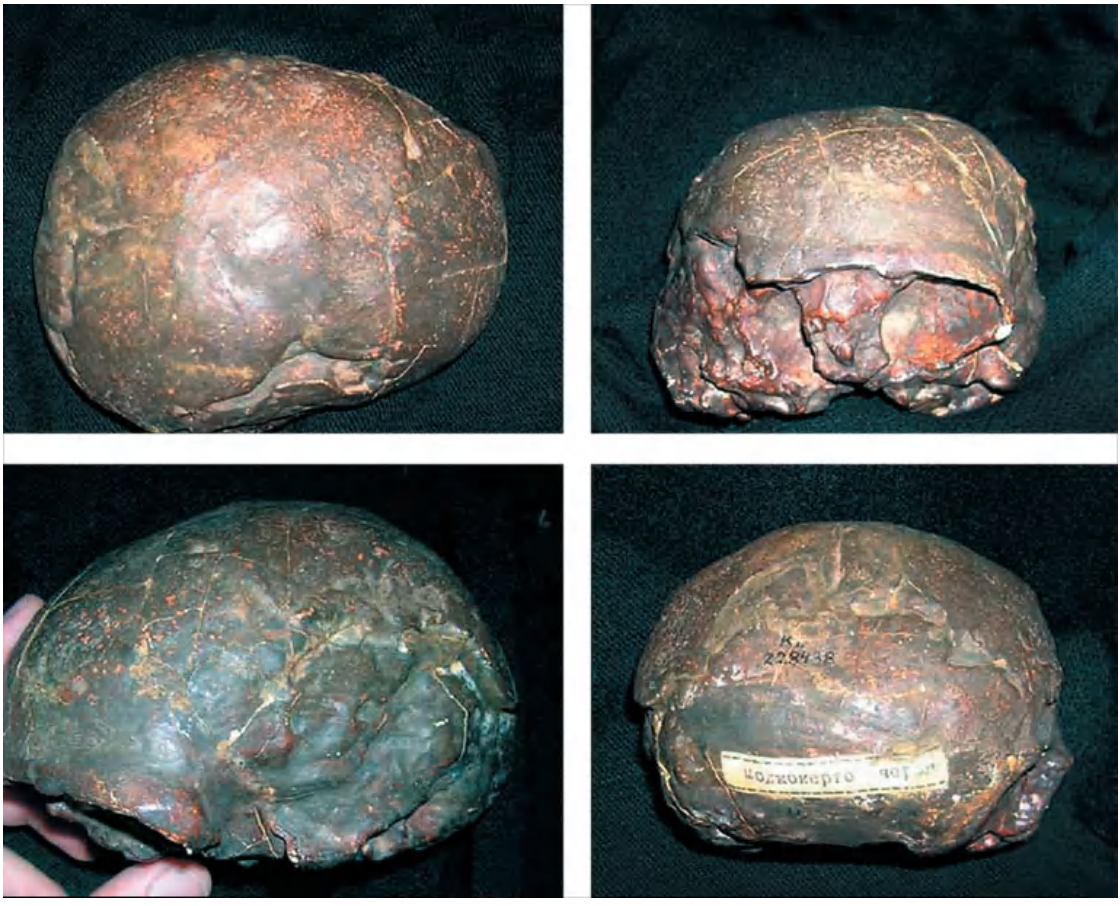
Илл. XIX. Териантроп (Ther 1), нападающий на целебесскую свинью (Pig 1; два верхних изображения), и

териантропы (Ther 3–8), атакующие карликового буйвола (Anoa 3). Из *Aubert et al., 2019.*



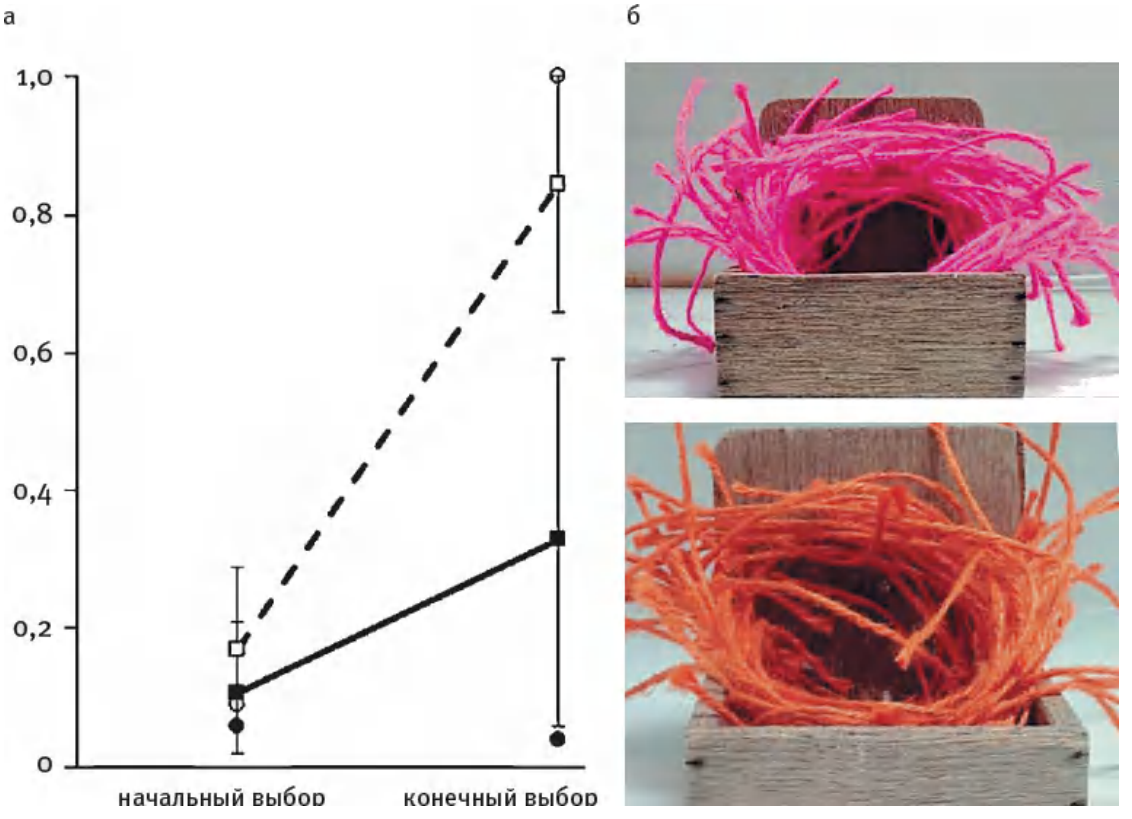
Илл. XX. Древнейшие териантропы и сцена охоты в европейском искусстве. **а** – сцена с раненым бизоном и птицеголовым человеком из пещеры Ласко во Франции (возраст 14–21 тыс. лет). Предмет, изображенный под человеком, иногда трактуют как копьеметалку с рукоятью в форме птицы. Видны выпавшие из брюха бизона внутренности и пронзившее его копье. Эту сцену некоторые исследователи связывают с мифологическими представлениями о смерти и загробной жизни, проводя параллели чуть ли не с мифом об Осирисе,

посмертно зачавшем сокола Гора. **б** – прорисовка птицеголового человека. **в** – человеколев из пещеры Штадель в Германии, статуэтка человека с головой пещерного льва, вырезанная из мамонтового бивня 40–39 тыс. лет назад. Из *Aubert et al., 2019.*



Илл. XXI. Череп из Моджокерто – единственный известный детский череп *Homo erectus.* С сайта *antropogenez.ru.*

Илл. XXII. Учиться на чужом опыте – быстрее и безопаснее, чем на своем. При этом молодым, наивным особям выгодно учиться у старших, высокоранговых сородичей – ведь их почтенный возраст и высокий социальный статус сами по себе доказывают, что практикуемое ими поведение способствует долгой и успешной жизни или как минимум совместимо с ней. Из *Резникова, 2009.*



Илл. XXIII. Зебровые амадины строят гнезда, перенимая навыки у более опытных соседей. **а** – оценки начального и конечного выбора цвета ниток молодыми самцами зебровых амадин. Начальные оценки основаны на времени взаимодействия самца с нитками розового и оранжевого цвета, а конечные – на числе розовых и оранжевых ниток, уложенных в гнездо. Вычислялась доля случаев, когда самец выбирал нитку менее привлекательного для него цвета. Пунктирная линия показывает результаты опытов со знакомыми самцами-демонстраторами, сплошная – с незнакомыми. Квадратики и кружки – это средние и средневзвешенные значения соответственно. **б** – гнезда, построенные самцами-демонстраторами. Каждое из них свито из ста пятидесяти 15-сантиметровых ниток. Из *Guillette et al., 2016.*

Илл. XXIV. Пример учительства в животном мире – взрослый самец зебровой амадины учит молодого самца правильно петь. Кадр из видеофильма к статье *Vallentin et al., 2016.*

Илл. XXV. Шимпанзе демонстрируют необычную моду – засовывать в ухо травинку. На первой фотографии – Джули, родоначальница этой традиции. На второй фотографии она сидит справа (в ухе у нее тоже травинка, хотя здесь этого не видно), на третьей – в центре. Из *Van Leeuwen et al., 2014.*

Илл. XXVI. Ритуализованное бросание камней у шимпанзе. *Вверху* – три типичных варианта поведения: можно забрасывать камни в дупло или расщелину между корнями дерева, швырять об ствол или стучать ими по стволу. *Внизу* – созданные обезьянами скопления камней в дуплах и у оснований стволов. Из *Kühl et al., 2016.*

---

notes

Примечания

1

Например, во второй книге (глава 5) мы упоминали о трудностях, с которыми сталкиваются классические эволюционные модели при объяснении врожденной склонности к *бескорыстному* альтруизму, имеющейся, возможно, у некоторых людей. Если принять в расчет культурную эволюцию, то к предложенным во второй книге вариантам решения этой проблемы можно добавить еще и такой гипотетический сценарий: культурная эволюция, направляемая межгрупповой конкуренцией (см. главу 12), породила в сообществах наших предков *социальные нормы* – выгодные для группы традиции, предписывающие альтруизм и самоотверженность вкупе с обычаем уважать альтруистов, а эгоистов презирать и наказывать. Предполагаемая врожденная склонность к бескорыстному альтруизму в таком случае могла (по крайней мере теоретически) развиться как *биологическая адаптация* к жизни в обществе с такими *культурными адаптациями*.

2

Подробнее см.: Д. Адамс, “Автостопом по галактике”.

3

Речь идет о знаменитом бонобо Канзи и его сестре Панбанише, “обезьяньих гениях”, которые после долгих безуспешных попыток все-таки освоили (конечно, не сами, а под терпеливым руководством людей) простейшую технологию изготовления каменных осколков с острыми краями и научились пользоваться ими для добывания угощений из труднодоступных мест (*Roffman et al.,* 2012).

4

Слово “примитивный” в современном биологическом языке означает просто-напросто “как у предка”. Его антонимы – “продвинутый” или “производный”, то есть “не как у предка”.

5

Как мы уже упоминали, согласно новейшим датировкам, питекантропы появились на Яве около 1,3 млн лет назад и жили там до 117–108 тыс. лет назад.

6

Он же метод урановых серий. Его идея в том, что сначала уран попадает в изучаемый образец с грунтовыми водами, а потом этот образец, будь то пещерный натек или зуб, захороненный в осадке, начинает вести себя как замкнутая система: в него больше не проникает извне и из него не вымывается ничего важного. В этом случае по соотношению накопленных продуктов распада урана можно определить возраст образца. Конечно, приходится делать миллион поправок на разнообразные отягчающие обстоятельства, включая эпизоды повторного привноса урана.

Аналогичная ситуация была выявлена и в сапиентной линии: у сапиенсов, как и у неандертальцев, черепная коробка дольше сохраняла архаичные черты, чем лицевая часть черепа (см. раздел “Люди из Джебель-Ирхуд – ранние представители эволюционной линии *Homo sapiens*” в главе 5).

8

Об этом великом научном прорыве рассказано в первой книге (глава 5, разделы “Геном неандертальца” и “Люди из Денисовой пещеры”).

9

На тот момент было известно два денисовских митохондриальных генома, выделенных из коренного зуба мужчины (*Denisova* 4) и из фаланги мизинца девочки (*Denisova* 3). Позже добавилось еще несколько.

Выражение “в том же слое” нуждается в уточнении. Все перечисленные находки происходят из слоя № 11, но относятся к разным его частям: фаланга кисти денисовской девочки *Denisova* 3 найдена в слое 11.2, а проксимальная фаланга стопы *Denisova* 5 – в слое 11.4 (*Медникова,* 2011), судя по всему, значительно более раннем. Хронологический разрыв между этими индивидами, по-видимому, достигает нескольких десятков тысяч лет (см. рис. 4.1).

11

Покрытие (плотность покрытия) – мера качества прочтения генома. Чем оно выше, тем точнее и надежнее результат. “Покрытие 2,6” означает, что каждый кусочек генома удалось отсеквенировать в среднем 2,6 раза – не очень много, но и не мало для палеогенетики.

12

Трансверсия – замена пуринового основания на пиримидиновое или наоборот, то есть замена А или Г на Т или Ц соответственно, а также замена Т или Ц на А или Г.

13

Об эпизоде α – привносе неандертальских генов в генофонд современных внеафриканских сапиенсов – рассказано в первой книге (глава 5, раздел “Геном неандертальца”). Об эпизодах β и γ мы поговорим подробнее в разделе “Предки алтайских неандертальцев скрещивались с древними сапиенсами, а предки денисовцев – с эректусами” в главе 6.

14

“Почему ты охотишься только на медведя? – спросил его как-то Клош-Кван.

И Киш сумел дать ему надлежащий ответ:

– Кто же не знает, что только на медведе так много мяса”. – Джек Лондон, “Сказание о Кише”.

Они представляют собой биотинилированные олигонуклеотиды. Дополнительные разъяснения и технические подробности нам в данном случае не нужны, но их легко нагуглить – для этого мы и оставляем иногда в тексте необъясненные “умные слова”. В эпоху, когда почти любая справочная информация доступна в два клика, не обязательно разъяснять в книге каждую второстепенную деталь, но не обязательно и умалчивать обо всех деталях, разъяснять которые вам кажется излишним. Кто-то из читателей и так знает, о чем речь, а кому-то пригодятся ключевые слова для поиска в интернете. Как знать, может быть, в недалеком будущем вместо научно-популярных книг будут издаваться просто структурированные списки ключевых фраз для гугления. Некоторые книги, которые сейчас публикуются, на наш взгляд, можно было бы без потерь заменить такими списками.

16

Вторая по древности высокогорная тибетская стоянка находится на высоте 4600 метров, относится к верхнему палеолиту и имеет возраст 30–40 тыс. лет. Каменные орудия, найденные на ней, почти наверняка были изготовлены сапиенсами (*Zhang et al.,* 2018). Хотя как знать?..

То, какие именно участки генома, в каких тканях и типах клеток, на каких этапах развития и при каких условиях будут подвергаться метилированию, – все это, или почти все, должно быть очень хитрым образом зашифровано в нуклеотидной последовательности генома. Расшифровывать эти наследственные инструкции мы пока не умеем. Ключевое слово здесь “пока”.

18

Дарвин Ч. *Происхождение человека и половой отбор*. М.: Изд-во АН СССР, 1953.

19

Тут возникает вопрос о “рано ответвившихся” популяциях сапиенсов, таких как некоторые южноафриканские племена, говорящие на койсанских языках с щелкающими согласными. Они, по-видимому, отделились от предков всех остальных популяций сапиенсов довольно давно – возможно, 150 тыс. лет назад, если не все 300. Получается, что они должны были приобрести “современную” глобулярную форму мозга то ли независимо от остальных сапиенсов, то ли, что более вероятно, в результате последующей гибридизации и притока генов от других человеческих популяций. Или, может быть, мозг у них не такой уж и глобулярный? Авторы, к сожалению, обходят стороной этот вопрос и даже не приводят в статье точный состав использованной в работе выборки современных людей (и поэтому не удается понять, попали ли в эту выборку представители койсанских народов).

Или, если уж на то пошло, себя вне его. Сбои в работе некоторых зон теменной коры, отвечающих за цельность восприятия, могут приводить к мистическим и потусторонним переживаниям вроде выхода души из тела или единства с Космосом (*Johnstone et al.,* 2012).

21

Типичное среднепалеолитическое ноу-хау, о котором мы рассказывали в первой книге (глава 3). Сначала заготовку долго и тщательно обрабатывают, придавая одной из граней характерный “черепаховый” облик, а потом точным ударом откалывают готовое изделие с острыми краями, одной гладкой гранью и одной “черепаховой”.

22

Об этом рассказано в главе 6 нашей книги “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”.

23

Это связано с тем, что в каждом поколении интрогрессированные фрагменты ДНК последовательно измельчаются в результате кроссинговера. Чем больше поколений прошло с момента гибридизации, тем в более мелкую лапшу эти фрагменты искрошены.

24

Это значит, что мужчины оставались в своей родной группе, а женщины переходили в другие группы.

25

Если какой-то из вариантов защитных белков становится массовым, то повышается вероятность того, что какой-нибудь инфекционный агент, сумевший пробить эту защиту, вызовет эпидемию, которая даст селективное преимущество обладателям более редких вариантов защитных белков. Редкие варианты периодически оказываются в выигрыше и начинают распространяться. Но потом, став массовыми, они сами могут начать проигрывать другим, более редким вариантам. Так работает *частотно-зависимый балансирующий отбор*, поддерживающий высокий уровень полиморфизма защитных белков в популяции.

Действует ли такой механизм у человека, не совсем понятно. Скорее всего, нет, потому что у нас не осталось работающих рецепторов, необходимых для распознавания таких индивидуальных запаховых сигналов. Речь идет о вомероназальных рецепторах второго типа (V2R), специализирующихся на восприятии нелетучих молекул, в том числе пептидов. Чтобы учуять такой химический сигнал, наземным позвоночным требуется контактное обнюхивание сородича или его, условно говоря, следов – чтобы нелетучие пептиды попали в нос с пылью. У рыб с этим проблем нет, поскольку пептиды ГКГ растворимы в воде, а вся эта система пептидной коммуникации исходно развивалась, конечно же, в водной среде. Рецепторы V2R отлично работают у мышей, позволяя отличать родню от чужаков, но у людей все гены этих рецепторов утрачены или инактивированы мутациями. О возможной эволюционной роли этого механизма рассказано в главе 6 нашей книги “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий”.

27

Сообщалось о следах присутствия людей в Австралии 65 тыс. лет назад, но эти данные были впоследствии оспорены. Сейчас считается, что нет серьезных оснований предполагать присутствие людей на территории Сахула ранее чем 50 тыс. лет назад.

28

Впрочем, опубликованный почти одновременно с сунгирскими геномами второй высококачественный неандертальский геном, Виндия-33.19, показал, что близкородственные браки у неандертальцев не были повсеместным явлением.

29

Стрингер К. 2021. *Остались одни*. М.: Corpus.

30

Стоянка Мальта́ изучается с 1928 года. Там найдены остатки жилищ, сооруженных из костей и шкур мамонтов и оленей, многочисленные каменные и костяные орудия, предметы утвари и фигуративного искусства, гравировки на кости. В единственном найденном погребении ребенка примерно четырех лет присутствуют различные предметы искусства, бусины, браслет и ожерелье, а также каменные орудия.

31

Специалисты по американским культурам не пользуются таким понятием, как “поздний палеолит”, по каким-то своим внутрицеховым причинам. Они говорят вместо этого “поздний плейстоцен” или “терминальный плейстоцен”. Мы в данном случае употребляем термин некорректным образом, просто чтобы обозначить общий уровень культурного развития обсуждаемой популяции.

При этом на отдельных этапах, конечно, могли происходить специфические события, облегчающие дальнейшее увеличение мозга. Такие, например, как переход к питанию приготовленной на огне пищей, что сгладило энергетические ограничения и негативные последствия редукции зубов и челюстей (книга 1, глава 2, раздел “Эректусы”).

33

Мы рассматривали этот вопрос в книге “Перспективы отбора”, обсуждая, почему половой отбор не может обеспечить всех баранов большими рогами (см. Исследование № 10).

34

О синапсах, дендритных шипиках и других деталях строения нейронов рассказано во второй книге (глава 2).

35

Честертон Г. К. 1991. *Вечный человек.* М.: Политиздат.

36

“Социальная моногамия” – термин с не вполне устоявшимся смыслом. Одни исследователи подразумевают под ним внешне моногамные отношения, которые, однако, допускают частые супружеские измены и внебрачное потомство (это характерно, например, для многих птиц). Другие, в том числе Лавджой, делают акцент на проживании нескольких моногамных пар в одной тесно сплоченной социальной группе. В этом случае “социальная” моногамия противопоставляется “территориальной”, при которой каждая парочка со своим потомством живет отдельно.

37

То есть верхней части полосатого тела, которая включает хвостатое ядро и скорлупу.

38

Универсальная фраза, которую в статьях и книгах по биологии можно вставлять почти после каждого утверждения, а потому не имеющая особого смысла; обычно используется лишь для защиты от критиков-формалистов.

Социальным обучением называют приобретение каких-либо поведенческих признаков, навыков или знаний в результате взаимодействия с другими особями. Социальное обучение часто противопоставляют “асоциальному” обучению на собственном опыте, в котором сородичи не принимают участия. Формы социального обучения весьма разнообразны: от самых примитивных вариантов, не предполагающих никакой целенаправленности (например, вид матери, колющей орехи, привлекает внимание детеныша к орехам и камням, повышая вероятность того, что он начнет с ними играть и случайно обнаружит способ раскалывания), до весьма продвинутых, таких как целенаправленная имитация, учительство и чтение книг (*Резникова,* 2004). Подробнее о социальном обучении мы поговорим в главах 11 и 12.

40

Трагическая судьба Фолькера, молодого амбициозного самца бонобо, который подвергся жесточайшему коллективному избиению после того, как обидел самку с детенышем, описана во многих книгах, в том числе в книге Франса де Вааля “Истоки морали. В поисках человеческого у приматов”.

Правда, есть обоснованное мнение, что культурная эволюция – процесс лишь ненамного менее слепой, чем эволюция биологическая, и что люди обладают исключительно слабыми способностями к сознательному придумыванию хороших и действенных социальных институтов (*Henrich,* 2015).

42

Чтобы избегать “человеческих” слов по отношению к нечеловеческим животным, берегущие свою репутацию ученые пользуются умным термином “аффилиативный” вместо “дружеский”. Порой это выглядит нарочито и немножко лицемерно.

43

Перед началом рейда шимпанзе проявляют беспокойство, издают громкие звуки, обнимаются, трогают друг друга за гениталии. Однако, когда рейд уже начался, они идут бесшумно, чутко реагируя на звуки и запахи, свидетельствующие о возможной близости неприятеля.

44

Об эволюции инфантицида у млекопитающих рассказано в нашей книге “Перспективы отбора” (см. Исследование № 12).

45

Насколько такие оценки ненадежны и приблизительны, читатель может судить, сравнив их с результатами другого исследования, приведенными во второй книге (глава 5, раздел “Достаточно ли крови лилось в палеолите, чтобы обеспечить преимущество «генам альтруизма»?”).

46

Внимательный читатель заметит здесь противоречие с данными, приведенными в главе 9 (раздел “Размер, пропорции частей… что-нибудь еще?”), где говорилось об экспрессии гена тирозингидроксилазы (*TH*) в стриатуме у обезьян и особенно у человека. Дело в том, что в данном исследовании для каждого класса позвоночных брали “консенсусное”, то есть наиболее типичное и, скорее всего, исходное для этого класса, состояние признака. В частности, использовались сведения по наличию дофаминовых (экспрессирующих *TH*) нейронов в стриатуме у девяти видов млекопитающих. Только у трех из них (двух грызунов и одного примата – макаки-крабоеда) в стриатуме есть дофаминовые нейроны. У шести остальных (одного примата – мармозетки, трех грызунов, летучей мыши и прыгунчика) дофаминовые нейроны в стриатуме не обнаружены. Поэтому “консенсусным” состоянием для млекопитающих считалось отсутствие дофаминовых нейронов в стриатуме.

Для людей это тоже справедливо: успешность решения одних типов задач, как правило, положительно коррелирует с успешностью решения других. Например, если протестировать большую выборку людей на арифметические способности или пространственное мышление, а потом этим же людям дать другие задания – скажем, на память или классификацию объектов, – то участники, показавшие лучшие результаты в первом испытании, скорее всего, лучше справятся и со вторым. Сильная положительная корреляция между разными когнитивными функциями позволяет говорить о “факторе G”, или “общем интеллекте”, у людей. Хотя, конечно, эта корреляция не абсолютна и никто не спорит с тем, что сплошь и рядом встречается непропорциональное развитие когнитивных способностей – одни развиваются сильно, тогда как другие слабо.

48

Центральная нервная система насекомых – это последовательность нервных узлов, приуроченных к сегментам тела: два передних нервных ганглия – надглоточный и подглоточный – и цепочка грудных и брюшных. Надглоточный ганглий представляет собой слившиеся узлы трех передних сегментов головы, и эти узлы называют передним, средним и задним отделами мозга (протоцеребрум, дейтоцеребрум и тритоцеребрум), а подглоточный включает слившиеся ганглии сегментов, несущих ротовые придатки. По функциям надглоточный ганглий сопоставим с головным мозгом позвоночных.

49

Этот пример рассмотрен в нашей книге “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий” (глава 7, раздел “Сначала чутье, потом философия”).

50

Имеется в виду, что если у какого-то вида увеличен какой-то отдел мозга, то это может объясняться не только тем, что это выгодно данному виду в связи с его образом жизни, но отчасти и тем, что данный вид произошел от предков, у которых этот отдел мозга имел крупные размеры.

51

Подробнее об этом рассказано в нашей книге “Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий” (глава 5, раздел “Обоняние и цветное зрение развивались в противофазе”).

52

Совсем без инноваций, конечно, нельзя – должен же кто-то пробовать новые способы поведения! Однако в реальной жизни совсем без инноваций и не получится: жизнь всегда преподносит какие-нибудь сюрпризы, и животные волей-неволей будут периодически пробовать какое-нибудь новое поведение в новых условиях. Но компьютерный турнир показал, что по-крупному вкладываться в инновацию (например, часто пропуская ради этого ход) – проигрышный путь.

53

В принципе, у общественных насекомых (например, у муравьев) социальное обучение распространено очень широко. Но обычно рабочие особи обучаются более или менее стандартным действиям, совершавшимся их предками испокон веков, хоть и с вариациями (скажем, разведчики показывают фуражирам путь к новому источнику корма). В рассматриваемом эксперименте со шмелями насекомые передавали друг другу навык, отсутствующий в нормальном шмелином поведенческом репертуаре.

54

Вообще-то в данной ситуации называть самца-демонстратора учителем или наставником не совсем правильно: эти понятия лучше подходят к случаям активного учительства (когда учитель что-то делает нарочно, чтобы научить ученика). А в обсуждаемом эксперименте правильнее говорить о “модели для подражания” или просто “модели”.

55

Об одном исследовании Лаланда и его коллег, посвященном социальному обучению, мы рассказали в разделе “Оптимальный способ обучения” в главе 11.

56

Данное лирическое отступление имеет под собой реальную основу: это слегка утрированное (для выразительности) описание реакции сильнейшего специалиста по китообразным, Ольги Филатовой, на процитированную чуть выше статью *Fox et al.,* 2017.

В определенном смысле теория культурного драйва может рассматриваться как одна из версий теории социального мозга (“мозг для *социального* обучения”). Удобнее, однако, рассматривать ее как объединяющую надстройку над всеми перечисленными гипотезами.

58

Можно по-разному относиться к докинзовской концепции мемов и спорить о том, насколько она приложима к реальным культурам, насколько практична, можно ли найти объективные критерии для разграничения мемов, чтобы понять, где кончается одна идея и начинается другая, и так далее. Это всё непростые вопросы. Однако для моделирования культурной эволюции мемы исключительно удобны и полезны.

59

Гены памяти и обучаемости иногда мутируют, что приводит к появлению особей с ненулевыми значениями этих признаков. Однако, пока в мемофонде (культурной среде) нет полезных мемов, эти признаки приносят только вред и никакой пользы. Поэтому в популяции устанавливается так называемое мутационно-селекционное равновесие, при котором порча генофонда за счет мутагенеза уравновешивается его улучшением за счет отбора. У многих самцов при этом память и обучаемость будут ненулевыми, поскольку отбор не в состоянии вычистить из генофонда весь мутационный груз.

60

Впредь, говоря о моделях, мы будем пользоваться терминами “культура” и “мемофонд” как синонимами, подразумевая под тем и другим совокупность мемов, существующих в данный момент в популяции (точнее, в памяти особей, составляющих популяцию).

61

Группы ведь распадаются надвое по достижении пороговой численности. Чем не размножение?

Согласитесь, что рассказывать о модели *TribeSim* в самом конце третьего тома трехтомника “Эволюция человека” – довольно хитрый учительский приемчик с нашей стороны. Ведь сконструировать подобную модель можно бесчисленным множеством разных способов. Очень трудно, если вообще возможно, объяснить неподготовленному человеку, почему был выбран именно такой способ моделирования, а не любой другой. Но внимательному читателю, осилившему все три тома, должно быть в общем и целом понятно, откуда что взялось в модели *TribeSim*. Такой читатель, мы надеемся, хотя бы раз-другой испытает радость узнавания, читая описание модели.

63

Бессмысленные культурные традиции зачастую распространяются заодно с полезными. Антрополог Дэвид Бойд, работавший в Новой Гвинее, описал, как жители небольшой бедной деревни решили перенять у более успешных соседей их методы выращивания свиней. При этом вместе с несколькими явно полезными приемами был перенят и обычай устраивать свиньям регулярные концерты: петь для них, плясать и играть на флейтах (якобы свиньи тогда быстрее растут). Эффективность сей меры вызывает сомнения, однако весь комплекс заимствованных мемов оказал благотворное влияние на свиноводство в деревне (*Henrich,* 2015).

В дальнейшем можно будет подумать и о таких поведенческих и культурных адаптациях, как способность к лидерству или организаторские таланты, о социальных нормах, предписывающих альтруистичное поведение, уважение к лидерам, умелым охотникам и опытным, знающим индивидам.

65

Испытали радость узнавания? Если да, всё в порядке! Если нет, можно вернуться, например, к разделу “Быстрый рост мозга в детстве – отличительная черта рода *Homo*” в главе 9.

66

Пожалуй, надо было сделать возраст начала размножения побольше, хотя бы лет двенадцать. Но так уж получилось: мы начали экспериментировать с таким значением параметра, стали получать какие-то результаты и в итоге так и оставили размножение с шести лет. В конце концов, ясно же, что модель не может во всех мелочах копировать реальность. Возраст начала размножения никак не влияет на основные результаты и выводы.

67

Этот эффект должен проявляться при условии, что на выучивание одного мема размером m требуется меньше времени, чем на выучивание n мемов размером m/n. Это довольно-таки правдоподобное предположение. Например, на выучивание одного связного стихотворения длиной в сорок строк при прочих равных условиях должно уходить меньше времени, чем на запоминание десятка никак не связанных друг с другом четверостиший.

68

Всем крестьянам выгодно сберечь общее пастбище, однако каждому из них в отдельности выгодно пасти на нем как можно больше своего скота. Если каждый будет следовать только своим корыстным интересам, пастбище придет в негодность из-за перевыпаса.

69

Потому что мемы распространяются горизонтально. Если мемы, известные индивиду, не приносят ему пользы, то у него, возможно, будет меньше детей, однако это мало повлияет на распространение мемов. Ведь индивиды передают мемы не только собственным детям, но и всем другим членам группы.

70

Важное уточнение: речь идет вовсе не об изобретательности. Мы сейчас исходим из допущения, что мемы изобретаются спонтанно и это даже не очень зависит от интеллекта изобретателя. “Шанс изобрести очень полезный мем” в данном контексте – это вероятность того, что случайно изобретенный мем *окажется* очень полезным. Точно так же, когда говорят о частоте полезных мутаций, имеют в виду не способность организма нарочно вносить в свой геном полезные мутации (такой способности у организма нет), а всего лишь вероятность того, что случайная мутация *случайно* окажется полезной.

71

К этой же мысли, хотя и совершенно другим путем, подводит читателя нейробиолог Николай Кукушкин в своей книге “Хлопок одной ладонью”.

72

Совершенно симметричная ситуация и с полезными мутациями: чем хуже организм приспособлен к тем условиям, в которые он попал, тем выше вероятность, что случайная мутация пойдет ему на пользу.

Здесь можно было бы порассуждать о том, что научные теории соотносятся с архаичными мифами об устройстве мира примерно так же, как авторская музыка, написанная великими композиторами, с народными песнями и плясками, а “Война и мир” – с былинами о богатырях. Или как породы собак, выведенные путем сознательной селекции, с дикими видами хищных. Плоды биологической и культурной эволюции, слепых природных сил, могут быть чрезвычайно сложными и фантастически прекрасными, но все мы хорошо чувствуем разницу между ними и результатами сознательной работы выдающихся творцов (ученых, поэтов, селекционеров и так далее), живших в течение последних двух – двух с половиной тысяч лет. Похоже, в это время что-то сильно изменилось в механизмах нашего культурного развития.