

УЧРЕДИТЕЛЬ
Московский
государственный
университет
имени М.В.Ломоносова

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:
д.б.н. Е.З. Година
(главный редактор)
к.б.н. В.М. Харитонов
(зам. главного редактора)
к.б.н. А.В. Сухова (отв. секретарь)
д.б.н. Л.В. Бец
член-корр. РАН А.П. Бужилова
д.б.н. Л.К. Гудкова
д.б.н. В.Е. Дерябин
д.и.н. М.Б. Медникова
д.б.н. А.А. Мовсесян
д.б.н. О.М. Павловский
д.б.н. И.В. Перевозчиков
д.б.н. А.Л. Пурунджан
д.психол.н. А.Н. Строкина
д.б.н. В.П. Чтецов

Серия XXIII – Антропология –
выходит с 2009 года (4 раза в год)

Адрес редакции:
125009, Москва, ул. Моховая, д. 11
НИИ и Музей антропологии МГУ
Тел.: 629-75-36
E-mail: 1605vit@rambler.ru,
alla-sukhova@bk.ru

Адрес издательства
Московского университета:
125009, Москва, ул. Б. Никитская, д. 5/7
Тел.: 697-31-28

Подписано в печать 20.11.2009.
Формат 60х90 1/8. Печать цифровая.
Усл. печ. л. 12,0. Тираж 420 экз.

Отпечатано в издательско-полиграфической
компании ООО «Контент-Пресс»
Тел.: (495) 648-88-60
<http://www.c-press.ru>

Вестник Московского университета

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Основан в ноябре 1946 г.

ISSN 0201-7385

ISSN 2074-8132

Серия XXIII

АНТРОПОЛОГИЯ

№ 4

2009

Издательство Московского университета

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору
в сфере связи и массовых коммуникаций РФ.
Свидетельство регистрации ПИ № ФС77-35672
от 19 марта 2009 г.

Чарльз Дарвин является одной из ключевых фигур в истории эволюционной антропологии. Капитальный труд великого ученого «Происхождение видов» увидел свет в 1859 году. Теория эволюции видов путем естественного отбора является важнейшим научным достижением XIX века. Не говоря здесь о моральных и философских последствиях этой теории, можно твердо сказать, что она заложила основу современной биологии. Дарвиновская теория противопоставила себя традиционной креационистской доктрине неизменности всех форм жизни с момента их творения. По Ч. Дарвину, все виды живого, включая человека, развивались на протяжении миллиардов и миллионов лет с момента естественного их возникновения. Автор концепции привел ряд убедительных доказательств в пользу того, что органическая эволюция является объективной реальностью, а многообразие мира живого стало ее результатом. Анализируя факторы эволюционного процесса, Дарвин выдвигает на первое место естественный отбор в нескольких формах, как движущую силу эволюции.

Для антропологии значение дарвиновских работ заключается в том, что она произвела революцию в философской, моральной и религиозной концепции человека.

Как не вспомнить слова Зигмунда Фрейда: «Человечеству с течением времени пришлось пережить два ужасных удара науки по его наивному себялюбию. Первый – когда оно осознало, что Земля не центр Вселенной, а лишь пылинка в мировой системе невообразимых размеров. Второй – когда биологическая наука отняла у человека особую привилегию специально созданного существа и низвела его до мира животных».

Посвящая специальный номер нашего журнала юбилею Чарльза Дарвина и его основополагающего труда «Происхождение видов путем естественного отбора», мы отдаем дань уважения великому человеку Ч. Дарвину – создателю общей теории эволюции органического мира, а главное – оригинальной и цельной концепции антропогенеза, основные моменты которой не только не отвергнуты современной наукой, а лишь нашли свое убедительное подтверждение. Как антрополог, Ч. Дарвин велик потому, что соединил в одной теории антропогенеза неонтологические и палеонтологические доказательства животного происхождения человека, доказал общность механизмов эволюции человека и животных, указал на ископаемого высшего примата как предшественника человека, кроме того, впервые поставил в науке конкретные проблемы прародины человеческого рода, взаимодействия биологических и небиологических факторов эволюции человека, классификации приматов, включая высших их членов, и т.д. Предлагаемые вниманию нашего читателя статьи по эволюционной антропологии, палеоантропологии палеолита, приматологии отражают многие современные направления научного поиска, ставшие возможными благодаря творчеству Ч. Дарвина – эволюциониста и антрополога.

Редколлегия

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|----|
| От редколлегии | 2 |
| Северцов А.С. Популяционная экология и прогрессивная эволюция | 5 |
| Бужилова А.П., Харитонов В.М. Перечитывая Чарльза Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (Дарвин как антрополог) | 15 |
| Зубов А.А. Предшественники человека (Симмиальная концепция и современная теория антропогенеза) | 25 |
| Козлова М.С. Эволюция человека. История и теория | 34 |
| Медникова М.Б. Проблема биологического вида и некоторые концепции современной эволюционной антропологии | 45 |
| Добровольская М.В. Эволюция питания <i>Homo</i> (основные направления исследований) | 57 |
| Козинцев А.Г. Эволюционная история вида <i>Homo sapiens</i> в свете новых данных популяционной генетики | 64 |
| Спицын В.А., Афанасьева И.С., Бычкова Л.С., Спицына Н.Х. Молекулярная систематика отряда приматов на уровне генной экспрессии кератинов волос человека и шерсти обезьян | 71 |
| Васильев С.В. О роли гейдельбергского человека в эволюции <i>Homo sapiens</i> | 83 |
| Бахолдина В.Ю. О некоторых проблемах и задачах современной эволюционной антропологии | 88 |

CONTENTS

| | |
|--|----|
| Editorial | 2 |
| Severtsov A.S. Population ecology and progressive evolution | 5 |
| <i>Buzhilova A., Kharitonov V.</i> Re-reading Charles Darwin's «the descent of man, and selection in relation to sex» (Darwin as an anthropologist) | 15 |
| <i>Zubov A.A.</i> Human ancestors (simian concept and modern theory of anthropogenesis) | 25 |
| <i>Kozlova M.S.</i> Human evolution. History and theory | 34 |
| <i>Mednikova M.B.</i> Problem of biological species and some concepts of modern evolutionary anthropology | 45 |
| <i>Dobrovolskaya M.V.</i> Dietary evolution in <i>Homo</i> (main research directions)..... | 57 |
| <i>Kozintsev A.G.</i> The Evolutionary history of <i>Homo sapiens</i> in the light of population genetics | 64 |
| <i>Spitsyn V.A., Afanasyeva I.S., Bychkovskaya L.S., Spitsyna N.Kh.</i> Molecular systematics of primates order on the genic expression level of hair keratins | 71 |
| <i>Vasiliev S.V.</i> Role of <i>Homo heidelbergensis</i> in human evolution | 83 |
| <i>Baholdina V.Yu.</i> About some problems and purposes of modern evolutionary anthropology | 88 |

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

А.С. Северцов

Кафедра биологической эволюции биологического факультета МГУ, Москва

Естественный отбор в популяциях позвоночных животных происходит главным образом по физиологическим и этологическим признакам. Эти признаки обладают широкой нормой реакции и низкой наследуемостью. Основные причины элиминации: хищники, паразиты и инфекции, повреждающие абиотические факторы, действуют на фоне ограниченности тех или иных ресурсов. Конкуренция, ухудшая физиологическое состояние животных, экспонирует их действию элиминирующих факторов. Совокупность всех воздействий компонентов экологической ниши приводит к вымиранию большей части популяции. Ее эффективная численность во много раз меньше общей численности. Естественный отбор очень интенсивен. Однако он малоэффективен, потому что многочисленные разнонаправленные векторы отбора противодействуют друг другу. Их совокупность образует контрбаланс селективных сил, препятствующий прогрессивной эволюции. Низкая наследуемость отбираемых признаков также препятствует прогрессивной эволюции. Ускорение эволюции происходит во время экологических кризисов. Вымирание высвобождает ресурсы, разрушается контрбаланс векторов отбора и возникают новые несбалансированные его направления. Напротив, в сложившихся коадаптированных экосистемах эволюция идет очень медленно по пути дальнейшего взаимного приспособления видов. Любое малое преимущество какого-либо вида стимулирует адаптацию всех других видов, взаимодействующих с ним. Однако уже существующая коадаптация сдерживает дальнейшие адаптивные изменения. Колебания внешних условий приводят к временному дисбалансу того или иного вектора отбора и повышению приспособленности к абиотическим и(или) биотическим компонентам ниши. Это ведет к избыточности приспособленности в нормальных условиях существования, но защищает в экстремальных условиях. Одним из аспектов повышения устойчивости является увеличение эврибионтности: возможность использовать более широкий спектр кормов, обитать в большем разнообразии биотопов и т. п. Увеличение эврибионтности означает ослабление связей с компонентами экологической ниши. В этих условиях возрастает селективное значение внутривидовых отношений. Внутривидовые взаимодействия у птиц и млекопитающих основаны на поведении. Усиление их роли означает усложнение и совершенствование передачи информации между конспецификами. Поведение определяет и участие или неучастие в размножении и дифференциальный репродуктивный успех размножающихся. Чем совершеннее поведенческие отношения, тем большее значение они имеют и в экологии, и в эволюции видов. Возникает положительная обратная связь между достигнутым уровнем коммуникации и дальнейшей ее эволюцией. По-видимому, этот механизм имел существенное значение в антропогенезе.

Ключевые слова: *естественный отбор, норма реакции, конкуренция, численность популяции, эволюционный стазис*

Введение

14 ноября 1859 г. вышла в свет главная книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых разновидностей в борьбе за жизнь». Четвертая глава этой книги целиком посвящена естественному отбору. Однако в ней нет ни одного наблюдения этого явления, только косвенные обо-

снования его существования и значения, как основной движущей силы эволюции. Первое наблюдение действия естественного отбора появилось только в 1898 г. Уэлдон описал дифференциальную выживаемость крабов *Carcinus menas* в гавани Плимута в зависимости от ширины их панциря, точнее от засорения жабр известковой взвесью, приносимой впадающей в гавань речкой. До сих пор прямые наблюдения естественного отбо-

ра, такие как промышленный меланизм у бабочки березовой пяденицы (*Biston betularia*) в Британии или сезонная динамика полиморфизма у сухопутных улиток *Cerpea nemoralis* единичны. Это не случайно. Естественный отбор не поддается непосредственному наблюдению. «Переживание наиболее приспособленных» – это ситуация, при которой с организмом ничего не происходит. Он родился, вырос, никто его не съел, ничем он не болел, получал достаточно пищи и других ресурсов, а его репродуктивный успех был не ниже среднего для популяции.

Существуют только косвенные методы изучения естественного отбора: моделирование в эксперименте или в компьютере; сравнительный анализ приспособлений в разных популяциях одного вида, или у близких видов; изучение факторов смертности и на этом основании реконструкция отбора. Последний подход наиболее близок к непосредственному наблюдению. В большинстве эволюционных исследований, особенно в макроэволюционных, естественный отбор только подразумевается. Регистрируются адаптивные и коррелятивные изменения организации.

Исторически сложились два основных подхода к изучению микроэволюции: генетический, получивший в отечественной литературе название «Синтетическая теория эволюции» и эпигенетический, восходящий к работам Шмальгаузена и Уоддингтона. Подход, свойственный синтетической теории, основан на допущении, согласно которому гены однозначно определяют признаки фенотипа, а признаки фенотипа однозначно определяют относительную приспособленность организмов. При таком подходе можно не рассматривать онтогенез, а микроэволюцию трактовать, как изменения частот аллелей в генофондах популяций под действием отбора, направленной миграции, изоляции и других факторов [см., напр.: Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Левонтин, 1978; Dobzhansky, 1970]. Это допущение хорошо оправдывается в ряде лабораторных экспериментов на дрозофиле, которой как и другим насекомым, свойственен жестко детерминированный механизм морфогенеза. Оно же дало возможность разработать развитый математический аппарат популяционной генетики. При изучении процессов эволюции в природе этот подход практически неприменим потому, что даже у насекомых большинство признаков, имеющих адаптивное значение, полигенны. Поэтому в монографиях и статьях Майра, Добжанского, Гулда рассуждения о микроэволюции исключительно вербальные. Сказанное не отрицает значения ге-

нетической изменчивости как материала эволюции. Отбор работает только с генетической изменчивостью. Однако подход с точки зрения синтетической теории упрощает представления о механизме эволюции вплоть до искажения. К позвоночным животным с их регуляторным типом онтогенеза подход с позиций синтетической теории неприменим. Генетическую изменчивость фенотипов затушевывает паратипическая изменчивость – пластичность фенотипических реакций на внешние воздействия в пределах генетически обусловленной нормы реакции. Каков вклад генетических особенностей организмов, и каков вклад паратипической изменчивости в их индивидуальные особенности, можно выяснить в эксперименте, но не в природе.

Шмальгаузен [Шмальгаузен, 1946] первым сформулировал представление о роли пластичности фенотипа (нормы реакции) в микроэволюции. На изменения условий существования организмы реагируют в пределах своей нормы реакции. Если среда меняется постепенно, в череде поколений происходит смещение нормы реакции через элиминацию особей, неспособных адаптироваться к происходящим изменениям, и естественного отбора тех, чья норма реакции позволяет адаптироваться к происходящим изменениям. При движущем отборе накапливается генетическая изменчивость, допускающая дальнейшее смещение нормы реакции и утрату ее проявлений, адаптивных в прежних условиях существования. При стабилизирующем отборе фиксируется часть нормы реакции, адаптивная в данных условиях. В обоих случаях фенотипические изменения предшествуют генетическим. Шмальгаузен основывался на сравнительных данных. В одной части ареала вида изменчивость признака смещена относительно другой части ареала, либо диапазон ее уменьшается и фиксировано определенное выражение признака. Уоддингтон [Waddington, 1957] экспериментально доказал этот механизм эволюции. Тепловым шоком на куколках дрозофилы он вызывал прерывание поперечной жилки крыла имаго, и вел отбор мух с этим нарушением. В результате была получена линия, у которой жилка отсутствовала и без применения теплового шока. Данные молекулярной генетики еще не позволяют расшифровать механизм генотипирования адаптивных реакций фенотипа. На уровне классической генетики и эволюции онтогенеза подход эпигенетической теории подробно изложен Шишкиным [Шишкин, 1984 а, б; 1988].

Обзор фактов и точек зрения

Теория эпигенетической эволюции полностью подтверждается данными популяционной экологии млекопитающих и птиц. Экологическая ниша вида многомерна. На любую популяцию каждого вида действует множество факторов окружающей среды. Изучить действие каждого из них невозможно. В популяционной экологии обычно исследуют те из них, которые представляются наиболее существенными: влияние абиотических факторов, хищников, паразитов, межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Катастрофические воздействия абиотических факторов, такие как извержения вулканов, селевые потоки, сильная гололедица и т.п., приводят к неизбирательной элиминации и не имеют селективного значения. Более слабые воздействия вызывают гибель менее приспособленных и, тем самым, естественный отбор. Например, зимняя гибель кабанят в черноземной зоне центральной России часто вызывается их обморожениями [Царев, 2000]. В колониях малых белых гусей (*Anser cerulescens*) на о. Врангеля распределение гнезд зависит от условий весеннего таяния снега. Чем меньше площадь обтаявшей и обсохшей территории, тем меньше гусей могут на ней загнеститься и тем плотнее гнездование. Однако чем плотнее гнездование, тем лучше гнезда защищены от нападений песцов, уничтожающих яйца гусей [Сыроечковский и др., 1996]. Грозовой дождь или град вызывают гибель сеголеток бурых лягушек. Тяжелые капли дождя травмируют мелких, длиной 8–10 мм, лягушат [Северцов 2008].

Хищники наносят постоянный ущерб популяциям своих жертв. Успешность их охоты зависит от индивидуальных особенностей и самих хищников, и их потенциальных жертв. Зимним троплением по следам показано, что только 20% нападений амурских тигров на кабанов оканчиваются убийством жертвы. Нападения на изюбрей успешны на 30–38% [Амурский тигр...1998]. В африканской саванне было отслежено 905 атак гиеновых собак (*Liacon pictus*) на различных антилоп и зебр, успешными были 404 нападения [Creel, Creel, 1995]. На о. Врангеля песцы весной добывают сибирских (*Lemmus sibiricus*) и копытных (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов из-под не успевших растаять сугробов. Успешными оказались 46% покопок песцов [Чернявский, Ткачев, 1982]. Потенциальные жертвы защищаются не столько морфологическими, сколько поведенческими адаптациями в пределах своей нормы реакции. Кролики (*Lepus americanus*) во время пастыби не

отходят от своей норы дальше 10 м [Longland, 1991]. Зебры в африканской саванне стараются не приближаться к зарослям высокой травы, где могут прятаться охотящиеся львицы [Fischhoff et al., 2007]. Обычно одиночные морские свинки [Cassini, 1991] и серые кенгуру [Banks, 2001] объединяются в группы, что защищает их от нападений – «эффект множества глаз» и сигнализация об опасности. Показано, что тревожное поведение, как способ защиты от хищников, сокращает время на пастбу и ухудшает физиологическое состояние травоядных [Nodges, Sinclair, 2003; Sundell et al., 2004; Creel et al., 2005 и др.].

Коадаптация хищников и их жертв несовершенна и не может быть совершенной. В противном случае перестали бы существовать цепи питания. В Африке из-под пресса хищников вышли только слоны. Молодь всех других травоядных, включая буйволов, доступна тем или иным видам хищников. В России и в Канаде волки и медведи уничтожают преимущественно лосят, оленят и старых лосей и оленей [Филонов, 1989; Messier, 1994; Singer et al., 1997 и др.] Избирательность охоты хищников в дикой природе подтверждается только косвенными, подчас ненадежными данными. Трупы жертв утилизируют не только сами хищники, но и многочисленные падальщики, что не позволяет определить причины, по которым данное животное стало жертвой. Одним из косвенных методов выяснения причин гибели копытных от хищников служит определение процента жира в костном мозге трубчатых костей. Чем меньше жира, тем сильнее было истощено животное, а бедренные и плечевые кости чаще и дольше сохраняются. Этим методом показано, что волки в США чаще уничтожают истощенных оленей (*Cervus elafus* и *Odocoileus hemionus*) [Husseman, 2003]. Гну (*Connochaetus taurinus*), убитые хищниками, были истощены, но слабее, чем погибшие от голода [Sinclair, Arcese, 1995]. Зайцы, отстрелянные охотниками, были в среднем более упитанными, чем ставшие жертвами хищников [Husseman, 2003]. По-видимому, наиболее точные данные об избирательности хищничества были получены в результате экспериментальной охоты с борзыми на сайгаков (*Sajga tatarica*) [Соколов и др., 1990]. Борзые – единственные охотничьи собаки, берущие добычу своими зубами, без помощи человека. В данном случае охота упрощенно имитировала охоту волков. Работа проводилась в Калмыкии на пике численности местной популяции сайгаков. Параллельно органы охотинспекции проводили отстрел с целью регуляции численности и изъятия больных животных. Борзыми было добыто 38 антилоп, отстреляно – 40. Все

они были подвергнуты полному ветеринарному вскрытию. Выяснилось, что все 38 (100%) сайгаков, взятых борзыми, были больными. От патологий сердца, печени, легких до старых мышечных травм. Среди отстрелянных нездоровых было 33%.

Паразиты и болезни, от вирусных инфекций до гельминтозов – обычные компоненты экологических ниш птиц и млекопитающих. Лучше других изучены природно-очаговые болезни мелких млекопитающих, такие как туляремия, чума, пастереллез, клещевой энцефалит и др. В горных очагах зараженность чумой сурков тарбаганов (*Marmota sibirica*) варьирует от 0.4 до 7.8%, гибель этих животных во время эпизоотий невысокая. Смертность сусликов (*Spermophilus dauricus*), напротив, может сократить численность колонии в 4–5 раз. Зараженность варьирует в зависимости от пола и возраста животных. Например, в локальном очаге туляремии в предгорьях Алтая у водяных полевков (*Arvicola terrestris*) больше всего были заражены взрослые размножающиеся самки, меньше взрослые самцы и еще меньше молодые полевки [Кучерук, 2006]. Смертность зависит не только от тяжести заболевания, но и от того, что больные животные более доступны хищникам и более уязвимы по отношению к другим повреждающим факторам. В природном очаге губчатой энцефалопатии (коровьего бешенства) в Колорадо (США) этой болезнью страдают три вида оленей – *Cervus elapus*, *Odocoileus hemionus*, и *O. virginianus*. Больные олени чаще становятся жертвами охотников и столкновений с автомобилями. Под колесами чаще гибнут животные на поздних стадиях болезни [Krumm et al., 2005]. В восточной Монголии во время эпизоотии пастереллеза у полевок Брандта (*Microtus brandti*) средняя зараженность составляла около 10% численности популяции. В биотопах с высокой плотностью населения зараженность достигала 60%. На дневной поверхности всех больных зверьков уничтожали пернатые и четвероногие хищники [Кучерук, 2006]. Зараженность граусов (*Lagopus lagopus scoticus*) нематодой *Trichostrongylus tenius* облегчает добычу этих куропаток хищниками. Жертвами становятся ослабленные птицы, но не максимально инвазированные [Hudson et al., 1992].

Межвидовую конкуренцию обычно подразделяют на интерференцию – агонистические отношения особей разных видов, и эксплуатационную конкуренцию за те или иные ограниченные ресурсы. Оба эти типа конкуренции не учитывают пассивной конкуренции [Шмальгаузен, 1968] за избежание опасности со стороны хищников, разной устойчивости к абиотическим факторам или к па-

разитам. Пассивная конкуренция составляет существенную долю и межвидовых, и внутривидовых конкурентных отношений.

Примерами интерференции могут служить отношения амурского тигра и волков. С занимаемой тигром территории он изгоняет волков, а может быть и уничтожает их [Амурский тигр..., 1998]. Когда выводки лебедей сходят на воду, взрослые лебеди не терпят на своей территории никаких других водоплавающих птиц. Описаны попытки убийства лебедями гусей [Гуртовая, 2000]. Интерференция и эксплуатационная конкуренция подчас трудно различимы. На севере Скандинавии на фоне потепления климата, сократилась численность песцов (*Alopex lagopus*) и увеличилась численность лисиц (*Vulpes vulpes*). Однако искусственное сокращение численности лисиц привело к увеличению численности песцов [Tunnerfeldt et al., 2002]. В Африке индивидуальные участки гепардов ассоциированы друг с другом, но не с участками львов или гиен. Выяснилось, что территориальное разобщение вызвано не интерференцией, а клептопаразитизмом. И львы, и гиены отнимают добычу у более слабых гепардов [Durant, 1998].

Межвидовая конкуренция ярко выражена при интродукции или спонтанных инвазиях чужеродных видов в сложившиеся экосистемы. Вселенцы либо теснят аборигенов, либо более конкурентоспособные аборигены не допускают инвазии. Так, в 50–70 гг. прошлого века до осолонения Аральского моря производились неоднократные попытки обогащения его фауны с целью увеличения промысла рыбы. Были интродуцированы 23 вида рыб и 16 видов беспозвоночных для обеспечения их кормовой базы. Натурализовалось 11–12 видов рыб и 8 видов беспозвоночных. Сократилась численность аборигенных видов рыб [Андреев, 1999]. Однако во многих случаях в сформировавшихся коадаптированных сообществах не удается обнаружить ни эксплуатационную конкуренцию, ни интерференцию [Ивантер, Макаров, 2001; Najafzade, Heyman, 2008 и др.]. Противоречивость фактических данных привела к противоречиям в обобщениях. С одной стороны, существуют объяснения отсутствия межвидовой конкуренции, либо тем, что близкие виды изначально, в силу различий путей их формирования занимают разные экологические ниши [Lack, 1971], либо тем, что межвидовая конкуренция прекратилась потому, что в прошлом она привела к дивергенции и расхождению видов в разные ниши [Connell, 1980]. С другой стороны, считается, что именно межвидовая конкуренция ограничивает реализованную экологию.

гическую нишу вида по сравнению с фундаментальной [см., напр.: Бигон и др., 1989].

В макроэволюционных исследованиях межвидовой конкуренции традиционно придается очень большое значение. Дарвин сформулировал представление, согласно которому вымирание является следствием победы в конкуренции более приспособленных потомков над их менее приспособленными предками. Этот подход был развит В.О. Ковалевским в концепции инадаптивной эволюции. Например, более прогрессивные *Carnivora* вытеснили *Creodontia*, зубная система которых функционировала хуже, чем у современных хищных млекопитающих. Аналогично, биологический регресс лошадей и прогресс жвачных парнокопытных объясняется тем, что последние приобрели сложный желудок, давший им преимущество по питанию и затратам времени на пастьбу [Северцов, 1951]. Судя по филогенетическим публикациям [Татаринов, 1976; Воробьева, 1992; Курочкин, 2006 и др.] частные адаптивные изменения, повышающие конкурентоспособность, постепенно накапливаются по мере филогенеза. Их совокупность и приводит к вытеснению более примитивных форм более прогрессивными. Вероятно, этот механизм действовал и в антропогенезе.

Согласно Дарвину «внутривидовая конкуренция наиболее остра и упорна». Это суждение основано на логическом построении: чем больше сходство между организмами, тем больше параметров среды, за которые они конкурируют. Однако по мере развития экологии и этологии были выявлены разнообразные механизмы, смягчающие внутривидовую конкуренцию. Таковы иерархические отношения особей, ритуализованная агрессия, груминг, сигнализация об опасности и т.п. Для объяснения эволюционного механизма формирования такого альтруистического поведения были предложены модель отбора сородичей и модель реципрокного альтруизма. Обе они предполагают существование «генов альтруизма». Этот термин скорее метафора, хотя альтруистическое, как и агрессивное поведение в своей основе – врожденное. Модель отбора сородичей предполагает, что особь, заметившая хищника и подавшая сигнал тревоги, тем самым демонстрирует себя хищнику и становится его добычей. Она жертвует собой ради спасения соплеменников. Однако ее сородичи: братья, сестры, племянники и т.п. выживают, т.е. проходят естественный отбор и передают гены альтруизма следующим поколениям. Эта модель хорошо работает на базе соответствующей компьютерной программы, но она очень далека от реальности. Во-первых, особь, подавшая сигнал опасности, первой же и

прячется в нору, убегает, улетает или принимает участие в обороне. Объем журнальной статьи не позволяет даже перечислить многообразие реакций на опасность и многообразие сигналов опасности. Во-вторых, эта модель не объясняет происхождения сигнализации об опасности. Она может претендовать только на механизм поддержания уже развитой сигнализации. Модель реципрокного альтруизма призвана объяснить существование ритуализованной агрессии, такой как позы подчинения у хищников или турнирные бои за самку у копытных. Модель подразумевает отсроченное вознаграждение за альтруистическое поведение: «я тебя не загрызу (или не забодаю) пока ты мал и слаб, а ты меня не загрызешь (или не забодаешь), когда я буду стар и слаб». В природе все происходит иначе. Смена доминантов у животных, ведущих групповой образ жизни в группах, устроенных по иерархическому принципу, основана на соотношении физиологического состояния доминирующей особи и претендентов на доминирование в группе. Обычно смена происходит в результате старения доминанта. Его принудительно, но не убивая, а изгоняя, сменяет либо субдоминант, либо наиболее сильный претендент из числа холостяков, образующих группы, независимые от групп, в которых идет размножение. Обе модели не объясняют ни существования поведенческой иерархии, ни территориальности, ни груминга.

Альтруистическое поведение меняет последствия внутривидовой конкуренции. Конкуренция за обладание индивидуальным участком у территориальных видов, за положение в иерархии у видов, ведущих групповой образ жизни, за участие в размножении и т.д. редко, как исключение, ведет к гибели конкурентов. Обычные ее следствия: устранение от размножения или/и уменьшение репродуктивного успеха. Обычно проигрыш во внутривидовой конкуренции обусловлен возрастными изменениями в сочетании со стресс-реакцией на напряженность и продолжительность конфликтов. Примером крайнего выражения такой напряженности может служить смертность молодых крапчатых сусликов (*Spermophilus suslikus*) во время весеннего размножения. Брачный сезон у этого вида начинается сразу после пробуждения от зимней спячки. Суслики после нее истощены. Молодые зверьки еще сильнее истощаются в попытках принять участие в размножении, забиваются обратно в норы, там засыпают и многие из них умирают во сне [Лобков, 1991]. Проигрыш в репродуктивном успехе наглядно показан на рыжих полевках на Урале [Мамина, Жигальский, 2006]. На пике численности популяции

у 50% самцов обнаружено аномальное строение сперматозоидов. Во время депрессии численности таких самцов всего 10%.

Эволюционный механизм понижения напряженности внутривидовой конкуренции был вскрыт С.А. Северцовым [Северцов, 1951]. Высокая смертность от совокупности элиминирующих факторов: абиотических, хищников, паразитов и др., понижает численность и плотность населения, ослабляя внутривидовую конкуренцию. На подъеме и пике численности конкуренция обостряется, что ухудшает физиологическое состояние организмов и экспонирует их действию элиминирующих биогеоэкологических факторов. В этой ситуации естественный отбор благоприятствует любым признакам, смягчающим напряженность внутривидовых отношений. С.А. Северцов назвал подобные адаптации конгруэнциями – межорганизменными корреляциями. Примерами конгруэнций могут служить забота о потомстве, турнирные бои в период размножения у оленей и антилоп, калкан у кабанов, защищающий самцов от клыков соперников, и т.п. Затем Шилов [Шилов, 1997 и др.] расширил представления С.А. Северцова, сформулировав концепцию популяционного гомеостаза. В эту концепцию он включил все проявления альтруистического поведения птиц и млекопитающих, поддерживающие устойчивость популяций в окружающей среде.

Из приведенного краткого обзора факторов, влияющих на численность и состав популяций позвоночных животных, видно, что все они действуют совместно и одновременно. Меняется только интенсивность действия того или иного фактора в зависимости от состояния экосистемы и фазы динамики численности популяции. Естественный отбор, осуществляемый всей совокупностью средовых и внутривидовых воздействий на каждый организм, очень интенсивен. Численность выживших, т.е. прошедших отбор организмов, составляющих размножающуюся – эффективную часть популяции, во много раз меньше ее общей численности, включающей неполовозрелых и неразмножающихся животных. Достаточно напомнить расчет, сделанный Дарвином: если бы потомство пары слонов не гибло, то за 740–750 лет оно составило бы 19 млн.

Высокая интенсивность отбора не означает его высокой эффективности. Эволюция видов диких животных происходит несравнимо медленнее, чем эволюция в экспериментах или при производственной селекции. Существуют две основные причины низкой эффективности естественного отбора: низкая наследуемость большинства признаков, определяющих приспособленность, и

противодействие друг другу многочисленных разнонаправленных векторов отбора. Физиологические и поведенческие признаки, обуславливающие как гибель или устранение от размножения, так и выживание, и участие в размножении – это признаки с широкой нормой реакции и, соответственно, с низкой наследуемостью. Мне не удалось найти данных о наследуемости таких признаков у диких млекопитающих. Наследуемость хозяйственно важных признаков у домашнего скота $h^2=0.3-0.4$ [Мацеевский, Земба, 1988]. 30–40 и даже 45% вероятность воспроизведения у потомков тех или иных признаков их родителей обеспечивает эффективный искусственный отбор при контролируемых скрещиваниях по отбираемому признаку. В природе приспособленность оценивается не по одному признаку, а по всей их совокупности в течение всего онтогенеза. Вклад в нее каждого признака не велик и, главное, ситуационен. Он меняется по ходу онтогенеза, в зависимости от фазы динамики численности и состояния окружающей среды.

Разнонаправленные векторы движущего естественного отбора, каждый из которых по отдельности мог бы привести к изменению признаков организма, противодействуют друг другу. Усиление отбора в том или ином направлении приводит к усилению отбора в противоположном направлении. В результате в популяциях поддерживается контрбаланс векторов движущего отбора, препятствующий прогрессивной эволюции и создающий основу для стабилизирующего отбора [Северцов, 2008]. Продолжительность эволюционного стазиса, т.е. существования вида в фенотипически неизменном состоянии, у третичных млекопитающих 0.3–0.7 млн. лет [Gingerich, 1976]. Таким образом, в условиях, в которых популяции и виды не подвергаются воздействиям, выходящим за пределы их экологического пессимума, естественный отбор постоянно интенсивен, но как фактор прогрессивной эволюции очень мало эффективен.

Эволюционный стазис сменяется прогрессивной эволюцией во время экологических кризисов, как глобальных, так и локальных. Когда вымирание видов происходит быстрее, чем видообразование, разрушаются экосистемы, сформировавшиеся в результате предшествовавшей эволюции. Освобождаются ресурсы, которые раньше использовались вымершими таксонами, возникают новые экологические ниши. Отечественные палеонтологи [Жерихин, 2003; Расницын, 1987; Красилов, 1977 и др.] реконструировали процессы смены биоты, происходившие во время глобального экологического кризиса второй половины мелового перио-

да. Кризис был вызван вытеснением мезозойской флоры голосеменных флорой покрытосеменных растений. В результате за вторую половину мела вымерло около половины семейств насекомых, существовавших в юре и начале мела. Постепенно их сменили антофильные таксоны, биоразнообразие которых достигло докризисного уровня только в палеогене. С прогрессом насекомых, по-видимому, связан биологический прогресс птиц, особенно воробьинообразных, и бесхвостых амфибий, в основном насекомоядных животных.

Аналогичная картина почти полного вымирания всей аборигенной и интродуцированной биоты Аральского моря была вызвана его засолением в результате прекращения стока Амударьи и почти полного прекращения стока Сырдарьи. По мере усыхания Арала его соленость увеличилась с 10.2‰ до 28.7‰ в малом море, подпитываемом Сырдарьей и до 36.5‰ в большом море, не имеющем притока пресной воды. На фоне массового вымирания произошла очень быстрая эволюция двустворчатых моллюсков сем. *Cardiidae*. Один аборигенный вид *Cerastoderma istmicum* дал восемь новых форм или видов, из которых один выжил и распространился по акватории. Другой, ранее интродуцированный вид, *Sindosmia segmentum* дал три новых вида (или формы). Споры относительно таксономического статуса этих форм обусловлены, главным образом, очень быстрыми темпами их эволюции, всего около 20 лет [Андреева, 2000]. Ускорение эволюции в условиях экологических кризисов обусловлено разрушением системы контрбаланса селективных процессов и возникновением новых векторов отбора.

Прогрессивная эволюция происходит и в сложившихся экосистемах, но очень медленно. Малые адаптивные изменения, вызванные колебаниями состояния окружающей среды, накапливаются по ходу филогенеза. Такая когерентная эволюция [Красилов, 1977] происходит в цепи видообразований, а адаптивные изменения обеспечивают коадаптацию видов – компонентов экосистем. В более или менее стабильных условиях любое минимальное селективное преимущество дает выигрыш в конкуренции с таксонами того же трофического уровня биогеоценоза и заставляет их тоже повышать свою конкурентоспособность. Аналогично происходит коадаптация в цепях питания (волк не может догнать здорового оленя), и между паразитами и их хозяевами. Когерентная эволюция, в отличие от некогерентной, свойственной экологическим кризисам, длится десятки миллионов лет. Землеройки (*Soricidae*) возникли в раннем эоцене [Лопатин, 2006]. Высшие жвачные парнокопытные (*Pecora*) – в олигоцене [Вислобо-

кова, 2006]. Эволюция хоботных (*Proboscidoidea*) началась в палеоцене. Только на формирование хобота ушло около 1 млн. лет [Агаджанян, 2004]. Количество подобных примеров можно существенно увеличить.

Еще одним аспектом когерентной эволюции является адаптация к колебаниям условий существования, внешних по отношению к популяции. При частных и обратимых нарушениях контрбаланса векторов отбора, временное усиление того или иного вектора формирует более совершенные адаптации к повреждающему воздействию. По отношению к абиотическим факторам увеличивается либо резистентность, либо толерантность. В частности, формируется скрытый резерв адаптивного реагирования: онтогенетические и физиологические реакции, проявляющиеся в экстремальных условиях и позволяющие выжить в таких условиях [Северцов, 2008]. По отношению к биотическим факторам – это расширение реализованной экологической ниши: увеличение полифагии, освоение большего разнообразия биотопов и т.п. В целом, обратимый дисбаланс векторов отбора или смещение всей системы контрбаланса в новую точку равновесия создает избыточность приспособленности относительно нормальных условий существования видов.

Увеличение эврибионтности означает ослабление зависимости от абиотических и биотических компонентов экологической ниши и, тем самым, усиление экологического и эволюционного значения внутривидовых отношений особей. Усложнение внутривидовых связей ярко выражено у птиц и млекопитающих по сравнению с рептилиями [см., напр.: Панов, 2001]. В ряде таксонов усиление роли внутривидовой коммуникации привело к прогрессивному развитию рассудочной деятельности. Крушинский [Крушинский, 1986] назвал рассудочной деятельностью способность животных прогнозировать дальнейшее развитие событий и строить свое поведение в соответствии с прогнозируемой ситуацией. Среди птиц разумностью поведения выделяются врановые и попугаи. Среди млекопитающих – ряд семейств хищных, например медведи и псовые. *Pongidae* – вершина рассудочной деятельности и сложности коммуникации среди млекопитающих.

Поскольку внутривидовая конкуренция ведет к дифференциальному размножению и к дифференциальному репродуктивному успеху, усложнение внутривидовых поведенческих взаимодействий становится важной, а в ряде случаев – важнейшей причиной естественного отбора и, тем самым, прогрессивной эволюции. Дарвин заложил основы этого подхода теорией полового отбора

по вторичным половым признакам. Однако успех размножения обеспечивает не только выраженность этих признаков. Дифференциальный выбор брачного партнера существует и у видов с невыраженным или слабо выраженным половым диморфизмом. Примерами могут служить кошачьи и псовые среди млекопитающих, чайки и врановые среди птиц. Количество видов с невыраженными различиями по вторичным половым признакам очень велико. Кроме того, выраженный половой диморфизм, такой как у львов или у горилл, служит не только для привлечения брачного партнера, но и как демонстрация доминирования в поведенческой иерархии и для защиты своей группы и ее территории от посягательств не членов группы. Другими словами, селективное преимущество имеют организмы, всесторонне приспособленные и к отношениям внутри популяции, и к действию компонентов экологической ниши. Возникает положительная обратная связь между сложностью и многогранностью внутривидовых информационных связей организмов и дальнейшей прогрессивной эволюцией этих связей. Вероятно, этот процесс имел место и в антропогенезе.

Заключение

Естественный отбор в популяциях диких видов птиц и млекопитающих идет в основном по физиологическим и поведенческим признакам. Эти признаки, как правило, полигенны, обладают широкой нормой реакции и низкой наследуемостью, что снижает эффективность естественного отбора. Многомерность экологической ниши обуславливает то, что на каждую популяцию любого вида действует множество повреждающих факторов и вызванных этими факторами разнонаправленных векторов движущего естественного отбора. Противодествуя друг другу, эти векторы образуют контрбаланс, препятствующий прогрессивной эволюции. В результате популяции и виды в течение сотен тысяч лет остаются в фенотипически неизменном состоянии – в состоянии эволюционного стазиса. Совокупное действие всех повреждающих факторов устраняет из популяции львиную долю численности каждого поколения. Естественный отбор очень интенсивен, но мало эффективен.

Быстрая прогрессивная эволюция происходит при разрушении исторически сложившихся экосистем во время экологических кризисов, как гло-

бальных, так и локальных. Вымирание высвобождает ресурсы, а изменение условий существования разрушает контрбаланс векторов отбора, стимулируя прогрессивную эволюцию. В сложившихся, устойчивых экосистемах прогрессивная эволюция происходит очень медленно. Формирование морфофизиологического облика таксонов в ранге семейств и отрядов занимает десятки миллионов лет. Такая когерентная эволюция обусловлена в основном коадаптацией видов – компонентов экосистем. В сложившихся экосистемах виды уже коадаптированы. Поэтому любое малое преимущество одного из них стимулирует все взаимодействующие с ним виды к повышению собственной приспособленности. Коадаптированность видов, составляющих экосистему, препятствует быстрой эволюции потому, что приспособленность – результат противоречивых влияний всех компонентов экологической ниши вида.

Колебания абиотических и биотических факторов приводят к обратимым нарушениям контрбаланса векторов отбора, То один, то другой из них оказывается временно несбалансированным, что приводит к повышению приспособленности к соответствующему повреждающему воздействию. Разнообразие колебаний абиотических и биотических условий существования ведет к увеличению устойчивости, избыточности адаптивных возможностей относительно нормальных условий существования. Эта избыточность защищает при экстремальных ухудшениях условий существования. Одним из аспектов повышения устойчивости является увеличение эврибионтности. Оно означает ослабление зависимости от компонентов экологической ниши. Использование викарирующих кормов страхует от голода, Смена биотопов ослабляет эпизоотию и уменьшает вероятность столкновения с хищником и т.д. Ослабление зависимости от компонентов ниши автоматически усиливает значение внутривидовых взаимодействий, как фактора, влияющего на приспособленность организмов. У птиц и млекопитающих внутривидовые взаимодействия основаны, главным образом, на поведении. Усиление их роли означает усложнение и совершенствование информационных связей организмов, определяющих избирательность участия в размножении и репродуктивного успеха участников взаимодействий. Чем совершеннее эти взаимодействия, тем большее значение они имеют и в экологии, и в эволюции. Информационные взаимодействия особей в популяциях, развивавшиеся по принципу положительной обратной связи, по-видимому, играли важную роль в антропогенезе.

Библиография

- Агаджанян А.К. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экологические перестройки в эволюции биосферы. М.: Палеонтологический институт РАН, 2004. № 6. С. 97–109.
- Амурский тигр в России. Библиографический справочник 1925–1997. Сост. Матюшкин Е.Н. М., 1998.
- Андреев Н.И. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во Омского пед. университета, 1999.
- Андреева С.И. Современные Cerastoderma (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря. Омск: Изд-во Омского пед. университета, 2000.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1–2.
- Воробьева Э.И. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992.
- Вислобокова И.А. Историческое развитие парнокопытных (Artiodactyla) северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в Кайнозое // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 416–438.
- Гуртовая Е.Н. Об агрессивных взаимодействиях малых лебедей и других видов водоплавающих птиц в период размножения // Казарка. 2000. № 6. С. 171–175.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. Полн. собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеонтологии и филогении. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск, 2001.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Кучерук В.В. Избранные труды по природной очаговости болезней. М.: Русаки, 2006.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
- Лобков В.А. Изменения численности и половой структуры крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 10. С. 114–122.
- Лопатин А.В. Происхождение семейства землероек (Soricidae, Mammalia): палеонтологические данные // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 233–245.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Мацевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. М.: Высшая школа, 1988.
- Панов Е.Н. Бегство от одиночества. М.: Лазурь, 2001.
- Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория. Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–76.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Северцов А.С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК-Авт. Акад., 2008.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г. Три механизма эволюции // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 47–71.
- Сметана Н.М. Экология врановых птиц в Наурзумском заповеднике. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Кисинев, 1979.
- Сыроечковский Е.В., Баранюк В.В., Литвин К.Е. Показатели успеха размножения белых гусей (*Anser serulescens*) острова Врангеля // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 10. С. 1541–1550.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
- Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М. Наука, 1989.
- Царев С.А. Кабан, социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России. М., 2000. Вып. 3.
- Чернавский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–169.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) // М.: Изд. АН СССР, 1946.
- Banks P.B. Predation-sensitive grouping and habitat use by eastern grey kangaroos: field experiment // Anim. Behav. 2001. Vol. 61. N 5. P. 1013–1021.
- Cassini M.N. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia*. 1991.
- Connel J. H. Diversity and coevolution of competitors or the ghost of competition past // Oikos. 1980. Vol. 35. P. 131–138.
- Creel S., Creel N.H. Communal hunting and pack size in African wild dogs *Liacon pictus* // Anim. Behav. 1995. Vol. 50. N 5. P. 1325–1339.
- Creel S., Winnie J., Maxwell b., Hamlin K., Creel M. Elk alter habitat selection as an antipredation response to wolves // Ecology. 2005. Vol. 96. N 12. P. 3387–3397.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. Colum. Univ. Press. N. J. 1970.
- Durant S.M. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores // J. Animal. Ecol. 1998. Vol. 67. N 3. P. 370–396.
- Fishhoff I.R., Sunderesan S.R., Cordingley J., Rubinstein D.I. Habitat use and moments of plain zebra (*Equus burchelli*) in response to predation in danger from lions // Behav. Ecol. 2007. Vol. 18. N 4. P. 725–729.
- Hadson P.J., Dobson A.P., Newborn D. Do parasites make prey vulnerable to predation – red grouse and parasites // J. Anim. Ecol. 1992. Vol. 61. N 3. P. 681–692.
- Hodges K.E., Sinclair A.R. Does predation risk cause snowshoe hares to modify their diets? // Canad. J. Zool. 2003. Vol. 81. N 12. P. 1973–1985.
- Krumm C.E., Conner M.M., Miller M.W. Relative vulnerability of chronic wasting disease infected deer vehicle collisions // J. wild. diseases. 2005. Vol. 41. N 3. P. 503–511.
- Lack A. Ecological isolation in birds. Oxford. Blackwel. Sci. Publ. 1971.

- Longland W.S. Risk of predation and food consumption by black tailed jackrabbits // J. range. 1991. Vol. 44. N 5. P. 447–450.
- Messier F. Ungulate population models with predation – a case study with North American moose // Ecology. 1994. Vol. 75. N 2. P. 478–488.
- Nadjafsaide M.N., Heyman E.N. Pray foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus* in comparison to sympatric tamarins, *Sanguinus mystax* and *Sanguinus fuscicollis* // Amer J. Phys. Antrop. 2008. Vol. 135. N 1. P. 56–63.
- Sand H., Wikeros C., Wabakken P., Liberg O. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose // Anim. Behav. 2006. Vol. 72. N 4. P. 781–789.
- Scott J.P., Fuller J.L. Genetics and the social behavior of the dogs. N.J., Lond. Chicago Univ. Press. 1966.
- Singer F.S., Harting A., Symonds K.K., Cougheron M.B. Density dependence, compensation and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park // J. wild life Manag. 1997. Vol. 61. N 1. P. 12–25.
- Sunders G., Berghout M., Key B., Triggs B., Wan de Ven R., Winsanley R. The diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in south-eastern Australia and the potential effects of rabbit haemorrhagic disease // Wild Life Rec. 2004. Vol. 31. N 1. P. 13–18.
- Tunnerfeldt M., Elmhagen B., Anderbiorn A. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes // Oecologia. 2002. Vol. 132. P. 213–220.
- Waddington C.H. The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology. London: Allen and Unwin. 1957.

Контактная информация:

Северцов А.С. 119992, Москва, ГСП-2, Ленинские горы, МГУ, д. 1, к. 12. Тел.: 8 (495) 939-42-47. E-mail: asevertsov@yandex.ru.

POPULATION ECOLOGY AND PROGRESSIVE EVOLUTION

A.S. Severtsov

Department of Biological Evolution, Biological Faculty, MSU, Moscow

In vertebrate populations, physiological and ethological traits are the main subjects to natural selection. In general, these traits possess wide norm of reaction and low heritability. The main causes of elimination in vertebrate population are: predators, parasites, infections and an influence of harsh abiotic factors joined with the deficiency of environmental resources. Competition severely affects physiological state of animals and, in that way, places them under an exposure to eliminating factors. Population undergoes an additive influence of the combination of environmental factors, which compose the ecological niche of a species. As a result of this influence, most part of the individuals dies. In general, population number is much higher than the number of its breeding part. The strength of natural selection is usually very high. However, selection has no evolutionary effect because of its multiple oppositely directed vectors, which constrain each other. The combination of these vectors constitutes the balance of selection forces impeding the evolution of phenotypic traits. Low level of heritability of phenotypic trait is an additional cause of the slowness of the trait evolution. The rate of evolution increases during the ecological crises: extinction of populations leads to release of environmental resources, breaking the balance of selection forces and appearance of new directions of natural selection. On the contrary, in the stable ecosystems evolution proceeds at a very low rate and leads to increase in the level of interspecies co-adaptation. Any advantages in fitness acquiring by one of the species stimulate evolutionary changes in all co-adapted species. However, high level of co-adaptation impedes subsequent adaptive changes. Shifts of environmental conditions cause the transient misbalance of selective forces and selection for the adaptation to oscillating factors. This level of adaptation seems to be redundant in normal conditions, but provides survival of population in extreme ones. The increase in the level of eurybiotic capacity (possibility to utilize wide range of forage resources or inhabit many different biotopes etc.) is one of the most effective ways to increase species stability. High level of eurybiotic capacity implies low dependence on the ecological niche. In this case, intraspecific relationships become the main subject of natural selection. In birds and mammals, they are based on the behavior. Reproductive success in these animals in many respects depends on their behavioral adaptations. Selection leads to appearance of more complex behavioral traits and improves the communication within species. The positive feedback loop between the state-of-the-art level of intraspecific communication and its further evolution is formed. It seems that this feedback played a vital part in anthropogenesis.

Key words: *Natural selection, norm of reaction, competition, population number, evolutionary stasis*

ПЕРЕЧИТЫВАЯ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА «ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА И ПОЛОВОЙ ОТБОР» (ДАРВИН КАК АНТРОПОЛОГ)

А.П. Бужилова, В.М. Харитонов

НИИ и Музей антропологии МГУ, Москва

Значение трудов Чарльза Дарвина для развития антропологии трудно переоценить. Они никак не сводятся к широко известной формуле: «Человек произошел от обезьяны». Несомненное значение работ Дарвина в том, что им обобщены неонтологические свидетельства животного происхождения человека. Дарвин является автором симиальной концепции антропогенеза, в которой приведены многочисленные доказательства биологического и поведенческого сходства современного человека и прочих приматов. Ученый далеко продвинулся в анализе механизмов антропогенеза, справедливо полагая, что факторы биологической эволюции человека, как зоологического вида, принципиально те же, что и у других животных. Дарвин отдает должное специфике биосоциальной природы человека, подробно описывая те ограничения в действии биологических законов, которые накладывают сложившиеся и развивающиеся в антропогенезе социальные институты человека. Дарвин придавал определенное значение фактору труда в антропогенезе. Описывая естественный отбор как одну из движущих сил эволюции человека, Дарвин впервые выдвинул его специфическую форму – групповой отбор, способствовавший развитию социальных связей в коллективах – единицах социума. Значительная часть книги Ч. Дарвина «Происхождение человека...» посвящена половому отбору как специфическому эволюционному фактору, действовавшему в древних и современных сообществах человека.

Ключевые слова: *Чарльз Дарвин, теория эволюции, теория эволюции человека, антропогенез, история биологии, симиальная концепция антропогенеза*

Современный человек, даже в самом грубом состоянии, есть все-таки самое могущественное животное, какое когда-либо появлялось на земле...

Ч.Р. Дарвин

Чарльз Дарвин, остался в памяти человечества, прежде всего как ученый, впервые сформулировавший эволюционную теорию развития живого, в основе которой лежит принцип естественного отбора. В этом году 200-летие со дня рождения Ч. Дарвина совпадает со 150-летним юбилеем выхода в свет его главного, по собственному признанию, труда «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859). Слава первооткрывателя закономерно досталась Ч. Дарвину, а не другим, например его коллеге А. Уэллсу, который высказал идею естественного отбора много раньше, правда, придавая, в отличие от Ч. Дарвина принципу отбора ограниченное, а не ведущее значение. В отличие от своего «прямо-

го соперника» А. Уоллеса Дарвин принимал ведущую роль естественного отбора в эволюции, но не считал его достаточным; в своих трудах он указывал на действие и других факторов: законов роста, корреляции частей организма, принципа смены функций органов, последствий употребления и неупотребления органов и др. Дарвин выдвинул также дополнительную идею об особом половом отборе для объяснения повсеместно распространенного в природе полового диморфизма. Альфред Уоллес неоднократно подчеркивал глубину и разносторонность аргументации Ч. Дарвина и невозможность для самого себя подняться на такой уровень, поэтому концепция естественного отбора в биологичес-

кой эволюции справедливо связывается в истории естествознания с именем Дарвина и даже нередко фигурирует под названием дарвинизма [Тимирязев, 1937; Алексеев, 1984]

С именем Дарвина связана еще одна, не менее важная для науки проблема: попытка определения места человека в мироздании и пути его происхождения. Ч. Дарвин был одним из самых успешных исследователей в решении этого вопроса. Распространив на человека основные положения эволюционной теории, в книге «Происхождение человека и половой отбор» Дарвину удалось подтвердить животное происхождение человека, сформировав обширный список сравнительно-анатомических отличий, прояснить природу и пути становления человека как биологического вида. Дарвин отдал должное специфике биосоциальной природы человека, подробно описывая те ограничения в действии биологических законов, которые накладывают сложившиеся и развивающиеся в антропогенезе социальные институты человека. Именно этот труд, как и книга «Выражение эмоций у человека и животных» значительным образом отделили некогда общие воззрения Ч. Дарвина и А. Уоллеса, поскольку Уоллес решительно отрицал роль естественного отбора в происхождении «нравственной и умственной природы человека» [Голубовский, 2009].

Как известно, между основным трудом Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) и книгой «Происхождение человека и половой отбор» (1871) прошел значительный отрезок времени, что, на первый взгляд, трудно объяснить однозначно.

Я.Я. Рогинский [Рогинский, 1953] предложил несколько веских причин долгого молчания Ч. Дарвина: 1) проблема антропогенеза могла помешать принятию эволюционной теории; 2) естественно-научное решение этого вопроса могло повлечь на автора обвинения в напаках на религию; 3) проблема происхождения человека была своеобразной и в значительной части новой для самого Дарвина; 4) Дарвин собирался выполнить обещание, данное в книге «Происхождение видов...», а именно опубликовать данные по изменчивости культурных растений и домашних животных; 5) вывод о генезисе человека из какой-то более низкоорганизованной формы с неизбежностью вытекал из его общей теории, т.е. человек являл собою частный результат развития органического мира.

Биографы великого натуралиста пишут о том, что он испытывал определенные душевные колебания, работая над теорией антропогенеза. В письме Ч. Дарвина к А. Уоллесу от 22 декабря 1857 г. мы встречаем следующее место: «Вы спра-

шиваете, буду ли я обсуждать «человека». Думаю обойти весь этот вопрос, с которым связано столько предрассудков, хотя я вполне допускаю, что это наивысшая и самая увлекательная проблема для натуралиста» [цит. по: Рогинский, 1953, с. 74].

Я.Я. Рогинский [Рогинский, 1957] пишет о тяжком испытании, выпавшем на долю создателя теории антропогенеза, ибо современники Ч. Дарвина считали несовместимым с нравственным законом и человеческим достоинством кровное родство человека и животного. При этом антропогенез не был для ученого предметом главного интереса, хотя его общая теория эволюции сильно стимулировала исследования в этой области. Благодаря трудам Дарвина в науке началось обсуждение вопросов, не потерявших актуальность по сию пору: 1) генеалогии человека; 2) значения древесной и наземной жизни предков человека для оформления особенностей его строения и поведения; 3) древности отделения гоминидной ветви от ствола, общего с другими приматами; 4) проблемы прародинны гоминид; 5) движущих сил антропогенеза и т.д.

Обратимся собственно к антропологическому труду Ч. Дарвина – «Происхождение человека и половой отбор» [в русской версии Ч. Дарвин, 1927] и отметим некоторые места дарвиновской теории антропогенеза в свете современных взглядов науки. Тем более что в ряде случаев о Дарвине пишут люди, не читавшие его трудов, невольно способствуя вульгаризации идей ученого в отношении к происхождению человека.

Теория антропогенеза в трудах Дарвина

В содержании книги 10 глав посвящено проблеме происхождения человека, а остальные – половому отбору у животных; т.е. формально собственно происхождению человека посвящена лишь половина книги. Сам автор указывает: «...я решил собрать свои заметки, чтобы увидеть, насколько общие заключения, к которым я пришел в моих прежних сочинениях, применимы к человеку» [Дарвин, 1927, с. 59].

Я.Я. Рогинский [Рогинский, 1957] замечает, что содержание и построение труда Дарвина об антропогенезе отражают внутренние противоречия, которые испытывал ученый. Название труда «Происхождение человека и половой отбор» уже содержит противоречие, так как соединяет комплексную проблему антропогенеза и один из частных

факторов эволюции. Правда, этой особенности находили и другое объяснение. Идея полового отбора появляется у Ч. Дарвина уже на начальных этапах оформления эволюционной теории (в его первых статьях на эту тему). В книге «Происхождение видов...» проблеме полового отбора посвящается специальный раздел. Разъясняя положения своей теории естественного отбора, Дарвин подчеркивает, что применяет термин «борьба за жизнь» в широком смысле, включая сюда как жизненную зависимость одного существа от другого, так и успех в оставлении потомства. Тем не менее, окончательная концепция полового отбора получает свое оформление в книге «Происхождение человека...». Это стало необходимым для более успешного постулирования естественнонаучной идеи происхождения человека. Для свершения задуманного ему крайне необходима концепция полового отбора, поскольку идеи одного естественного отбора здесь недостаточно. Таким образом, в рамках единого сочинения он объединяет рассмотрение двух важнейших проблем: происхождения человека и полового отбора [Потапов, Евсиков, 2009]. Сам Дарвин представляет все гораздо проще «... многие критики утверждали, что когда я нашел, что многие подробности строения у человека не могут быть объяснены естественным отбором, то я избрал половой отбор; однако я дал довольно ясный очерк этого последнего принципа еще в первом издании "Происхождения видов" и там же высказал, что он применим и к человеку. Этот вопрос о половом отборе рассмотрен со значительной полнотой в настоящем сочинении, просто потому, что здесь впервые представился для меня удобный повод» [Дарвин, 1927, с. 61].

Исследователи трудов Дарвина констатировали различия в изданиях обсуждаемого труда в редакциях 1871 и 1874 г. [Рогинский, 1957]. Особенно это касается роли естественного отбора в современном обществе. Во втором издании роль естественного отбора перенесена на первобытное состояние. В более позднем издании Дарвин пишет о небольшом значении отбора у цивилизованных народов, о роли обычаев, о значении социальных факторов, а также об особой форме отбора в цивилизованном обществе. В первой редакции книги Дарвина всего этого нет.

Во введении (сентябрь 1874 г.) Дарвин отмечает упрек в том, что все телесные изменения и изменения в умственных способностях он связывает с действием естественного отбора на так называемые спонтанные изменения. Он называет другие факторы антропогенеза: ламаркистский наследование последствий употребления и не-

употребления органов, прямое действие измененных условий жизни, случайный возврат к прежнему состоянию, изменения в связи коррелятивной изменчивостью и половой отбор, которому придается большое значение.

Там же Дарвин признается, что ранее он избегал касаться человека, чтобы не усиливать предубеждения против эволюционной теории. Именно это замечание Дарвина было отмечено Я.Я. Рогинским [Рогинский, 1957] при обсуждении времен публикации авторской теории антропогенеза. Ч. Дарвин подчеркивает значение трудов тех ученых, которые доказали большую геологическую древность человека. Он обращает внимание, что Т. Гексли доказал существенное сходство человека и антропоидов на фоне различий высших и низших обезьян. Большое впечатление производит на современного читателя следующее замечание Дарвина: «Много раз высказывалось с уверенностью голословное мнение, что происхождение человека никогда не будет узнано. Невежеству удастся внушить доверие чаще, чем знанию, и обыкновенно не те, которые знают много, а те, которые мало знают, всего громче кричат, что та или другая задача никогда не будет решена наукой» [Дарвин, 1927, с. 60].

В первой главе Дарвин сразу же приступает к доказательству животного происхождения человека, опираясь на неонтологические свидетельства. Он пишет об анатомическом сходстве человека и других животных, об анатомическом подобии человека и других млекопитающих, сходстве проявлений полового диморфизма, беспомощности новорожденных у человека и обезьян, общей способности к инфицированию теми или иными болезнями. Дарвин касается сравнительно-эмбриологического сходства, онтогенетических рекапитуляций у человека как доказательств филогенетического родства с другими животными. Ученый не просто напоминает читателю о факте сходства человеческого зародыша на определенных этапах развития с зародышами других млекопитающих, а указывает на сходство в строении человеческого зародыша с низшими формами взрослых животных. Большое внимание уделено рудиментам. Явление гомологичности строения всего тела у представителей одного класса млекопитающих объясняется Дарвиным наличием в истории общего предка. Он пишет: «Только наши предрассудки и высокомерие, побудившее наших предков объявить, что они произошли от полубогов, заставляет нас останавливаться в нерешительности перед этим выводом (человек как все другие позвоночные устроены по одному образцу – А.Б., В.Х.). Но скоро придет время, когда всем

покажется непостижимым, как натуралисты, знакомые со сравнительной анатомией и эмбриологией человека и других млекопитающих, могли допустить мысль, что каждое животное было произведением отдельного акта творения» [Дарвин, 1927, с. 79].

Во второй главе Ч. Дарвин обсуждает механизмы эволюции человека. Автор книги установил, что существование нормальной изменчивости у человека аналогично таковой у животных. Он настаивает на наследственной природе структурных и поведенческих признаков. Изменчивость человека не обусловлена одомашниванием, ибо его размножение не контролировалось ни систематическим, ни бессознательным отбором. Законы изменения признаков у человека и животных одни и те же. Дарвин классифицирует факторы изменчивости: а) изменение условия существования; б) влияние усиленного упражнения и неупражнения частей (что помогает действию естественного отбора), в) остановки развития, г) возвраты к прежнему типу, д) соотношение изменений (коррелятивные изменения), е) быстрота размножения (влияние природных и социальных факторов), ж) естественный отбор. Мы видим сочетание эволюционных факторов, подтвержденных современной наукой, и тех из них, действие которых описаны так называемыми «правилами». Факторы «е» и «ж» объединены Дарвиным в следующей формуле: *«Древние прародители человека, подобно всем другим животным, вероятно, тоже имели склонность размножаться выше своих средств к существованию; поэтому они должны были подвергаться по временам борьбе за существование, а, следовательно, подлежать суровому закону естественного отбора» [Дарвин, 1927, с. 99].* Вопреки расхожему представлению, Дарвин пишет в анализируемой главе об «обезьянообразных прародителях человека», а не обезьяне.

Преимущество человека, убежден Дарвин, заключается в общественных инстинктах, которые научили его помогать своим товарищам и защищать их. Умственные способности и общественные привычки важнее для человека, чем биологические особенности. Общественность первых людей и даже обезьяноподобных прародителей человека была важной их особенностью. У общественных животных естественный отбор, влияя на отдельные особи, сохраняет те признаки, которые выгодны для сообщества. Интересно, что Дарвин сомневался, может ли большое и естественно вооруженное животное быть общественным? Это помешало бы ему в развитии симпатии и любви к ближнему. Физическая слабость человека, по Дарвину, компенсируется его умственными способно-

стями, которые воплотились в орудиях, и общественными свойствами. Часто Дарвина обозначают как биологизатора антропогенеза, но он правильно указал на небиологические особенности человека: *«Он изобрел и умеет употреблять в дело различное оружие, «снаряды» ... с помощью которых охотится и добывает пищу» [Дарвин, 1927, с. 100].*

Совершенно современными выглядят следующие дарвиновские соображения. Изготовление орудий требовало у древнего человека обладания развитой рукой. Кисти рук у четвероруких высших приматов не так совершенно приспособлены к разнообразному употреблению. Локомоция и изготовление орудий для рук высших обезьян несовместимы. Дарвин пишет о значении двуногой локомоции для возникновения функции трудовой руки. У древних людей в силу их коллективизма существовало разделение труда: одни охотились, другие изготавливали орудия. Дарвин признал, что огонь – огромное по значению открытие первобытного человека. Он спорил с А. Уоллесом, считавшим, что развитый мозг не мог возникнуть в результате действия естественного отбора. Речь развивается, по Дарвину, благодаря интеллекту. При этом развитие умственных способностей влияло на увеличение мозга. Развитие интеллекта связано, в первую очередь, с лобным отделом мозга. Все высказанные положения находят сегодня многочисленные отклики в работах ученых разных областей наук о человеке. Они могут служить яркой иллюстрацией идей, высказанных Дарвином более ста лет назад.

Порой пишут о том, что Дарвин намеренно не касался находок ископаемого человека. Это не так, он постарался использовать имеющиеся к тому времени сведения об ископаемых находках. Он писал, например, что неандертальский череп обладает большим размером головного мозга.

Одной из заслуг Дарвина для развития проблемы происхождения интеллекта у человека является открытие им явления группового отбора. Он писал, что соревнование между древними племенами решалось при помощи выживания наиболее способных индивидуумов вместе с наследственной (культурной) передачей результатов привычки.

В наши дни эта идея активно обсуждается и принимается учеными. *«Самые интеллектуальные особи, склонные к отвлеченному познанию окружающего мира или к изобретательству, могут быть не самыми плодовитыми. Но если группа, используя их достижения, прогрессирует и побеждает в конкуренции с другими группами, растет численно и отделяет от себя но-*

вые группы – гены интеллектуалов успешно и во все большем числе передаются в следующие поколения» [Дольник, 2004, с. 176]. По мнению этого исследователя в процессе эволюции групповой отбор «так усилил его (человека – А.Б., В.Х.) интеллектуальные способности, что позволил им стать основной по объему и сложности частью поведения».

В главе третьей и четвертой Дарвин исследует различия по степени развития умственных способностей человека и животных. Дарвин был категоричен: основной разницы в общем характере умственного склада между человеком и животными не существует.

Дарвин рассуждал следующим образом. Органы чувств человека и животных одни и те же, поэтому поведение их не должно различаться. Он подчеркивает существование нескольких общих инстинктов у человека и животных: чувство самосохранения, половая любовь, любовь к детям, пищевые реакции и т.д. Человеческий ум развивается из инстинктов. Низшие животные, по мнению автора, подобно человеку способны ощущать удовольствие и страдание, счастье и несчастье. Даже большинство наших сложных чувств свойственны животным (ревность, соревнование, юмор, стыд). Дарвин привел наблюдения, подтверждающие, что у животных есть чувства, лежащие в основе интеллекта (удивление, любопытство, подражательность, воспитание, воображение).

Рассудочная деятельность у животных сродни разуму человека, считает он. Животное, как и человек, способно к умственному усовершенствованию. В эволюции данное свойство наблюдается в пределах группы. Дарвин знаком со мнением, в соответствии с которым изготовление орудий для известной цели свойственно только человеку. Он пишет буквально об эволюции орудий от природных артефактов до предметов, обработанных человеком. Процесс развития культуры продолжался в камне от палеолита до неолита.

По Дарвину, животным свойственна способность вырабатывать общие понятия. Этот дарвиновский тезис сродни результатам работ в современной приматологии. Уникальная способность к самопознанию у человека возникает в эволюции. Как считал Дарвин, речь человека имеет аналоги в животном мире (он пишет о возможности производить звуки у животных, и о способности связывать определенные звуки с понятиями). Происхождение речи правильно связывается им с подражанием и модификацией естественных звуков. У предка человека этот процесс обслуживал взаимоотношение полов. Что важно у Дарвина, речь стимулирует развитие мозга. Ему известно, что у

обезьян есть органы звукопроизнесения, которые могли развиваться в органы речи.

Продолжая сравнение между умственными способностями человека и низших животных, автор приходит к обсуждению нравственного чувства или совести. Это чувство, как и прочие, Дарвин связывает количественным образом с уровнем умственного развития человека и животных. Сочувствие, удовольствие от общества товарищей, альтруизм связаны с общественными инстинктами. Появление речи, рассуждал Дарвин, обусловило появление общественного мнения. Оно является мощным регулятором поведения. При этом понимание добра и зла у животных строго конкретно зависит от обстоятельств. Дарвин иллюстрирует это конкретными ситуациями, которые наблюдал сам, или которые были ему рассказаны другими людьми.

Важно обратить внимание и на рассуждения Дарвина об общительности. Многие виды животных общественные. Автор книги пишет, что животные способны к предупреждению об опасности, оказанию друг другу различных услуг. Для общественных животных характерна совместная охота. Животные сочувствуют друг другу, помогают другим особям. Автор книги верит в нравственные свойства животных. Чувства родительской и детской любви, лежащие в основе общественных привязанностей у людей, выработаны путем естественного отбора. Чувство ненависти к ближнему – тоже. Дарвин выдвинул тезис об особенном типе естественного отбора – групповом. Он писал: «*Те общества, которые имели наибольшее число сочувствующих друг другу членов, должны были процветать и оставлять после себя многочисленное потомство»* [Дарвин, 1927, с. 154] «*Четвероукие обезьянообразные» родоначальники человека были тоже общительны»* [Дарвин, 1927, с. 156]. У них наследственно закрепилось некоторое умение владеть собою и защищать и помогать другим. Надо иметь в виду, что разум современного человека модифицирует его общественность, а чувства человека имеют относительный характер, завися от воспитания и культурной принадлежности.

Существует мнение, что Дарвин не придавал никакого значения трудовому фактору. Но это не так. В данной главе Дарвин пишет, что существует разница между умом человека и умом обезьяны. Буквально: «*...мысль об устройстве из камня инструмента все-таки выше ее (обезьяны – А.Б., В.Х.) сил»*.

При этом в стремлении не увеличивать различие между человеком и высшими животными Дарвин был убежден, что умственное различие

человека и высших животных – количественное, а не качественное. Все чувства, которыми гордится человек, есть в зачатке у низших животных. Животные способны к усовершенствованию аналогичных человеческих свойств. При этом понятийное мышление и речь отличают человека от обезьян. Автор книги не настаивает на категоричности своих выводов. Дарвин признается, что не знает законов индивидуального развития понятийного мышления и самопознания у человека.

Пятую главу своей книги Дарвин посвятил развитию умственных и нравственных способностей в первобытные и цивилизованные времена. Дарвин согласен с Уоллесом в том, что человек адаптируется к изменению среды усовершенствованием культуры, а животные – своими биологическими изменениями. Умственные и нравственные способности у первобытного человека в силу важности для жизнедеятельности должны были изменяться, по мнению биолога Дарвина, под действием естественного отбора. Автор книги считал, что судьба племен зависела от числа даровитых людей, которые оставляли наибольшее потомство. Численность народонаселения зависела, в первую очередь, от уровня совершенства средств к существованию. При этом физические данные людей зависели от количества и качества пищи. Общественность предков человека возникла рано. Умственные способности развивались под влиянием подражания. Способность к подражанию у людей важна для существования племени. Многочисленность племени и удачная судьба его в сравнении с другими зависели от этого. Автор книги заметил, что многочисленное потомство в племени увеличивает шанс рождения одаренных детей.

Дарвин совершенно справедливо пишет, что общественность первобытных людей и «обезьянообразных» родоначальников произошла от общественных инстинктов животных. Общественность обусловлена естественным отбором и наследственностью.

Групповой отбор (племенной – у Дарвина) зависел от количества людей-носителей социально значимых качеств. Дарвин сомневается: вряд ли, одаренные люди могли оставлять большее потомство (таким образом, сомнительно, что имел место в истории естественный отбор). Важнее для развития общественных побуждений одобрение и порицание ближних. Высокий уровень нравственности отдельного человека, по Дарвину, не приносит ему особой выгоды, но повышение общего уровня нравственности племени несомненно важно для его судьбы.

Отметим важное место в главе. Исторический прогресс – явление сложное, не зависит от сте-

пени благоприятности среды обитания. У цивилизованных народов естественный отбор снят. Слабые люди в коллективе имеют поддержку. Очень важна мысль Дарвина: цивилизация препятствует естественному отбору. А собственность является фактором жизненного успеха.

Дарвин делится с нами следующими соображениями. Мыслители своими творениями способствуют общественному прогрессу больше, чем большим количеством детей. Люди с плохими нравственными качествами имеют мало шансов на плодотворное потомство. *Естественный отбор способствовал общественным инстинктам в первобытном состоянии, а в цивилизации не имеет значения.* Это положение сформулировано Дарвиным в поздних редакциях рассматриваемой книги. Нынешние цивилизованные народы не всегда были таковыми, а претерпели культурное развитие от варварского состояния.

Дарвин рассматривает в работе чувство красоты. Это чувство реализуется при подборе полового партнера. В современной трактовке это может выглядеть следующим образом: биологическая цель выбора самца самкой состоит в том, чтобы обеспечить в первую очередь воспроизведение наиболее полноценных особей. Тем самым у самки заложено стремление заполучить для своих потомков гены от выдающегося самца. Она узнает будущего партнера по ряду признаков, которые восхищают и привлекают ее тем сильнее, чем ярче они выражены. Самка узнает необходимого для спаривания самца и по реакции на него других самок: чем больше самок его выбирает, тем больше у нее независимых подтверждений правильности выбора объекта [Дольник, 2004]. Объединяя признаки, отличающие самца от прочих претендентов, мы видим, что это крупная, идеального сложения особь, с сильным запахом, мощным голосом, с четкими проявлениями вторично-половых признаков, иначе говоря – самец, сумевший набраться жизненного опыта, победитель турниров, захватчик добычи и проч. Подсознательно эти критерии с отдельными изменениями работают во всех этнических группах современного человечества.

Во второй части книги, посвященной половому отбору, Дарвин касается особенностей полового отбора у человека более детально. Важное телесное отличие человека – редкий волосяной покров связан, по Дарвину, с половым отбором. Цвет кожи является важным элементом красоты, поэтому может быть объектом полового отбора. Признаки пола вторичные и усилены у человека вследствие полового отбора. Результат его действия – нежный голос и красота женщин. У муж-

чин – большой рост, сила, смелость, воинственность и энергия. Эти особенности давали преимущества в борьбе за женщин. При этом Дарвин указывает, что половой отбор был сильнее в ранний период истории, нежели сейчас.

Половой отбор у человека затрагивает не только физические параметры, но и умственные особенности женщины, ее богатство и общественное положение. На выбор мужчин у женщин влияют общественное положение и богатство мужчин, которые зависят от ума и энергии последних. Физическая красота европейских женщин, относимых к аристократии, обусловлена возможностями отбирать красивых женщин мужчинами-аристократами.

Половой отбор у племен, находящихся на низком уровне исторического развития, имеет свои особенности. Проведен анализ причин, ограничивающих действие полового отбора у первобытных племен. Свободное скрещивание препятствует половому отбору. Институт брака развился у человека постепенно, сменив общее смешение полов, рассуждает Дарвин. У приматов существуют разные варианты брачевания (от полигамии до моногамии). Что касается первобытного человека, то он жил маленькими коллективами. Количество жен зависело от способности мужчины добыть и прокормить своих жен. Структура сообществ у первобытного человека аналогична, по мнению Ч. Дарвина, сообществам гориллы. Нам представляется, что основные положения автора принимаются сегодняшними приматологами и антропологами. Половой отбор дополняется естественным отбором при усложнении условий существования. Половой отбор уменьшался в значении при движении от первобытного состояния к цивилизации.

Дарвин писал, что мужчина умнее и сильнее женщины, он обладает правом выбора. Это право не носит абсолютного характера. Женщины долгое время выбирались за красоту, их признаки передавались по наследству, женщины стали красивее мужчин. Женщины в ряде случаев отбирали мужчин, так возник ряд признаков у мужчин (например, борода). Отметим, что борода есть у самцов высших приматов, рост ее связан с уровнем тестостерона у мужского пола. Отсутствие волос на теле человека – вторичный половой признак («частичная утрата волос считалась украшением у обезьяноподобных родоначальников человека»). У обезьян отсутствие волос дополняется окрашиванием голых участков кожи, что привлекает особей противоположного пола. При этом отсутствие волос – признак вредный с точки зре-

ния естественного отбора. По-видимому, обволашивание зависит от условий среды.

Не обходит Дарвин стороной и такой важный для социогенеза аспект, как формирование традиции верования. Он пишет, что стремление объяснить связи в окружающем мире приводит человека к вере в духов, а это развивается в итоге в веру в одного или нескольких богов. Религиозное чувство – сложное явление. Дарвин верит, что элементы его есть у животных! Дарвин писал и о религии: «Облагораживающая вера в бога не существует повсеместно у человека...» [Дарвин, 1927, с. 172], а вера в духов вытекает из особенностей мышления человека. Нравственность отличает человека, но происходит она из общественных инстинктов, свойственных животным и человеку.

На наш взгляд, шестая глава, которую Дарвин посвятил генеалогии человека – наиболее важна для обсуждаемой темы антропогенеза. В ней ученый справедливо заметил, что отсутствие «промежуточных звеньев» между человеком и низшими животными – не довод в пользу отсутствия между ними родственных связей.

Он рассуждает о факторах эволюции человека. Изменчивость признаков у человека такая же, как у животных. Безграничное стремление к безграничному размножению у человека приводит к борьбе за существование. Расовое разнообразие человека, в частности, аналогично животным. В пользу эволюции свидетельствует сравнительная анатомия, зародышевые рекапитуляции и рудименты. Духовные качества не являются предметом естественнонаучной классификации. Но они вытекают из аналогичных качеств животных. Различие в степени душевных качеств между человеком и животными не довод в пользу отнесения человека к особому царству. Так Дарвин решительно встает на сторону сторонников морфологического критерия классификации человека.

Классификация, считает Дарвин, должна строиться на признаках малозначимых, которые не подхватываются естественным отбором в первую очередь. Для классификации важнее не резкие отклонения по некоторым признакам, а отклонения по многочисленным признакам. Этот подход Дарвина к классификации человека рассматривается нами как современное понимание сути биологической природы человека.

И далее очень верное заключение Дарвина: наиболее важные различия человека и других приматов связаны с вертикальным положением тела. Эта аксиома теперь доступна для понима-

ния даже дошкольнику. Во времена Дарвина – это необходимо было произнести в ученом мире. Опираясь на анатомию (вслед за Гексли) Дарвин говорит о том, что разница между человеком и антропоидами меньше, чем между последними и низшими обезьянами. Сходство человека и млекопитающих, как написано в главе, установлено «в цитологии, химизме, медицинских аспектах».

Для принятия тезисов Дарвина, приведем лишь несколько современных фактических данных: прямое сопоставление некоторых участков ядерной ДНК в современных популяциях людей и горилл показало общее происхождение этих структур у человека и приматов [Vallente-Samonte et al., 2000]; анализ разных участков митохондриальной ДНК у высших приматов и человека показало наибольшую биологическую близость человека и шимпанзе, в особенности при сравнении последних с гориллой [Forn et al., 1988]. Кроме того, отсутствие механизма гидроксирования протеина PRO-9 оказалось общим у шимпанзе, гориллы и человека по сравнению с остальными млекопитающими. Это, по мнению авторов [Nielsen-Marsh et al., 2005], могло произойти в эволюционном порядке вследствие избирательного отбора на уменьшение доли витамина С в процессе перехода общих предков нынешних приматов к всеядности (как одного из способов адаптации к измененной среде). Авторы допускают, что это отличие африканских приматов и человека от других может прямым образом указывать на их общее происхождение.

Человек, по мнению Дарвина, может претендовать лишь на особое семейство в подотряде. Человек относится к узконосым обезьянам. Человек имеет предка – древнего члена человекообразной подгруппы. Несмотря на развитие мозга и бипедию, по Дарвину, человек – примат. В книге есть место, которое должны уяснить себе современные критики Дарвина: «*Мы не должны, однако, впасть в другую ошибку, предполагая, что древний родоначальник всего обезьяньего рода, не исключая и человека, был тождественен или даже только близко сходен с какой-либо из существующих ныне обезьян*» [Дарвин, 1927, с. 199].

В книге мы читаем, что Африка была заселена вымершими обезьянами, близкими к шимпанзе и горилле. Дарвину уже известна находка дриопитека в Европе, но именно Африка, по его мнению, вероятный претендент на звание прародины человека. В антропогенезе произошло большое число биологических изменений. Общая филогения приматов, по Дарвину, выглядит так: сначала формы Старого Света отделились от форм американских, а потом от первых отделился человек.

В качестве комментария заметим, что длительные дебаты на тему происхождения человека, продолжающиеся со времен Дарвина, касаются, прежде всего, эволюционного происхождения т.н. анатомически современных людей (*Homo sapiens sapiens*). Учеными на основании данных различных биологических и медицинских наук предлагаются модели, отражающие ответ на связанные вопросы (1) где и когда анатомически современные люди появились сначала и (2) генетические и эволюционные отношения между современными людьми и более ранними ископаемыми таксонами. Сегодня генетические данные становятся наиболее авторитетными для решения этой проблемы. В первую очередь генетики используют активно формирующийся банк данных генетического разнообразия современного населения для восстановления эволюционной истории мутаций генов и, следовательно, построения на этой основе различных эволюционных сценариев. Отдельный интерес представляют при этом моделировании т.н. генные стволы, которые восстанавливают время и место нового общего предка человечества для определенного гаплотипа, и анализ региональных различий в генетическом разнообразии человеческих популяций. Благодаря стремительному развитию технологий древняя ДНК также позволяет делать прямую оценку генетических изменений на примере сопоставления генов евразийских неандертальцев и сапиенсов. Использование всех этих достижений и результатов позволяет проникнуть в суть проблемы происхождения современных людей. Итак, современные свидетельства спустя много лет подтверждают предположение Дарвина об африканском происхождении современных людей, (большинство сценариев склоняется ко времени 200 000 лет назад). То, что менее ясно для современной науки – что случилось, когда эти ранние анатомически современные люди встретили за пределами Африки других гоминидов, были ли возможны смешения мигрантов и аборигенов. В настоящее время генетики не могут достоверно различать вероятные образцы подобной метисации [Relethford, 2008].

В этой же главе Дарвин описывает последовательные ступени развития человека в границах позвоночных. Общий вывод Дарвина таков: «...человек обязан своим существованием длинному ряду предков» [Дарвин, 1927, с. 209]. Этого, как считал великий ученый, стыдиться не надо, ибо каждое живое существо обладает чудным строем и свойствами.

Вместо заключения

Главное заключение работы Дарвина – человек произошел от низкоорганизованной формы. Есть эмбриологические и сравнительно-анатомические доказательства для этого утверждения. К этому надо добавить взаимное существенное сходство членов группы, именуемой в настоящее время приматами, географическое распределение их в прошлом и настоящем и генеалогическая последовательность. Человек не является результатом отдельного акта творения. Человек и млекопитающие имели общего предка.

Изменчивость физических и умственных свойств человека – утверждает великий эволюционист, имеет те же законы, что и у животных. Законом человеческого бытия является избыточное размножение человека. Естественный отбор дополнен в процессе антропогенеза результатом упражнения и неупражнения органов. Прямое влияние среды и половой отбор в группах людей также имеют значение для возникновения новых признаков. Дарвин предлагает и такой остроумный умозрительный ход, как осуществить сложение известных рудиментов и получить «обобщенный» портрет предка.

Родословная человека прослежена автором книги в пределах позвоночных. Умственные способности животных качественно, так считает Дарвин, неотличимы от человеческих. Ум человека и культура, создаваемая им, в соединении с общественностью сделали его самым сильным из живых существ. Употребление речи развивало в эволюции ум и мозг человека. Развитие нравственности человека происходило на основе общественных инстинктов, свойственных низшим животным. Дарвиным осуществлен анализ нравственных качеств человека. Дарвин не тревожится по поводу того, что не знает, в какой период индивидуального развития у человека возникает идея бессмертной души. Он вообще признает, что его воззрения на антропогенез будут признаны нерелигиозными.

Дарвин пишет: *«Я старался по мере сил доказать мою теорию и, сколько мне кажется, мы должны признать, что человек со всеми его благородными качествами, сочувствием, которое он распространяет и на самых отверженных, доброжелательством, которое простирает не только на других людей, но и на последних из живущих существ, с его божественным умом, которое постиг движение и устройство солнечной системы, словом со всеми его высокими способностями, – все-таки носит в своем физическом строении неизгладимую печать низкого происхождения»* [Дарвин, 1927, с. 610].

Я.Я. Рогинский [Рогинский, 1953] видит историческое значение работ Ч. Дарвина в области антропогенеза в том, что он уничтожил представление о том, что человека создан в результате акта творения. Дарвин впервые убедительно показал, что человек является результатом эволюционного развития длинного ряда предков. Он убедительно доказал родство человека и африканских антропоидов. Для науки огромное значение имеет предположение великого биолога о том, что Африка – прародина человечества. Для эволюционной биологии ценно обобщение Дарвиным фактов, касающихся рудиментарным органам и явлений реверсии.

На наш взгляд, несомненное значение работ Дарвина в том, что им обобщены неонтологические свидетельства животного происхождения человека. Дарвин, как это свидетельствуют его работы, является автором симиальной концепции антропогенеза. Он далеко продвинулся в анализе механизмов антропогенеза, справедливо полагая, что факторы биологической эволюции человека как зоологического вида принципиально те же, что и у других животных. Дарвин отметил специфичность биосоциальной природы человека, подробно описал те ограничения в действии биологических законов, которые накладывают сложившиеся и развивающиеся в антропогенезе социальные институты человека. В книге Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» практически не разбираются палеонтологические свидетельства филогении человека, так как их было совсем мало в то время, когда происходила работа над книгой. Описывая естественный отбор как одну из движущих сил эволюции человека, Дарвин впервые выделил специфическую его форму – групповой отбор, способствовавший развитию социальных связей в коллективах – единицах социума.

Библиография

- Алексеев В.П. Становление человечества. М.: Политиздат, 1984.
- Голубовский М.Д. Дарвин и Уоллес: драма соавторства и несогласия // Вестник ВОГиС, 2009. Т. 13. № 2. С. 321–335.
- Дарвин Ч.Р. Происхождение человека и половой отбор. Полное собрание сочинений. Т. 2. Кн. 1. М.–Л., 1927 / Под редакцией М.А. Мензбира.
- Дольник В.Р. Непослушное дитя биосферы. Беседы о поведении человека в компании птиц, зверей и детей. Издание 4-е, дополненное. СПб.: Петроглиф, 2004.

Потапов М.А., Евсиков В.И. Теория полового отбора Ч. Дарвина и перспективы ее развития в свете эволюционных идей Д.К. Беляева // Вестник ВОГиС, 2009. Т. 13, № 2. С. 390–400.

Рогинский Я.Я. Чарльз Дарвин и проблема происхождения человека // Ч. Дарвин. Сочинения. М., 1953. Т. 5. Рогинский Я.Я. Дарвин и проблема антропогенеза // Советская антропология, 1957. № 1.

Тимирязев К.А. Чарльз Дарвин и его учение. М.: Государственное издательство колхозной и совхозной литературы, 1937.

Foran D., James E.H. and Brown W.M. Comparisons of ape and human sequences that regulate mitochondrial DNA transcription and D-loop DNA synthesis // Nucleic Acids Research. 1988. Vol. 16. N. 13. P. 5841–5861.

Nielsen-Marsh C.M., Richard M.P., Hauschka P.V., Thomas-Oates J.E., Trinkaus E., Pettitt P.B., Karavanic I., Poinar H., and Collins M.J. Osteocalcin protein sequences of Neanderthals and modern primates // PNAS. 2005. Vol. 102. N. 12. P. 4409–4413.

Relethford J.H. Genetic evidence and the modern human origins debate // Heredity. 2008. N 100. P. 555–563.

Vallente-Samonte R.U., Conte R.A. and Verma R.S. Syntenic homology of human unique DNA sequences within chromosome regions 5q31, 10q22, 13q32–33 and 19q13.1 in the great apes // Genetics and Molecular Biology. 2000. Vol. 23, N. 3, P. 527–552.

Контактная информация

Бужилова А.П. Тел. (495) 629-44-46,

e-mail: albu_pa@mail.ru;

Харитонов В.М. Тел.: (495) 629-75-36,

e-mail: 1605vit@rambler.ru.

RE-READING CHARLES DARWIN'S «THE DESCENT OF MAN, AND SELECTION IN RELATION TO SEX» (DARWIN AS AN ANTHROPOLOGIST)

A. Buzhilova, V. Kharitonov

Institute and Museum of Anthropology, MSU, Moscow

The significance of Charles Darwin's works for development of anthropology is difficult to overestimate. Darwin's theory of descent of Man cannot be reduced to a well-known formula: « Man has originated from an ape». Darwin was one of the first to summarize neontologic and animal evidence of human origin. He collected proofs from numerous sources that humans are animals, showing the continuity of their physical and mental attributes. He stressed out the mechanisms of anthropogenesis, fairly believing that natural factors of human evolution are similar to those of other animals, because of a similar background. Darwin showed the specificity of biosocial human nature, and how social institutions restrict the biological regulations of human development in time. Darwin attached some significance to the factor of labour in anthropogenesis. He described natural selection as one of the motive forces of human evolution. Darwin was the first who explained the intelligence of Man as a result of group selection promoting development of social communications in social units. A considerable part of the book «Descent of Man ...» is devoted to sexual selection as a specific factor of evolution. Darwin was the first who presented the term of «sexual selection» to explain sexual dimorphism and impractical features as well as evolution of human culture, and physical and racial characteristics, while emphasizing that all humans belong to one biological species.

Key words: Charles Darwin, evolutionary theory, theory of human evolution, anthropogenesis, history of biology, simian theory of anthropogenesis

ПРЕДШЕСТВЕННИКИ ЧЕЛОВЕКА* (СИМИАЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ И СОВРЕМЕННАЯ ТЕОРИЯ АНТРОПОГЕНЕЗА)

А.А. Зубов

Институт этнологии и антропологии РАН, Москва

Статья содержит краткое описание эволюционного происхождения представителей надсемейства Hominoidea и семейства Hominidae от ископаемых млекопитающих, включая насекомоядных и примитивных приматов. Антропологи пытаются предсказать время существования Homo sapiens, базировав прогнозы в сравнении с другими близкими таксонами, например, с Австралопитеком афарским, который жил на Земле в течение почти 1 миллиона лет. Предполагается, что у Человека разумного, который существует приблизительно 200 000 лет, может быть и большее время существования, но у этих вычислений, может оказаться, нет никакого смысла, потому что новые социальные факторы развития могут или продлить время выживания, или сократить его. Около 40 миллионов лет назад возникли первые Anthropoidea, обладавшие чертами обезьян и полуобезьян, которые были предками современных Hominoidea, включая семейство гоминид и род Homo. Первые гоминиды появились приблизительно 7 миллионов лет назад и представлены родами *Orrorin* и *Sahelanthropus*. Особое внимание обращено на место человека в общей классификации живых существ. Гоминиды и крупные обезьяны отличаются по морфологии на уровне семей. Существует противоречие в оценке различия человека и африканских человекообразных обезьян: данные генетики не согласуются с морфологической классификацией. Шимпанзе оказывается ближе к Homo и должен быть классифицирован в пределах этого рода как подрод Homo. Это явление может произойти из-за различного генетического основания морфологических и генетических маркеров. Конечно, подобие между человеком и шимпанзе, оказывается, ближе, чем долго принималось. Эксперименты психологов показали, что антропоиды в состоянии общаться с людьми на уровне 4-5-летнего ребенка, используя алфавит глухонемых и специальное оборудование. На этом основании возникло мнение о возможной трансформации обезьяны в человека путем специальным обучением. Но существует много естественных препятствий, связанных с результатами морфофизиологического мозгового развития, как итогом длительной эволюции.

Ключевые слова: обезьяны, семейство Hominidae, вид Homo sapiens, классификация живых существ

Древнейшие проявления магистрали абсолютного прогресса

Линия эволюции, которая привела к становлению человека, практически совпадает с магистралью абсолютного прогресса всей Вселенной. Это заключение справедливо, если речь идет о самых общих закономерностях вселенского системогенеза. Специфические проявления «антропного принципа» следует искать уже в пределах

развивающейся биосферы. Отчетливо выраженные «профетические» черты будущего «комплекса гоминид» просматриваются уже в пределах класса млекопитающих, возникновение которых явилось одним из важнейших шагов в направлении антропогенеза.

Млекопитающие сформировались как отдельный таксон в конце триасового периода, свыше 180 млн. лет назад. Они произошли от примитивных зверообразных (тероморфных) рептилий – цинодонтов, появившихся еще в конце палеозоя. В предшествующем пермском периоде зверообразные пресмыкающиеся были очень разнообразны, причем некоторые группы (особенно – терио-

* Глава из монографии. А.А. Зубов. Палеоантропологическая родословная человека. М.: Институт этнологии и антропологии РАН, 2004.

донты) быстро эволюционировали в сторону млекопитающих. Магистрализация в этом случае была еще неполной, прогрессивные признаки возникали не целым комплексом, а отдельно – иногда в разных таксонах. Шла конкурентная борьба между адаптационными стратегиями универсального и «частного» характера. У териодонтов происходят существенные преобразования зубной системы, в некоторых таксонах развивается волосистой покров, как предпосылка приобретения постоянной температуры тела. Однако эволюция идет неравномерно: даже первые триасовые млекопитающие, относящиеся к группе многобурчато-зубых, еще не рождали живых детенышей, а откладывали яйца, подобно рептилиям. Это был прообраз наиболее архаичных из современных млекопитающих – утконоса и ехидны (однопроходные). Так из пермско-триасового многообразия форм постепенно выкристаллизовывался самый прогрессивный класс живых существ нашей планеты.

В середине последующего – юрского периода (150–160 млн. лет назад) появляются новые, более прогрессивные формы млекопитающих. Среди них следует главным образом назвать *пантомерию* (*Pantotheria*) – мелких древесных животных величиной с крысу, явившихся общими предками *сумчатых* и *плацентарных* млекопитающих. Эти две эволюционные ветви разделились в меловом периоде. Первые плацентарные, так же как и их предки, были небольшими животными, обладавшими уже чертами насекомоядных млекопитающих, от которых восходящая ветвь прогресса вела в сторону отряда *приматов*.

Ряд общих характеристик млекопитающих имеет четко выраженный магистральный характер. В частности, такие приспособления, как постоянная температура тела, волосистой покров, выкармливание детенышей молоком, совершенная центральная нервная система прямо связаны с универсализацией, автономизацией и информационной эволюцией. При этом особенно важным моментом является выделение больших полушарий переднего мозга как предпосылка развития коры – базиса разумной деятельности. Прогрессивной особенностью строения мозга млекопитающих является также высокая степень дифференциации мозжечка, что обеспечивает совершенство координации движений.

Все кайнозойские (т.е. жившие или живущие в пределах геологически современной эры) плацентарные млекопитающие происходят от насекомоядных мелового периода и поэтому все они, включая человека, имеют большое число сходных черт: две пары конечностей, четырехкамерное

сердце, безъядерные эритроциты, гетеродонтизм (разделение зубов по морфо-функциональным классам), строение зубов и волос, 7 шейных позвонков, дыхательная и пищеварительная системы, наличие наружного уха.

Из этологических характеристик нужно добавить сюда разнообразие форм поведения, высокий удельный вес индивидуального опыта в детерминации поведения, обучаемость, высокий уровень «рассудочной деятельности». В формировании класса млекопитающих можно видеть, без особого преувеличения, «зарю» антропогенеза, своего рода «пре-антропогенез». Дальнейшее развитие приобретенных млекопитающими прогрессивных свойств, в силу важности последних для выживания вида, должно было неизбежно привести к выделению линии «собственно антропогенеза».

Эволюция приматов третичного периода в направлении семейства гоминид

Отряд приматов выделился из среды насекомоядных свыше 70 млн. лет назад, в пределах мезозойской эры (верхний мел). Протоприматы еще имели в строении скелета черты насекомоядных млекопитающих в сочетании с комплексом, сближающим их с «настоящими» приматами (сравнительно крупный, по сравнению с древнейшими насекомоядными, мозг, тенденция к формированию хватательной конечности, совершенствование зрительного анализатора, возникновение ногтей – сначала на задней конечности). Эти существа были сходны с современными тупайями – маленькими животными, обитающими в настоящее время в Юго-Восточной Азии, которых одни исследователи относят к отряду приматов, другие – рассматривают как отдельную ветвь насекомоядных. Среди древнейших представителей протоприматов конца мелового периода прежде всего нужно назвать *пургаториуса*, части скелета которого найдены на территории Северной Америки. Многие специалисты видят в нем прямого предка приматов. Другой известной формой верхнемеловых протоприматов считается также *заламбдолестес*, найденный в Монголии. Существует мнение, что зубная система этого существа является «исходной моделью» для отряда приматов (хотя с этим согласны далеко не все палеонтологи). Протоприматы мелового периода и раннего кайнозоя претерпевают значительную перестройку образа жизни в связи с переходом на растительную пищу. Меняются не только анатоми-

ческие детали зубной системы, но также формы поведения, в частности – способы передвижения.

В начале кайнозойской эры, 65–60 млн. лет назад продолжался прогресс протоприматов с выделением новых эволюционных линий. Среди исследователей нет единого мнения относительно преемственности последних с верхнемеловыми формами типа *пургаториуса*. Часто считают, что преемниками ранних протоприматов явились *плезиадаписы* – преимущественно растительноядные наземные приматы – предки лемурув и долгопятов – полуобезьян, которых приматологи относят к подотряду *просимый* (иногда – вместе с современными тупайями). Просимии появились в эоцене свыше 55 млн. лет назад и были представлены двумя семействами – *адапидами* и *омомидами* (предками лемурув и долгопятов). От просимии (низших приматов) произошли высшие приматы и, впоследствии, – человек. В науке долго не было согласия по поводу эволюционной роли каждого из двух упомянутых семейств: были сторонники происхождения высших приматов от *адапид*, другие исследователи видели предков обезьян и человека в семействе *омомиид*. В настоящее время последняя гипотеза имеет большее число приверженцев, что вполне объяснимо, если учесть ряд прогрессивных особенностей, свойственных *омомидам*. Прежде всего, это – более крупный и совершенный мозг по сравнению с *адапидами*, притом отмечается развитие *новой коры* в теменной и затылочной области. Укорочен лицевой отдел черепа, слуховой проход сформирован в виде трубки (а не кольца как у предковых форм). Если рассматривать *адапид* и *омомиид* с точки зрения их отношения к магистрали неограниченного прогресса, то *омомииды* несомненно ближе к этой эволюционной линии. Это семейство явилось предковой группой с одной стороны для современных долгопятов, с другой – для всех современных обезьян и человека. Высшие приматы, объединяемые в подотряд *Anthropoidea* («человекоподобные») появились на Земле примерно 40 млн. лет назад в позднем эоцене – раннем олигоцене. Древнейшими из них пока считаются *пондаунгия* и *амфипитек*, челюсти которых найдены при раскопках в Бирме. Это были еще в значительной мере примитивные приматы, сочетавшие признаки обезьян и полуобезьян. Дальнейшая эволюция древних обезьян протекала на весьма обширной территории, в частности – в Африке, о чем можно судить по находкам в Фаюме (Египет). 30 млн. лет назад там обитало несколько родов ранних высших приматов: *олигопитек*, *парапитек*, *проплиопитек*, *египтопитек*.

Египтопитек вызвал особый интерес исследователей как своего рода «узловая» форма, сочетающая прогрессивные признаки низших и высших узконосых обезьян с древнейшими особенностями, свойственными древним просимиям (морфология плечевых костей). Фаюмские приматы, кроме того, имеют черты, общие и с широконосими (американскими) обезьянами. Именно в это время (20–35 млн. лет назад) происходило разделение ветвей, давших впоследствии секции узконосых (катарриновых) и широконосых (платириновых) обезьян. Первых обычно называют обезьянами Старого Света, вторых – Нового Света.

В Старом Свете сначала сформировалось надсемейство *Cercopithecoidea* (мартышкообразные, *низшие узконосые* обезьяны). Позже, в миоцене, свыше 22 млн. лет назад, происходит разделение ветвей низших и высших узконосых и возникает надсемейство *Hominoidea*, включающее современных человекообразных обезьян – горилл, шимпанзе, орангутанов и гиббонов, – а также человека.

Первые, еще довольно примитивные представители высших обезьян появились в Африке, в раннем миоцене будучи, скорее всего, потомками неспециализированных форм типа *египтопитека*. Среди древнейших вариантов этой ветви выделяют обычно так называемого *проконсула* – довольно крупную человекообразную обезьяну, названную так в силу определенного сходства по анатомии скелета с современными шимпанзе (обезьяну-шимпанзе, жившую в лондонском зоопарке, звали «Консул»). Проконсулы имели в своем строении примитивные черты, сближающие их с низшими узконосыми приматами, но были, в то же время, наиболее магистральной для своего времени формой, т.к. имели обобщенные, мало специализированные анатомические параметры. Они явились, по мнению многих современных специалистов, предками всех более поздних человекообразных обезьян и человека.

В систематике приматов проконсула относят к группе дриопитековых (*Dryopithecinae* – подсемейство *понгид*, включающее также современных горилл, шимпанзе и орангутанов).

В миоцене разнообразие высших узконосых обезьян было очень велико. В диапазоне 12–16 млн. лет назад произошло их разделение на две большие группы – рамморфных и дриоморфных приматов, причем первая группа больше связана с Азией, вторая – с Африкой. Весь ствол гоминоидов разделился на африканскую ветвь, давшую начало африканским человекообразным обезьянам и человеку и азиатскую – ветвь предков орангутана. Эволюционная линия, ведущая к гиббонам,

дивергировала раньше – примерно 20 млн. лет назад. Общим предком африканской и азиатской ветвей крупных антропоидов был, по всей вероятности, африканский *кениапитек* – вид, обитавший на территории современной Кении от 16 до 12 млн. лет назад и бывший преемником *египтопитека* и *проконсула*. Как мы видим, магистральная эволюция высших приматов, включая человекообразных обезьян, протекала в Африке, откуда происходили постоянные миграции в Азию и Европу, где формировались «парамагистральные» формы типа *сивапитека* и его потомка – орангутана. В течение последних нескольких десятилетий палеонтологи сделали целый ряд важных открытий костных остатков высших миоценовых приматов – «*рудапитека*» (Венгрия), «*уранопитека*» (Греция), «*люфенгопитека*» (Китай). Венгерский антрополог М. Кретцой [Kretzoi, 1980] даже выдвинул гипотезу о возможности рассматривать «*рудапитека*» (*Rudapithecus hungaricus*) в качестве непосредственного предка древнейших людей. Согласно другой версии предком гоминид был «*уранопитек*», в строении которого некоторые исследователи видели черты австралопитековых и гориллы, хотя последние все же, очевидно, преобладают. В качестве предка гоминид называют также *самбурупитека* (Кения), жившего 9 млн. лет назад. Есть и приверженцы «люфенгопитекоидной» гипотезы. Практически оставлена «рамапитекоидная» гипотеза, которая одно время была очень популярна, т.к. в азиатском *рамапитеке* видели прогрессивную форму, которую иногда прямо относили к гоминидам (по форме зубов, а также согласно предположению о возможности бипедализма). Теперь *рамапитек* объединен с *сивапитеком* и считается одной из форм с «орангоидной» специализацией. Известный палеонтолог и антрополог И. Коппенс [Coppens, 1986] предположил, что выделение ветви, ведущей к гоминидам, произошло в среде поздних *кениапитеков* примерно 10 млн. лет назад, утверждая тем самым «приоритет» Африки на всем протяжении эволюции от низших обезьян до человека. Вообще, следует признать, что разнообразие прогрессивных гоминоидов миоцена столь велико, что до настоящего времени нет убедительных доказательств прямой связи той или иной формы с древнейшими гоминидами.

Генетические исследования ныне живущих высших приматов дали интересные результаты относительно эволюции гоминоидов. Так К. Сидли и Дж. Олквист [Sidley & Alquist, 1984] пришли к выводу, что эволюционные ветви гоминид и шимпанзе разошлись 6.3–7.7 млн. лет назад, человека и гориллы – 8–10 млн., человека и орангутана –

13–16 млн., человека и гиббона – 18–22 млн. лет назад. Эти данные достаточно хорошо согласуются с палеонтологической «летописью». Правда, другие авторы дают информацию, сильно отличающуюся от приведенной выше. Так, по расчетам японского генетика М. Хасегава [Hasegawa, 1986] ветви человека и шимпанзе разошлись всего 2.7 млн. лет назад, а человека и гориллы – 3.7 млн. лет. С точки зрения палеонтологии и антропологии эти цифры представляются менее приемлемыми. Однако ясно одно: генетика дает убедительные свидетельства о достаточно позднем разделении эволюционных ветвей человека и современных человекообразных обезьян.

Место человека в систематике живых существ

Наука четко определила место человека в классификации форм жизни на нашей планете. Из трех *царств*, на которые подразделяется все живое, – (*животные, растения и грибы*) человечество входит в состав царства животных (*Animalia*) в пределах последнего является частью иерархической лестницы таксонов: тип хордовые (*Chordata*), подтип позвоночные (*Vertebrata*), класс млекопитающие (*Mammalia*), подкласс плацентарные (*Eutheria*), отряд приматы (*Primates*), подотряд человекоподобные (*Athropoidea*), секция узконосые приматы (*Catarrhini*), надсемейство гоминоиды (*Hominioidea*), семейство гоминиды (*Elomnidae*), подсемейство гоминины (*Homininae*), род гомо (*Homo*), вид сапиенс (*sapiens*). Согласно правилам *бинарной номенклатуры* в систематике каждое живое существо определяется двумя категориями – родом и видом, причем сначала идет родовое название, которое пишется с большой буквы, а затем – видовое и подвидовое – со строчной буквы. Термин *Homo sapiens*, обозначающий человека современного биологического вида, введен еще в XVIII веке Карлом Линнеем – автором практически первой научной систематики живого мира. Нужно сказать, что это родо-видовое определение человека не менялось на протяжении более двух с половиной столетий и в настоящее время является общепринятым.

Таксономические взаимоотношения человека и человекообразных обезьян отражены в систематике надсемейства *Hominioidea*, в которое входят три семейства: 1. *Hylobatidae* (гиббоновые), включающее роды *Hylobates Lar* и *Symphalangus*; 2. *Pongidae* – крупные человекообразные обезьяны – роды *Pan* (шимпанзе), *Pongo* (орангутан) и

Gorilla (горилла). 3. *Hominidae* с родом *Homo*. В приведенной схеме фигурируют только ныне живущие формы. Классификация ископаемых гоминидов гораздо сложнее. В частности, к семейству гоминид кроме рода *Homo* относится вымерший род *Australopithecus* с 8 видами, а также недавно открытые роды *Ardipithecus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus*. Род *Homo*, помимо человека современного вида, включает еще несколько вымерших видов. Иногда роды *Homo* и *Australopithecus* помещаются в два отдельных подсемейства в пределах семейства гоминид.

В конце XX века наметилась тенденция к пересмотру систематики гоминидов, причем ревизия коснулась и семейства гоминид. В настоящее время в этой связи продолжается довольно острая дискуссия, возникшая в значительной мере на базе данных генетики, согласно которым человекообразные обезьяны оказываются значительно ближе к человеку, чем считалось ранее. Группа американских генетиков [Goodman, Czelusniak, Page, Meireles, 2001] предлагает совершенно новую, полученную на основании исследований ДНК, классификацию семейства гоминид, в которое включают всех современных человекообразных обезьян. Далее последние объединяются в подсемейство *Homininae*, подразделяющееся на трибы *Hylobatini* и *Hominini*. Первая из них содержит суб-трибу *Hylobatina* с родами *Hylobates* Ear и *Symphalangy*; вторая – делится на суб-трибы *Pongina* и *Hominina*. Суб-триба *Pongina* включает единственный род *Pongo*, а суб-триба *Hominina* объединяет роды *Gorilla* и *Homo*. Наиболее экстраординарным представляется предложение американских исследователей распространить термин *Homo* на шимпанзе, так что эта человекообразная обезьяна получает родовую категорию «человек». *Homo* делится на два подрода – *H. (Pan)* с видами *H. (P) troglodytes* и *H. (P) paniscus* и *Homo (Homo)* с одним ныне живущим видом *H. (Homo) sapiens*. Австралопитековых и ардипитека авторы помещают в один таксон подродового ранга *Homo (Homo)* вместе со всеми ископаемыми формами человека. Таким образом в новой классификации *Ardipithecus ramidus* получает наименование *H. (H.) ramidus*, австралопитек афарский – *H. (H.) afarensis*, питекантроп – *H. (H.) erectus*. Современный человек и неандерталец объединяются в один вид как подвиды: *H. sapiens sapiens et H. sapiens neanderthalensis*.

Профессор М. Гудмэн уже давно высказывал мысль о необходимости таксономического сближения человека и шимпанзе по данным генетики [Goodman, 1986]. В настоящее время эта идея имеет немало сторонников, особенно среди гене-

тиков. Недавно группа австралийских и новозеландских ученых [Watson, Eastal, Penny, 2000] выступила за радикальный пересмотр систематики гоминидов, особенно в той ее части, которая касается человека и шимпанзе. Исследователи внесли предложение включить антропоморфных обезьян в семейство *Hominidae* и далее – в подсемейство *Homininae*, содержащее два рода – *Pongo* (орангутан) и *Homo*, объединяющий как виды: *H. sapiens* (человек), *H. gorilla* (горилла) и *H. niger* (шимпанзе). Видовое наименование «*niger*» для шимпанзе взято из работ французского антрополога XIX века Жоффруа-Сент-Илера, определившего этот вид человекообразных обезьян как *Troglodytes niger*. Надо сказать, что это решение оправдано нормами зоологической систематики, согласно которым предпочтение отдается, по принципу приоритета, первому из предложенных наименований.

Как мы видим, генетика сближает таксоны по сравнению с прежними схемами, разработанными на основе морфологических критериев.

В изложенных выше фактах скрыта не просто проблема пересмотра и коррекции классификационных схем: налицо четкое противопоставление морфологического и генетического принципов систематики. Уже давно замечено, что различия по морфологическому комплексу и качественно и количественно превосходят различия тех же систематических групп по генетическим критериям, но исчерпывающего объяснения этого феномена до сих пор не найдено, хотя в этом направлении антропологами постоянно предпринимаются определенные усилия. Всеми специалистами признается тот факт, что «между современными шимпанзе и человеком существует значительный морфологический hiatus при тесной биомолекулярной близости. Это может объясняться многими причинами, в том числе тем, что разные системы признаков определяются разными наборами генов, а также неясностью генетической основы многих внешних фенотипических признаков, по которым имеются большие расхождения, относительной независимостью эволюции нуклеотидных последовательностей разных фракций генома и их неодинаковой чувствительностью к воздействию систематических и случайных факторов эволюции. Предполагается, что многие важные характеристики, по которым различаются человек и шимпанзе, в том числе и темпы индивидуального развития, зависят от эволюционных изменений преимущественно регуляторной части генома» [Хрисанфова, Перевозчиков: 1999. С. 44]. Не следует думать, что генетика открыла какую-то более точную систему классификации живых су-

ществ, зачеркнув «старую» систематику, основанную на морфологических критериях. Просто существуют *два подхода, два принципа* систематики. «Старая» систематика Майра-Симпсона основана на огромном и тщательно разработанном несколькими поколениями биологов фактическом материале. Она – не «миф», ее нельзя перечеркнуть и проигнорировать. Две системы классификации по сути дела просто *несопоставимы* в силу того, что базируются на разных фактах, разных источниках информации, каждый из которых имеет свои достоинства и недостатки. Эти рассуждения вовсе не направлены на то, чтобы как-то преуменьшить значение современных генетических исследований: речь идет о том, что нельзя противопоставлять *разные подходы* к систематике, но следует искать точки соприкосновения этих подходов, чтобы они целесообразно дополняли друг друга. Поэтому, признавая правомерность и ценность описанной выше классификационной схемы надсемейства гоминоидов, разработанной генетиками, мы все же считаем, что прежняя морфологическая классификация, в которой надсемейство *Hominoidea* включает семейство *Hominidae* с родом *Homo* и семейство *Pongidae* с родами *Pan*, *Pongo*, *Gorilla* имеет право на существование и не может рассматриваться как «устаревшая». Вполне резонно будет отнести к этому надсемейству также семейство *Hylobatidae* с родами *Hylobates* и *Symphalangy*.

О сходстве человека с человекообразными обезьянами

Отвлекаясь от формальных моментов систематики, рассмотрим как выглядит в целом, на основании современных данных, проблема сходства человека и человекообразных обезьян, прежде всего – шимпанзе, считающегося наиболее близким к человеку существом на Земле. Генетика представила на этот счет совершенно определенные оценки: оказалось, что шимпанзе и человек имеют по крайней мере 95%, а по другим данным даже 99% гомологичных генных локусов; исчерченность хромосом у обоих родов (подродов) почти идентична.

В эксперименте Кинга и Уилсона в 44 белках человека и шимпанзе различия по аминокислотному составу не превышают 1%, что соответствует *подвидовому* уровню дифференциации.

Кровь шимпанзе имеет группы 0 и А, идентичные человеческим. С учетом групп возможно переливание крови (опыты Труазье). Подобное же

«кровное родство» отмечено между человеком и другими антропоморфными обезьянами: горилла имеет группы А и В, орангутан – А, В и АВ, соответствующие человеческим. Сходство отмечено также по группам крови MN, Rh и некоторым другим, а также по ферментам, в частности – изомилазе и плацентарной щелочной фосфатазе.

Очень важное значение имеет сходство человека и антропоморфных обезьян по строению мозга. В мозгу шимпанзе имеются области полей коры, гомологичные человеческим. В частности, отмечается наличие гомологов полей 39 и 40 нижнетеменной области, связанных у человека с функциями тонкого манипулирования и восприятия речи. Гомолог поля 37, равным образом имеющего отношение к процессам восприятия и понимания речи, также представлен у шимпанзе. Особо нужно отметить присутствие в мозгу шимпанзе гомологов полей 44 и 45 (нижнелобная *речевая зона*, «зона Брока»). Таким образом можно считать, что у шимпанзе имеются уже мозговые структуры, являющиеся предпосылками развития речи и трудовой деятельности. Необходимо отметить так же большое сходство белкового состава мозга шимпанзе и человека.

Достоин упоминания также факт сопоставимости узоров пальцев и ладоней у человека и человекообразных обезьян.

Чрезвычайно близки человек и антропоморфные обезьяны по особенностям онтогенеза, процессов размножения, старения организма. Сходство характера выражения эмоций было отмечено еще Дарвином. В частности, как заметил известный приматолог Л.А. Фирсов, даже детеныш шимпанзе способен «по-человечески» смеяться (не улыбаться, а именно *смеяться*).

О бросающихся в глаза общих чертах морфологии, физиологии и этологии обезьян и человека ученые писали уже в течение многих веков. В частности, такого рода наблюдения мы находим уже в трудах Аристотеля (IV век до н.э.) Великий ученый Древней Греции пришел к выводу, что обезьяны – промежуточное звено между человеком и остальными животными (а ведь имелись в виду все обезьяны, включая низших!).

Анатомическое сходство между обезьянами и человеком отметил также во II веке н.э. римский ученый К. Гален. На протяжении многих веков другие исследователи вновь и вновь подтверждали правильность этих наблюдений.

Известный эволюционист XVIII–XIX вв. Жан Батист Ламарк говорил уже не только о наличии общих анатомических черт у человека и других приматов, но вполне определенно сформулировал предположение о возможности *происхождения*

человека от высших, человекообразных обезьян. Однако, детальная разработка этой гипотезы, названной *симбиальной*, осуществлена впервые Чарльзом Дарвином.

Аристотель совершенно справедливо указал не только на черты близости, но также и на *различия* между человеком и обезьянами: большие размеры мозга и наличие членораздельной речи у человека. Эти особенности в числе ряда других выступают на первый план и при сравнении человекообразных обезьян с человеком. И при этом кажется иногда странным, что, например, шимпанзе, характеризующийся столь высоким общим эволюционным уровнем, не может ни слова сказать на членораздельном человеческом языке. Попытки обучить этих обезьян звуковой человеческой речи всегда оканчивались неудачей. Однако, приматологи и антропологи в середине XX века разгадали причину подобных неудач прежних исследователей и смогли создать более точное и гармоничное представление об интеллектуальных возможностях наших «двоюродных братьев», как иногда называют человекообразных обезьян.

В середине шестидесятых годов XX века американские приматологи супруги Аллен и Беатрис Гарднер предприняли ряд замечательных экспериментов по обучению шимпанзе (самки по имени Уошо) языку жестов (амслен), которым пользуются глухонемые. Результаты превзошли все ожидания. Обезьяна не только освоила основной «словарный запас», но проявила инициативу в изобретении новых символов и их комбинаций, составляя целые фразы. Вскоре она знала уже 245 словосочетаний и продолжала создавать новые «слова» – примерно по десять в месяц, правильно комбинируя их и употребляя к месту. Очень важно, что Уошо стремилась передать свои знания другим шимпанзе, в частности обучая языку амслен своего приемного сына.

Эксперименты с шимпанзе Сарой производил ученый из Калифорнийского университета Дэвид Премак, использовавший для обучения обезьяны серию пластмассовых символов, которые Сара должна была располагать в определенном порядке, выражая ту или иную мысль.

Наиболее совершенный эксперимент с участием шимпанзе по имени Лана был проведен в специальном центре по изучению приматов в Атланте по системе доктора Дуэйна Рамбо. Для Даны был специально построен сложный прибор типа большой электронной печатной машинки, на клавишах которой вместо букв были обозначены целые символы. Обезьяну обучили нажимать на эти клавиши, соединяя «слова» в целые фразы. Составляя их, Лана научилась «рассказывать»

людям не только о своих желаниях, но и своих настроениях, переживаниях. Желания, кстати, не сводились к пище и фруктовым сокам, но могли иметь более отвлеченный характер: Лана, например, по собственному желанию могла заказать музыку – она особенно любила песни рок-банды, – а также попросить показать какой-либо кинофильм. Работавший с Ланой сотрудник Д. Рамбо Тимоти Джилл констатировал, что обезьяна могла описать и назвать новый предмет или новую ситуацию, рассказать о своем настроении и самочувствии, понять причинно-следственные отношения предметов и явлений типа «если – то», располагая при этом слова в правильном синтаксическом порядке, различая даже предлоги «в», «на», «под». Т. Джилл утверждает, что Лана овладела теми же синтаксическими конструкциями, что и мы, хотя, конечно, по числу усвоенных конструкций она значительно уступает человеку. «Разговор» с людьми мог длиться до получаса. Как «собеседник» обезьяна не превышала уровня 5-летнего ребенка, но все же это был первый *диалог* человека с существом, которое мы привыкли называть животным, на общепонятном языке. Особенно интересно, что обезьяна нередко выступала инициатором таких бесед.

Не менее блестящие результаты были достигнуты американской исследовательницей-психологом из Калифорнийского университета Франсис Паттерсон в опытах с гориллой по имени Коко. Горилла освоила 645 слов-символов, постоянно придумывала новые «слова» и конструкции, как и шимпанзе «рассказывала» о своих пожеланиях, настроении, самочувствии, составляла фразы из 3–6 слов, не чужда была юмора, розыгрышей. Например неожиданно заявляла «Я – птица», и когда ее спрашивали, умеет ли она летать, сначала говорила «да!», а потом хохотала и объясняла, что это – шутка. Коко с честью выходила из сложных даже для человека этических ситуаций. Однажды кто-то спросил ее кого из двух исследователей, занимавшихся с ней, она больше любит. Горилла, подумав, ответила: «Плохой вопрос».

Психологи и приматологи, работавшие с шимпанзе и гориллами, отметили, что эти обезьяны прекрасно осознают свое «я». В одном эксперименте с шимпанзе обезьяна во сне нанесла на лоб краской пятно, а когда она проснулась – поднесли зеркало. Обезьяна тут же стала стирать пятно со лба, следовательно, отождествив с собой изображение в зеркале. Горилла Коко также узнавала себя в зеркале и на вопрос «Кто это там, в зеркале?» сразу же отвечала: «Горилла Коко».

Эксперименты с карликовым шимпанзе *бонобо* показали, что способности этой обезьяны к языковому общению не только не меньше, но даже больше выражены, чем у описанных выше видов высших приматов. В частности, *бонобо* лучше воспринимают на слух устную человеческую речь. Кстати, с *бонобо* по имени Кэнзи в Атланте были проведены эксперименты относительно способности обезьяны изготовить каменное орудие. Кэнзи показали камень с острым краем, которым можно перерезать веревку, чтобы открыть ящик с фруктами. После этого *бонобо* стал раскалывать камни для получения камня с таким же краем. Результат интересен, однако изготовленные Кэнзи «орудия» оказались намного примитивнее самых первых орудий, сделанных рукой древнейших людей. Этого следовало ожидать, учитывая, что на стадии антропоморфных обезьян орудийная деятельность еще довольно ограничена и большей частью сводится к *использованию* природных предметов – палок, камней (в частности, для раскалывания орехов). Правда, отмечена так же способность шимпанзе к *изготовлению* в природных условиях некоторых предметов, которые можно назвать «орудиями», например палочек для ужения термитов. Процесс этот требует ряда довольно сложных и целенаправленных действий – выбора исходного материала, выпрямления отломанного прутика, очистки его от листьев. Важно подчеркнуть, что использование предметов носит у шимпанзе систематический характер и является неотъемлемой частью поведения этих обезьян. По наблюдениям известной исследовательницы поведения обезьян Дж. Лавик ван Гудолл, шимпанзе не только однократно используют палки, но и сохраняют их в определенных местах для повторного использования. Эти факты дают интересный материал для исследования эволюции ранних гоминид и их предшественников в направлении гоминизации.

Можно согласиться с психологом Г. Хэйсом, что эксперименты по языковому общению с обезьянами, начатые супругами Гарднер и получившие столь блестящее продолжение, являются «гигантским шагом человечества к пониманию животных». Результаты этих исследований поднимают целый ряд проблем огромного масштаба. Когда упомянутого выше американского приматолога Тимоти Джилла спросили, считает ли он возможным превращение обезьяны в человеческое существо посредством овладения языком, он ответил: «Возможность есть. И от этой мысли можно с ума сойти» [Уэйс, 1978]. Действительно, если взгляд человечества на интеллектуальный уровень человекообразных обезьян в корне изменит-

ся, то встанут проблемы не только этического, но и юридического характера. Описанная выше новая систематика гоминоидов – определенный шаг в этом направлении. Если высшие антропоморфные обезьяны (хотя бы только шимпанзе и горилла) могут быть включены в род *Homo*, то есть по сути дела признаны людьми, речь должна пойти об их правах, как о правах личности. Проблема эта в целом крайне сложна, и нельзя торопиться с ее разрешением, впадая в крайности. Однако теперь уже вполне ясно, что проблема, как таковая, существует. Не исключено, что те различия между человеком и шимпанзе (а так же гориллой), которые представлялись нам *качественными*, носят в значительной мере *количественный* характер, однако нет сомнения, что определенные качественные различия все же имеют место. 6–8 миллионов лет независимого развития не могли не сказаться на эволюционном уровне человека и человекообразных обезьян, так что «наверстать упущенное», как мы уже говорили выше, современные обезьяны не смогут: их мозг, несмотря на несомненно высокий уровень организации, все же недостаточно совершенен, чтобы сравниться с мозгом взрослого *Homo sapiens*. Когда Тимоти Джилл говорил о возможности очеловечивания шимпанзе, он, вероятно, имел в виду совершенствование мозга в ряде поколений методами искусственного отбора. Пока об этом можно говорить лишь в принципе.

В заключение нужно отметить, что несмотря на имеющие место споры и некоторые разногласия среди специалистов в оценке систематического положения человека и других гоминоидов, науке XX века удалось бесспорно доказать близкое биологическое родство человека с антропоморфными обезьянами, что дает неопровержимую аргументацию в пользу симиальной теории антропогенеза, разработанной Дарвином.

Библиография

- Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В. Антропология. М.: МГУ. 1999.
- Хэйс Г.Т. Опыт коммуникации с приматами // Америка. 1978. № 260. С. 31–34.
- Coppens Y. Evolution de l'Homme // C. R. Acad. Sci. Ser. Gen. 1986 Vol. 3. N 3. P. 227–243.
- Goodman M. Molecular evidence on the ape subfamily Homininae // Evolutionary perspectives and the new genetics. New York. 1986. P. 121–132.
- Goodman M., Czelusniak J., Page S., Meireles CM. Where DNA sequences place *Homo sapiens* in a phylogenetic classification of primates // Humanity from African

naissance to coming millennia. Witwatersrand/Firenze. 2000. P. 271–279.

Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Evol. 1986 Vol. 22. N 8. P. 160–174.

Kretzoi M. The significance of the Rudabanya prehominid finds in hominization research // Acta biologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1980. Vol. 31. N 4. P. 503–506.

Sidley Ch.G., Ahlquist J.E. The phylogenie of the Hominid primates as indicated by DNA-DNA hybridization // J. Mol. Evol. 1984. Vol. 20. N 1.

Контактная информация:

Зубов А.А. Тел.: (495) 938-59-74. e-mail: physanthrop@iea.ras.ru

HUMAN ANCESTORS (SIMIAN CONCEPT AND MODERN THEORY OF ANTHROPOGENESIS)

A.A. Zubov

Institute of Ethnology and Anthropology, RAS, Moscow

Article contains a brief description of evolutionary lineage from the ancestral mammals, incl. Insectivores and primitive Primates, up to the superfamily Hominoidea and the family Hominidae. Anthropologists try to predict for how long our species Homo sapiens will exist, basing in this prognosis on the comparison with some other, closest taxa, for instance with Australopithecus afarensis, which lived on Earth for nearly 1 million years. It turns out that Homo sapiens, which exists so far for about 200,000 years, seems to have still considerable time to live, but these calculations might be having no sense at all, because new social factors of development could, on one hand, prolong the time of survival, or, on the other hand, shorten it. About 40 million years ago the suborder Anthropoidea came into being, first representatives of which possessed traits of both apes and Prosimii, and were the ancestors of modern Hominoidea, incl. family Hominidae and genus Homo. First Hominids appeared about 7 million years ago and are represented in fossil records by genera Orrorin and Sahelanthropus. Special attention is paid in this article to the place of Man in general classification of living beings. Humans and the great apes differ in their morphology at a family level. There is a controversy now about the relationship between Man and African great apes. Genetic data do not agree with the morphologic classification. First of all Chimpanzees prove to be closer to Homo and have to be classified within this genus as a subgenus Homo (Pan). This phenomenon may be due to different genetic basis of the morphological and genetic markers. Of course, the resemblance between Man and Chimpanzee turns out to be closer than it has long been assumed. The experiments, made by American scientists, showed that Chimpanzee and Gorilla are able to communicate with Humans at a level of 4-5 year-old children, using the deaf-and-dumb alphabet and special equipment. So it was thought that it could be possible to convert an ape into man by a special training. However, there are many natural obstacles to this experiment, first of all morphophysiological stage of brain development, a result of long evolutionary history.

Key words: apes, family Hominidae, species Homo sapiens, classification of living beings

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА. ИСТОРИЯ И ТЕОРИЯ

М.С. Козлова

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва

Еще в XIX веке выделились три подхода к происхождению человека: как носителя разума (универсальный эволюционизм), как биологического вида (антропология, биологический эволюционизм), и как субъекта социальных отношений, производящего орудия (трудовая теория антропогенеза). В XX веке сформировался еще один подход к человеку и его эволюции – как компоненту отдельных экосистем (антропоэкология), или элементу биосферы в целом (биосферология, глобальный эволюционизм). В настоящее время специальными вопросами происхождения человека как биологического вида занимаются палеоантропологи. Эволюционная антропология как наука понимается шире. Она направлена на построение объективной теории антропогенеза на основе не только палеонтологического, но и неонтологического материала. Эволюционная антропология как самостоятельное научное направление начала развиваться после выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871). У ее истоков стояли также Э. Геккель, Т. Гексли, К. Фогт. Со второй половины XIX века естественный отбор традиционно считается ведущим фактором эволюционного процесса, включая антропогенез. Схема эволюции гоминид долгое время изображалась в виде древа (геккелевская традиция), пока эта модель не была поставлена под сомнение благодаря последним палеоантропологическим данным. В настоящее время модель типа «дерево» вытесняется другими: типа «куст» и «сеть». Некоторые современные антропологи, руководствуясь не дарвиновской парадигмой, а результатами изучения эволюции локомоторного аппарата, черепа и мозга, стали склоняться к теории номогенеза, или эволюции на основе закономерностей, Л.С. Берга. Однако Л.С. Берг, не имея четких представлений о механизмах эволюционного процесса, не смог ничего противопоставить дарвиновской триаде: «изменчивость – наследственность – отбор», поэтому дарвинизм до сих пор считается хорошо обоснованной и «работающей» теорией эволюции, а также хорошо зарекомендовавшей себя методологией эволюционно-биологических, в том числе эволюционно-антропологических, исследований.

Ключевые слова: адаптация, дарвинизм, естественный отбор, монофилия, полифилия, эволюционная антропология, эволюция человека

Введение

Еще в XIX веке выделились три подхода к происхождению человека: как носителя разума (универсальный эволюционизм), биологического вида (антропология, биологический эволюционизм), и субъекта социальных отношений, производящего орудия (трудовая теория антропогенеза). В XX веке сформировался еще один подход к человеку и его эволюции – как компоненту отдельных экосистем (антропоэкология), или элементу биосферы в целом (биосферология, глобальный эволюционизм).

В настоящее время специальными вопросами происхождения человека как биологического вида занимаются палеоантропологи. Эволюцион-

ная антропология как наука понимается шире. Она направлена на построение объективной теории антропогенеза на основе не только палеонтологического, но и неонтологического материала.

Наша статья посвящена представлениям о происхождении человека, филогении и факторах эволюции, которые постоянно трансформируются в связи с поступлением нового фактического материала и сменой научно-методологических парадигм. Однако исторически так было не всегда. Для того чтобы эволюционная антропология могла возникнуть как наука, выработав собственные методы и предмет изучения, было необходимо внедрение не только эволюционной идеи в умы антропологов, но и научного мировоззрения в общественное сознание.

Соображения относительно естественной родословной человека высказывались учеными-эволюционистами и в первой половине XIX века, например, Ж.Б. Ламарком и К.Э. Бэр, но время для теории эволюции и теории антропогенеза как научных направлений тогда еще не пришло. Однако во второй половине XIX века, особенно в Англии, когда идея прогресса больше уже не могла мирно уживаться с библейской доктриной божественного сотворения мира, потребовался мировоззренческий прорыв в естествознании (эволюционизм взамен креационизма), для того чтобы развитие науки не отставало от развития техники и технологий, способствуя также социально-экономическому прогрессу. И этот прорыв во многом помог совершить Ч. Дарвин, продемонстрировав подлинно научный подход к проблеме в своих книгах «Происхождение видов» (1859) и «Происхождение человека и половой отбор» (1871).

У истоков эволюционной антропологии

Эволюционная антропология занимается изучением эволюции гоминид и происхождения *Homo sapiens* как биологического вида. В качестве самостоятельного научного направления она оформилась с момента постановки вопроса о филогенетической связи человечества с животным миром и факторах антропогенеза Ч. Дарвином, который ввел идею эволюции в антропологию, положив этим начало специальному исследованию процесса становления человека. В настоящее время, как и ранее, не все ученые-эволюционисты непременно оказываются приверженцами дарвинизма, обоснованно отвергая теорию постепенного происхождения видов путем естественного отбора. То же самое можно сказать и о дарвиновской концепции полового отбора по отношению к эволюции человека.

Таким образом, чувствуя Ч. Дарвина и отмечая вклад последнего в развитие антропологии, нельзя закрывать глаза на всю когнитивную историю науки. Необходимо помнить, что многие крупные специалисты в своих областях не соглашались с ним по ряду положений его теории или отвергали дарвиновское учение в целом, считая его в корне неверным. Однако именно Ч. Дарвину удалось придать эволюционной идее легитимность, а теории антропогенеза официальный статус научного направления. Этот факт уже вошел в анналы истории биологии и навсегда останется там, даже если все теоретические положения

дарвинизма будут опровергнуты ее новыми достижениями. И здесь нет никакого противоречия, поскольку развитие науки, являясь составляющей общего процесса развития цивилизации, происходит по определенным законам.

Социальная история науки часто отстает от когнитивной ее истории на 100–200 лет, потому что как институт наука консервативна и гораздо ближе к обществу, которому служит, чем к передовым личностям среди ученых. Она также склонна запоминать в качестве пионеров деятелей не когнитивной, а социальной своей истории, т.е. тех, кто был впервые услышан обществом. Таковым, в частности, и оказался Ч. Дарвин. Интересно также, что сам он не был уверен до конца в правильности собственной теории, лишь высказав в печати свои соображения по поводу видообразования путем отбора, связанного с размножением. Впоследствии он вообще отошел от нее, а термин «естественный отбор» признал неудачным, не имея четких представлений о сути самого понятия [Чайковский, 2003].

Однако это не помешало дарвинизму сделаться доминирующим направлением эволюционной мысли и даже выступать в качестве методологии эволюционно-биологических исследований – явление вполне обычное для социальной истории науки. Более того, многие ученые воспринимают понятия дарвинизма и эволюционизма как синонимы. Для них, кто отвергает дарвинизм, претендующий на статус современной теории эволюции, является креационистом. С позиций когнитивной истории науки это должно казаться странным. Однако в моменты обострения конкуренции за умы между наукой и религией дарвинизм, по мнению его адептов, может выступить в качестве единственной альтернативы религиозному мировоззрению. При этом никого не волнует, что сам Ч. Дарвин был добрым христианином и ходил в церковь.

В книге «Происхождение человека и половой отбор», появившейся в феврале 1871 года, Ч. Дарвин отметил, что выбрал человека в качестве конкретного вида для приложения к нему идеи естественного происхождения видов, которая уже победила в биологии идею независимых творений. Однако общество ждало от него именно теории антропогенеза, подразумевавшей не только объяснение хода и механизмов эволюции, но и выведение научно обоснованной родословной человека от животных предков. Создать же такую теорию на основе одной лишь идеи естественного отбора было невозможно, поэтому Ч. Дарвину пришлось обратиться к специальным исследова-

ниям в этой области, которые проводились сравнительными анатомами и палеонтологами.

Из анализа его работ («Автобиографии», записных книжек) следует вывод, что дарвиновские представления о происхождении человека в общих чертах сформировались одновременно с представлениями о происхождении и развитии всего органического мира. В своей «Автобиографии» Ч. Дарвин писал, что еще в 1837 или 1838 году, убедившись в изменчивости видов, он заключил, что и человек должен подчиняться тому же закону. Начав собирать факты, Ч. Дарвин еще долго не собирался выступать с ними в печати. Из путешествия на «Бигле» он вернулся в Англию 2 октября 1836 года, а в июле 1837 года начал свою первую записную книжку о «трансмутации видов» (см. «Автобиографию»). В ней Ч. Дарвин поставил вопрос о грани между животным и человеком. Возникновение мыслящего существа было для него всего лишь возникновением еще одного вида в истории Земли, закономерным результатом развития живой природы. При этом он допускал, что с подобными взглядами на место человека в мироздании согласятся, возможно, лишь самые передовые мыслители.

В других записных книжках о «трансмутации видов» (книжки Д и Е), относящихся к 1838–1839 годам, имеются заметки, сделанные Ч. Дарвином [Darwin, 1987] относительно филогенетической связи человека с животным миром. Так, в книжке Д он писал, что обезьяна и человек находятся между собой в отношениях, аналогичных отношениям гусеницы и бабочки. А в книжке Е им было отмечено, что рудимент хвоста является доказательством естественного происхождения человека. Однако Ч. Дарвин считал недопустимым затрагивать вопрос о человеке в общем контексте теории естественного отбора, поэтому ограничился в заключительной главе «Происхождения видов» фразой: «...много света будет пролито на происхождение человека и на его историю».

Доказательства связи человечества с животным миром Ч. Дарвин привел в книге «Происхождение человека и половой отбор», в частности, рассматривая особенности поведения млекопитающих. В результате сравнительного изучения он пришел к выводу о количественном отличии интеллектов и отсутствии качественной специфики человека. Во многих чувствах и инстинктах животных им было обнаружено много общего с человеческими чувствами и инстинктами. Это – инстинкт самосохранения, любовь к своему потомству, удовольствие и страдание. Ч. Дарвин отметил, что собаки способны к юмору, обладают воображением и видят сны, думая о прошедших событиях.

Хищникам свойственна взаимопомощь во время охоты. Обезьяны могут быть мстительны, им знакомо чувство собственности. Он считал, что в умственных способностях между человеком и высшими млекопитающими не существует коренного различия. В XX веке многие авторы критиковали это положение дарвиновской концепции, совершенно не учитывая того исторического и культурного контекста, в котором она формировалась. В частности, что общая атмосфера в биологии того времени была креационистской и даже серьезные ученые часто вводили «Творца» в цепь своих рассуждений.

Для обоснования своей концепции Ч. Дарвин также использовал и собранный им самим материал, и данные других натуралистов, по рудиментам и атавизмам. По его мнению, о родстве человека с животными должны свидетельствовать такие рудименты как червеобразный отросток слепой кишки (аппендикс), остатки хвостовых позвонков (копчик), мигательная перепонка (третье веко), и атавизмы вроде случаев гипертрихоза или увеличения числа молочных желез.

Однако этого было явно недостаточно. Проблема уже ставилась более широко. К основным вопросам антропогенеза, как и сейчас, относились вопросы о непосредственных предках человека, времени и месте его возникновения, а также о факторах эволюции. Имевшийся в распоряжении ученых XIX века эмпирический материал не удовлетворял намеченной задаче. Человека они могли сравнивать лишь с наиболее близкими к нему в анатомическом отношении современными антропоидами. Палеонтология приматов тогда только делала свои первые шаги.

В эпоху Ч. Дарвина уже были известны некоторые виды плиопитеков и дриопитеков. Ископаемые люди были представлены несколькими особями европейских неандертальцев и кроманьонцев. Отдельные находки третичных антропоидов и плейстоценовых гоминид сами по себе не являлись подтверждением факта эволюции человека как последовательного видообразования (происхождения одних видов от других). Палеоантропологический материал еще не позволял реконструировать весь процесс антропогенеза, а без утверждения эволюционной идеи в антропологии это направление вообще не могло выделиться на правах науки.

Для обоснования идеи происхождения человека от животных предков ученым приходилось полагаться, главным образом, на данные, полученные благодаря неонтологическим исследованиям. Вопрос о сходстве в строении тела у человека и млекопитающих животных был уже хорошо раз-

работан К. Фоггом и Т. Гексли в 1863 году. Ч. Дарвин воспользовался выводами их сравнительно-анатомических и сравнительно-эмбриологических исследований человека и других приматов. Выяснилось, что человеческий зародыш отличается от зародышей обезьян только на последних ступенях своего развития, и что мозг антропоидов ближе к мозгу человека, чем низших обезьян. Симиальная гипотеза (происхождения человека от обезьяноподобных предков), сформулированная Т. Гексли и К. Фоггом, легла в основу дарвиновской концепции антропогенеза. Однако они соглашались с Ч. Дарвином не по всем вопросам.

Дарвиновская теория происхождения видов была для Т. Гексли и К. Фогга всего лишь признанным многими вариантом трансформизма, которому необязательно следовать в деталях. Так, Т. Гексли представлял себе преобразование организма антропоида в человеческий организм не иначе как в результате резкого скачка (или макромутации, выражаясь современным языком), а вовсе не в процессе постепенного видообразования под влиянием естественного отбора. К. Фогг, за несколько лет до Ч. Дарвина высказавший в печати мысль о происхождении человека от антропоидов посредством прогрессивного отбора, склонялся к полифилетической модели формирования современного человечества, т.е. признавал существование (на разных континентах) нескольких, конвергентно сходящихся, линий эволюции.

Особое место в истории эволюционной антропологии занимают работы Э. Геккеля, которого можно отнести к сторонникам Ч. Дарвина, несмотря на его натурфилософские представления о развитии природы. Антропологию Э. Геккель рассматривал лишь как часть зоологии, считая, что понять место человека в природе можно только благодаря изучению его естественной истории. В частности, он увлекался сравнительной эмбриологией и построением филогенетических схем.

В своей «Генеральной морфологии организмов» (1866) Э. Геккель показал, что человек подчиняется биогенетическому закону и у него, подобно другим организмам, существует связь между онтогенезом и филогенезом. Он пришел к выводу, что и анатомически и филогенетически высшие обезьяны ближе к человеку, чем к низшим обезьянам. Выделив на родословном древе филогенетическую линию, идущую от полуобезьян к обезьянам, и далее к *Homo sapiens*, Э. Геккель предсказал промежуточное звено между азиатскими антропоидами и человеком, назвав эту форму ископаемых приматов *Pithecanthropus* («обезьяночеловек»). Питекантропа, точнее кости, которые были впоследствии признаны его останками, впервые

обнаружил Е. Дюбуа. Находясь под впечатлением от прогноза, сделанного Э. Геккелем, он организовал в 1890-х годах систематические раскопки на о. Ява, которые принесли желанный результат.

Позднее Э. Геккель развил свои представления о происхождении человека в специально посвященном этой проблематике труде «Антропогенез» (1874). Он показал, что человеческий зародыш проходит в своем развитии ряд стадий, отражающих, по мнению Э. Геккеля, тот путь, который был пройден человечеством в процессе его естественной истории. На разных стадиях онтогенеза зародыш человека обладает отличительными чертами строения рыб, затем амфибий, и, наконец, млекопитающих. В определенный момент он напоминает зародыш обезьяны, после чего возникает организация, присущая человеку. Э. Геккель полагал, что эволюцию высших человеческих функций, таких как духовная деятельность, можно понять, лишь опираясь на онтогенез. Большое значение в развитии духа и усовершенствовании мозга он придавал речи.

Как и Ч. Дарвин, Э. Геккель придерживался монофилетической модели эволюции человека, считая, что от одного вида лишенных речи древнейших людей произошло множество человеческих рас. Однако эволюционные воззрения Э. Геккеля в целом включали в себя элементы и дарвинизма и ламаркизма. Причем эволюция у него часто сводилась к прямому приспособлению, что исключало необходимость естественного отбора. Просто Э. Геккель, подобно многим современникам Ч. Дарвина, принял дарвинизм не как абсолютную истину во всех его положениях, а как идею изменчивости видов в форме авторской теории, но теории, требующей дальнейшего развития.

Поиском дополнительных факторов эволюции, включая антропогенез, занимались и другие естествоиспытатели, считавшие себя дарвинистами. И.И. Мечников стремился открыть имманентный закон усложнения организации в филогенезе, хотя исследования его не увенчались успехом. Естественный отбор он не отрицал и в ходе эволюции человека, однако не рассматривал его как каузальный фактор возникновения новых видов и рас. Когда И.И. Мечников увлекся антропологией, он попытался приложить свои взгляды на видообразование к человеку. Результаты его антропологических исследований, в частности представления об эволюции человека в прошлом, настоящем и будущем, были опубликованы в виде статей в 1870-е годы (главным образом в «Вестнике Европы»).

Ученый полагал, что не только человеческие расы возникли внезапно, подобно расам некото-

рых животных (белые кролики, черные лисицы), но и сам человек как вид появился сразу в результате скачка (по-современному, макромутации). Таким образом, своим происхождением он обязан остановке зародышевого развития, имевшей место у какой-то из третичных антропоморфных обезьян [Мечников, 1904].

Не все крупные ученые XIX века приняли симиальную гипотезу. Например, основоположник современной эмбриологии и российской антропологии К.Э. Бэр, переехавший в 1834 году из Кенигсберга в Петербург по приглашению Российской академии наук, придерживался иного мнения. В результате сравнительно-анатомического исследования скелетов он пришел к выводу, что происхождение человека от обезьяны было бы парадоксально. Небольшая же степень сходства, которого нельзя отрицать, основывается, в частности, на том, что человек организован для прямохождения, а обезьяны приспособлены для жизни на деревьях [Бэр, 1865].

Исходя из особенностей анатомического строения, К.Э. Бэр относил человека к млекопитающим, но отделял его от приматов. Из-за вертикального положения тела он включил всех людей в особый отряд, выделив, таким образом, независимую филогенетическую ветвь. Человеческая родословная оставалась для К.Э. Бэра загадкой до конца жизни. Лучшим подтверждением симиальной гипотезы для него могла бы служить переходная форма между человеком и обезьянами, но таковой не было. Ему оставалось лишь предположить, что человек произошел путем быстрого зародышевого сдвига внутри какого-то, пока неизвестного, вида третичных млекопитающих.

Интересно, что сам Ч. Дарвин, теорию которого не принял К.Э. Бэр, считал его одним из своих предшественников. В работе «О папуасах и альфурах» (1859), выполненной на базе краниологической коллекции из Анатомического кабинета Академии наук в Петербурге, К.Э. Бэр отстаивал идею видового единства человечества, полагая, что все расы произошли из одного корня. При объяснении процесса расовой дифференциации влиянием разнообразных условий среды он применил к человеку идею трансформизма, выступив по данному вопросу в печати раньше Ч. Дарвина.

Многие авторы также причисляют К.Э. Бэра к предшественникам Ч. Дарвина. На самом деле эти ученые были современниками. Просто они руководствовались различными подходами. Человек интересовал К.Э. Бэра в первую очередь как носитель разума, возникновение которого на Земле было закономерно в силу всеобщего закона природы, сформулированного им в 1834 году.

Однако, несмотря на то, что благодаря К.Э. Бэру антропологическая наука в России появилась вообще, «линия Бэра» в отечественной антропологии оборвалась после его отъезда в Дерпт (в 1867 году), а «линия Дарвина» стала успешно развиваться.

Дарвинизм начал распространяться в России уже в 1860-е годы, почти не встречая конкуренции в лице альтернативных концепций. Слабое распространение иных точек зрения на законы эволюции и личные предпочтения лидеров отечественной биологии оказали судьбоносное влияние на развитие эволюционных направлений в естественных науках, включая антропологию.

Безусловно, и ранее среди российских естествоиспытателей были ученые (Г.Е. Щуровский, К.Ф. Рулье), которые не только сами придерживались эволюционных убеждений, но и прививали их молодому поколению исследователей. Еще в начале 1850-х годов вокруг профессора Московского университета К.Ф. Рулье сформировалась группа молодых ученых (А.П. Богданов, Я.А. Борзенков, В.Н. Радаков, Н.А. Северцов, С.А. Усов), составившая первую в мировой биологии додарвиновской эпохи школу зоологов-эволюционистов.

Ознакомившись с книгой Ч. Дарвина, ученики К.Ф. Рулье отметили сходство его взглядов на эволюцию (в экологическом аспекте) с дарвиновской теорией происхождения видов. К.Ф. Рулье также считал, что организация животного может быть понята только в единстве с условиями окружающей среды. С этих позиций он подходил и к палеонтологическим исследованиям.

Впоследствии все ученики К.Ф. Рулье приняли дарвинизм. Профессор Московского университета А.П. Богданов уже в начале 1860-х годов ввел его в зоологию. Выбор теории эволюции, а, следовательно, методологии исследований, сделанный А.П. Богдановым, определил стратегию развития отечественной эволюционной антропологии. Увлечшись краниологическими исследованиями в 1860-е годы, он первым выступил с проектом чтения университетского курса антропологии. В 1870-е годы А.П. Богданов посвятил много времени пропаганде дарвинизма среди ученых и студентов. После выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» [Дарвин, 1871] он решил применить идею эволюции и к человеку.

Являясь талантливым преподавателем и организатором науки, А.П. Богданов всегда подчеркивал роль антропологии в развитии общих проблем естествознания и определил ее место в системе биологических дисциплин в качестве продолжения зоологии, которая без этого представ-

ляет лишь частный интерес. Человека он рассматривал как конечное звено в цепи животных форм, отводя «первобытнику» промежуточное положение между антропоидами и современными людьми. Согласно А.П. Богданову, человек возник в силу закона усложнения организации в соответствии с определенными условиями среды, причем «первобытник» был звеном, указывающим на связь антропологии с палеонтологией и зоологией, а также с археологией и историей.

Хотя сам А.П. Богданов проблемами антропогенеза не занимался, он уделял большое внимание палеоантропологическим исследованиям, понимая, что эволюционная антропология может выделиться в качестве научного направления только в результате соединения принципов эволюционизма (дарвинизма) с данными палеоантропологии. В ископаемых находках А.П. Богданов видел главное доказательство исторической изменчивости форм человека. Много было сделано также его учеником Д.Н. Анучиным, поставившим науку о происхождении человека на фактическую основу. Поскольку в XIX веке палеоантропологического материала для теоретических построений в этой области имелось недостаточно, Д.Н. Анучин не стремился к созданию собственных концепций, зато придавал исключительное значение фактам. Ни одна теория не могла заставить его забыть о важности какого-то факта, только новые факты.

Научная деятельность Д.Н. Анучина началась сразу же после окончания Московского университета в 1867 году. Он учился на естественном отделении физико-математического факультета. Курс зоологии вел А.П. Богданов, антропологические исследования которого сильно увлекали Д.Н. Анучина. В 1873 году он сдал экзамены на степень магистра зоологии, представив фундаментальную работу по эволюции приматов: «Антропоморфные обезьяны и низшие типы человечества». В этом очерке им были собраны все известные в то время данные по анатомическому строению скелета, мускулатуры и мозга высших приматов. Д.Н. Анучин принял симиальную гипотезу и закон естественного отбора, но саму дарвиновскую концепцию происхождения человека признавал только в общих чертах. Так, основываясь на результатах сравнительно-анатомических исследований, он согласился с Г. Клаачем, что человек и современные обезьяны произошли от общих неспециализированных предков, а своим сходством обязаны конвергенции [Анучин, 1874].

Кроме того, Ч. Дарвин полагал, что человечество развивалось монофилетически, а его прародиной была только Африка, где до сих пор жи-

вут крупные антропоиды – шимпанзе и горилла. Находка питекантропа, сделанная в 1890-х годах на о. Ява, заставила Д.Н. Анучина признать и Азию прародиной человека. Однако он не утверждал, что питекантроп являлся нашим прямым предком, лишь предположив, что на огромной территории Азии обитало много форм древнейших людей [Анучин, 1922].

Изучив останки неандертальцев и кроманьонцев, обнаруженные в палеолитических слоях Европы, Д.Н. Анучин решил, что первые из-за быстрой смены видов не могли быть предками последних, и что линий эволюции человека было несколько. Свои взгляды на антропогенез он обобщил в книге «Происхождение человека» [Анучин, 1922].

Формирование отечественной эволюционной антропологии как научного направления завершилось к 1930-м годам. Закономерности антропогенеза стали изучаться посредством приматологических, эволюционно-морфологических и палеоантропологических исследований. Дарвинизм служил методологической платформой, на которой происходило развитие представлений о биологической эволюции гоминид. В основу теории антропогенеза легли такие положения как симиальная гипотеза, закон естественного отбора и стадильная концепция. Эволюционная антропология в России, несмотря на некоторые концептуальные особенности в отдельные периоды (развитие трудовой теории Ф. Энгельса, влияние неоламаркистских представлений Т.Д. Лысенко), всегда была дарвинистской. В этом она мало отличалась от европейской и американской эволюционной антропологии.

Теория эволюции и антропогенез

Проблемы антропогенеза в двадцатом веке, как и в девятнадцатом, интересовали не только профессиональных антропологов. Более того, последние занимались главным образом специальными палеоантропологическими и приматологическими исследованиями, создавая свои теоретические построения на готовой методологической платформе, роль которой обычно играл дарвинизм. Автогенетические концепции эволюции человека Ф. Вайденрайха и Г.Ф. Осборна являлись скорее исключением, а в наши дни просто кажутся устаревшими не только антропологам-дарвинистам, но и приверженцам других направлений эволюционизма.

Кризис дарвинизма начала XX века завершился синтезом этого направления эволюционизма с

генетикой в форме синтетической теории эволюции (СТЭ). Этот синтез имел сложный и неоднозначный характер, поскольку проводился в русле двух стратегий. Этот вопрос был детально исследован Э.Н. Мирзояном, получив отражение в целом ряде публикаций.

В 1926 году С.С. Четвериков соединил принципы популяционной и эволюционной генетики с дарвиновскими идеями борьбы за существование и естественного отбора. На базе популяционистской стратегии в 1937 году Ф. Добржанский создал теорию микроэволюции. В 1942 году Дж. Хаксли, распространив законы популяционной генетики на надвидовой уровень, попытался объяснить закономерности макроэволюции. Вторая стратегия, организмоцентрическая, реализовывалась в трудах И.И. Шмальгаузена. Полностью он изложил свою концепцию, объединяющую принципы микро- и макроэволюции, в книге «Проблемы дарвинизма» [Шмальгаузен, 1946]. В ней И.И. Шмальгаузен осуществил синтез эволюционной морфологии, генетики, экспериментальной эмбриологии и экологии. Его подход частично преодолевал недостатки популяционистской стратегии, к которым можно отнести абсолютизацию законов микроэволюции, а отсюда невозможность объяснения сальтаций, возникновения типов, отсутствия переходных форм и некоторых других явлений.

Таким образом, мы имеем две синтетических теории эволюции. В основу одной из них лег, главным образом генетический с элементами экологии, подход Дж. Хаксли, а в основу другой – комплексный подход И.И. Шмальгаузена, вобравший в себя популяционистский и типологический подходы. Пытаясь применить новые достижения биологического эволюционизма в своих исследованиях, палеоантропологи обычно четко не представляют, о какой из этих двух теорий собственно идет речь.

Какой же конкретный вклад был внесен каждым из создателей своего варианта СТЭ в развитие эволюционной антропологии? Дж. Хаксли [Huxley, 1942] выделил два вида прогресса в живой природе: ограниченный и неограниченный. Ограниченный прогресс возможен для всех направлений эволюционного процесса, за исключением того, которое привело к человеку. Неограниченный прогресс был характерен только для одной филетической линии. Завершающим этапом ее развития и стал антропогенез. Все остальные линии постепенно приобретали различные черты специализации, мешавшие дальнейшему повышению уровня организации. Причем Дж. Хаксли считал, что стадия концептуального мышления в ходе эволюции больше никогда уже не возникнет, даже если человечество исчезнет.

Ранее понятие ароморфоза (термин А.Н. Северцова), а возникновение человека и явилось крупным ароморфозом в эволюции позвоночных животных, И.И. Шмальгаузен [Шмальгаузен, 1939] было связано не только с усложнением морфофизиологической организации, но и с расширением среды обитания. И.И. Шмальгаузен отметил возможность ее беспредельного расширения в случае, когда какой-нибудь вид завладеет всей поверхностью планеты и ее жизненными ресурсами. Он займет господствующее положение над остальными видами, подчинив всю планетную среду своим потребностям. Такой высший этап ароморфного развития характеризуется, следовательно, не приспособлением к среде, а наоборот, приспособлением среды к нуждам данного организма. Этот последний мыслимый этап эволюции в настоящее время достигнут только человеком. И.И. Шмальгаузен назвал его эпиморфозом.

Начало антропогенеза было связано с типичным ароморфозом, который, согласно И.И. Шмальгаузену, состоял в переходе к прямохождению и освобождении рук для изготовления орудий. Становление человека происходило, прежде всего, в направлении прогрессивной эволюции головного мозга, что позволило ему стать опасным конкурентом для других животных видов в овладении жизненным пространством. Высокая степень сложности коры больших полушарий и орудия труда дали человеку большие возможности. Именно эпиморфоз создал ту высшую биологическую основу, на которой впоследствии пошло дальнейшее развитие человечества, определяемое уже социальными факторами. Благодаря культуре и общественным формам организации труда появилась возможность преобразования внешней среды, что выражается, например, в строительстве жилищ или увеличении продуктивности территории при использовании природных ресурсов.

Таким образом, И.И. Шмальгаузен ввел в теорию эволюции положение о специфике человека, причем не только морфофизиологической, связанной с его общественно-трудовым образом жизни, но и экологической, в связи с которой находится разрастание ареала человечества как вида на Земле (а в будущем и за ее пределами). Понятие эпиморфоза было сформулировано И.И. Шмальгаузену до начала эры освоения космоса. Однако его представления об экологической сущности человека заложили теоретическую основу для дальнейших антропологических исследований в этой области.

Механизм возникновения ароморфозов является одной из нерешенных проблем теории биологической эволюции и теории антропогенеза.

А для биологов, сводящих весь эволюционный процесс к видообразованию путем постепенного накопления мелких изменений благодаря естественному отбору, этот вопрос в принципе не решаем. Дарвинизм как теория видообразования, но не теория эволюции (вот в чем парадокс, если вспомнить о роли Ч. Дарвина в социальной истории биологии!), в качестве методологии исследований не подходит для решения такой задачи.

К счастью, существует не одна модель видообразования. Помимо градуалистической модели (постепенного видообразования) учеными были предложены пунктуалистская (прерывистого равновесия) и сальтационистская (внезапного возникновения новых видов). Причем все они признаны сообществом дарвинистов в целом. Сторонники градуалистической модели, подобно Ч. Дарвину, рассматривают эволюцию как непрерывный и постепенный процесс. К ним относятся, в частности, генетики, которые сводят эволюцию к изменению генных частот в популяциях. Пунктуалисты придают большое значение случайным факторам, таким как дрейф генов и крупные мутации. Пунктуалистская концепция отличается от сальтационистской тем, что переход от вида к виду с ее позиций не отождествляется со скачком в одном поколении, а происходит вследствие накопления мутаций посредством отбора.

Сальтационистские концепции получили широкое распространение в последние десятилетия XX века. Некоторые сторонники теории Ч. Дарвина, например, палеонтолог Л.П. Татаринцов, убеждены, что допущение ограниченного участия изменений сальтационного характера в эволюционном процессе не является принципиальным отходом от дарвинизма. Ведь такой способ серьезных морфологических перестроек в организме представляется наиболее вероятным. Просто все подобные изменения не обходятся без естественного отбора. Само развитие биологии подводит к выводу о возможном переплетении в ходе эволюции разных процессов. Иными словами, все альтернативные модели видообразования имеют право на существование.

Ключевым ароморфозом в антропогенезе явился бипедализм. Объяснений перехода некоторых третичных приматов к двуногой локомоции в научной литературе встречается великое множество, но все они мало убедительны. Дарвинисты обычно считают бипедализм адаптацией к новым условиям среды. Отсюда столько «экологических» гипотез на этот счет.

Одни авторы, начиная с Ч. Дарвина, в качестве причины называли переселение предков гоминид из тропического леса в саванну, рассмат-

ривая вертикальное положение тела и освобождение рук от локомоторной функции для функции защиты как способ решения проблем, связанных с опасностями существования на открытых пространствах. Другие, подобно Г.Ф. Осборну, объясняли преимущество двуногой локомоции особенностями передвижения по скалам и вообще образом жизни в горах. Третьи подразумевали под новой средой обитания на каком-то этапе эволюции высших приматов, ставших предками человека, водную среду: на морском побережье, или на берегах пресных водоемов. Бипедализм и редукция волосяного покрова во всех «водных» гипотезах трактуются как следствие почти постоянного пребывания приматов в воде во время засухи в саванне с целью добывания пищи, т.е. собирательства с помощью рук.

Можно придумать много гипотез происхождения бипедализма, если исходить из посылки, что здесь имела место адаптация. А если нет? Благодаря достижениям современной биологии выяснилось, что различные преадаптации встречались в истории развития органического мира ничуть не реже адаптаций.

Согласно последним палеоантропологическим и палеоэкологическим данным, древнейшие австралопитеки, передвигавшиеся на двух ногах, жили в тропическом лесу, как их предки и родственники – обезьяны, т.е. приматы с другими типами локомоции. Это оказалось достаточным основанием для распространения новых альтернативных гипотез, не связанных с объяснением происхождения бипедализма как адаптации к природным изменениям, поскольку среда обитания в эпоху первых австралопитеков пока еще оставалась стабильной.

Таким образом, существует лишь одно правдоподобное объяснение феномена бипедализма: появление двуногих приматов было запрограммировано самим ходом эволюционного процесса, его закономерностями, и произошло в результате независимых от внешней среды онтогенетических перестроек, в частности фетализации, о чем свидетельствует и преобразование формы черепа в антропогенезе. Термин «фетализация» (от лат. *foetus* – зародыш) еще в XX веке широко распространился в эволюционно-биологической литературе. Это явление стали рассматривать в качестве дополнительного механизма эволюции даже дарвинисты, например Р.К. Левонтин.

Концепция антропогенеза, основанная на роли фетализации, была сформулирована сравнительным анатомом Л. Больком [Bolk, 1926]. На заседании Анатомического общества во Фрейбурге им был сделан на эту тему специальный док-

лад. Л. Больк видел в появлении прямоходящего человека с большим мозгом и редуцированным волосатым покровом, сохранившего во взрослом состоянии эмбриональные черты других высших приматов, результат замедления развития (ретардации). Определение «человек – это половозрелый зародыш обезьяны» стало исходным пунктом его концепции. Эту концепцию можно назвать автогенетической. Л. Больк не учитывал влияния среды, т.е. экологических факторов, полагая, что биологическая эволюция человека происходила исключительно в силу внутренних, функциональных, причин.

Таким образом, Л. Больк рассмотрел лишь один аспект антропогенеза – физиологический, высказав свое мнение только по поводу происхождения человека как организма. Однако другие ученые, например, палеонтолог Д.Н. Соболев, считали омоложение таксонов (в том числе человека как вида), благодаря обратимости эволюции, обычным явлением в истории органического мира. основополагающим принципом такого подхода к эволюционному процессу является тождественность законов эмбрионального и филогенетического развития [Соболев, 1924].

Антропогенез является лишь фазой, или направлением, эволюционного процесса. Все зависит от концептуального подхода и от специализации исследователя. Филогенез до Ч. Дарвина, а также нередко и после него, ученые, особенно палеонтологи, понимали как аналог онтогенеза, т.е. как запрограммированный процесс. Ч. Дарвин был первым, кто ввел в теорию эволюции принцип случайности, освободив ее, по мнению многих авторов, от старого груза «телеологических» представлений. Принцип случайности, подразумевающий взгляд на эволюцию как на стохастический процесс (или совокупность стохастических процессов), безусловно, в то время был новшеством.

Однако Ч. Дарвин не создавал теории макроэволюции, он предложил лишь концепцию видообразования, основанную на дивергенции и механизме действия естественного отбора. Таким образом, принцип случайности был им сформулирован лишь по отношению к микроэволюции, закономерности которой в наши дни переносят на весь эволюционный процесс только самые ортодоксальные приверженцы СТЭ, ее популяционистской версии (см. выше), в основном исследователи в области генетики популяций. Вместе с тем, Ч. Дарвин не отрицал и явления конвергенции в истории органического мира, а от введенного им в биологию умозрительного понятия естественного отбора впоследствии отказался [Чайковский, 2003].

Естественно, что организмы, не способные жить, вымирают, т.е. элиминируются самим ходом эволюции. Особо удачные вариации, напротив, усиленно размножаются и распространяются, вытесняя менее совершенные формы. Ю.В. Чайковский считает самым удачным для обозначения этого явления термин «расплод». Все сказанное подводит к мысли, что можно построить другую эволюционную теорию, на том же фактическом материале, но на принципах, альтернативных дарвиновским. Таких концепций, в том числе антропогенеза, известно много, однако наиболее обоснованной является теория номогенеза, или эволюции на основе закономерностей, Л.С. Берга.

Сравнив свою теорию с учением Ч. Дарвина, Л.С. Берг выделил десять противоположных принципов обеих концепций. Так, он противопоставил монофилии полифилию, дивергенции конвергенцию, постепенному накоплению мелких изменений «мутационные взрывы». Кроме того, Л.С. Берг считал, что в основе эволюционного процесса лежат не случайные вариации у некоторых индивидов, а закономерности, которые проявляются сразу в многочисленных группах особей на обширных территориях. Причем наследственных вариаций существует не безграничное, а ограниченное число, и идут они не по всем, а только по определенным направлениям. Естественный отбор Л.С. Берг, как и Д.Н. Соболев, не считал фактором прогрессивной эволюции. Он видел в отборе в первую очередь фактор вымирания организмов, придавая ему также консервативное значение – функцию охраны нормы [Берг, 1922].

Эволюцию Л.С. Берг рассматривал как процесс развертывания уже существующих задатков. Он отметил, что появление новых признаков происходит не случайно, а в соответствии с определенными закономерностями. Случайностям в эволюционном процессе нет места. Высшие признаки появляются у низших групп задолго до того, как разовьются у организмов, стоящих выше в системе. Такое филогенетическое ускорение, согласно Л.С. Бергу, можно наблюдать и в антропогенезе. Например, неандертальцу были свойственны некоторые признаки, в частности глубокие полости в коренных зубах и большой объем головного мозга, зашедшие в своем развитии дальше, чем у современного человека. Эти признаки могли развиться в силу внутренних (автономических) причин, независимо от влияния внешней среды.

Интересно, что позднее некоторые антропологи стали склоняться именно к такому взгляду на антропогенез, не следуя дарвиновской парадигме, а опираясь на фактический материал. Так, в результате изучения эволюции локомоторного

аппарата, черепа и мозга гоминид был сделан вывод, что эволюционный процесс определяется больше номогенезом, чем адаптивными механизмами [Groves, 1989].

Почему же теории Л.С. Берга учеными, в том числе антропологами, всегда уделялось значительно меньше внимания, чем теории Ч. Дарвина? Л.С. Берг не имел четких представлений о механизмах эволюционного процесса. Он смог предложить взамен дарвиновской триады (изменчивость – наследственность – отбор) лишь никому неизвестные имманентные причины прогрессивного развития и пока не выясненную роль ландшафтов в появлении у живущих там организмов неслучайных вариантов изменчивости признаков, в частности определенной формы головы у человека. Тогда как Ч. Дарвин по-своему все же решил проблему факторов эволюции, а значит и антропогенеза (в биологическом аспекте), и такое решение удовлетворило многих. Особенно в связи с развитием популяционной генетики, человека в том числе.

Однако Л.С. Берг и его последователи, возможно, оказались ближе к истине, чем дарвинисты, в вопросах филогении. Схема эволюции организмов Л.С. Берга близка полифилетической модели типа «ржаное поле». Распространенная ранее модель эволюции гоминид типа «дерево» постепенно вытесняется другими: типа «куст», «куст с анастомозами», и даже «сеть», которые не согласуются со стадиальной концепцией антропогенеза. Последняя схема («сеть») представляет вариант полифилии, основанный на принципе «блочности» строения организмов, т.е. подразумевающий происхождение таксонов в результате повторения в ходе эволюции одних и тех же комплексов признаков [Чайковский, 2003].

Заключение

В процессе развития биологии выяснилось, что в эволюции органического мира действительно имели место полифилетическое происхождение таксонов, конвергенция, внезапное видообразование, отсутствие переходных форм, резкая смена флор и фаун. Все это мало согласуется с учением Дарвина. Однако дарвинизм до сих пор считается «работающей» теорией эволюции, а также хорошо зарекомендовавшей себя методологией эволюционно-биологических, в том числе эволюционно-антропологических, исследований. Возможно, новый эволюционный синтез, о необходимости которого в последние десятилетия

высказывались многие биологи, приведет к формированию другой методологической платформы. Но пока ее нет, Ч. Дарвин может по-прежнему считаться основоположником современной эволюционной антропологии.

Библиография

- Анучин Д.Н.* Антропоморфные обезьяны и низшие типы человечества // *Природа*. 1874. Кн. 1. С. 185–280.
- Анучин Д.Н.* Азия, как прародина и учительница человечества, ее настоящее и будущее // *Новый Восток*. 1922. Кн. 1. С. 232–250.
- Берг Л.С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922.
- Бэр К.М.* Место человека в природе или какое положение занимает человек в отношении ко всей остальной природе? // *Натуралист*. 1865. Т. 2, № 24. С. 431–434.
- Мечников И.И.* Этюды о природе человека. М.: Научное слово, 1904.
- Соболев Д.* Начала исторической биогенетики. Харьков, 1924.
- Чайковский Ю.В.* Эволюция. М.: Центр системных исследований, 2003.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Bolk L.* Das Problem der Menschwerdung. Vortrag auf der 25. Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Freiburg. Jena, 1926.
- Darwin Ch.* Charles Darwins notebooks, 1836–1844: Geology, transmutation of species, metaphysical enquiries: Eds. P.H. Barrett et al. Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press, 1987.
- Groves C.P.* A Theory of human and primate Evolution. Oxford: Clarendon press, 1989.
- Huxley J.* Evolution. The Modern Synthesis. New York; London: Harper's and Brothers Publishers, 1942.

Контактная информация:

Козлова М.С. 101000, Москва. Златоустинский Б. пер. д. 3а, кв. 6. E-mail: marianna@ihst.ru

HUMAN EVOLUTION. HISTORY AND THEORY

M.S. Kozlova

S.I. Vavilov Institute of the History of Science and Technology, RAS, Moscow

It is possible to distinguish three main approaches to the origin of man in the 19th century: origin of intellectual species (universal evolutionism), origin of species (anthropology, biological evolutionism), origin of social species and tool-makers (labour anthropogenesis theory). In the 20th century another point of view was formulated: human evolution problems in the context of evolutionary ecology (anthropoecology) or global ecology – man in the context of biosphere problem (biospherology, global evolutionism). At present palaeoanthropologists deal with the origin of human species. Evolutionary anthropology is based on fossil and recent facts and develops towards impartial and general anthropogenesis theory. It is general science in comparison with palaeoanthropology. Ch. Darwin's book «The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex» (1871) started the development of evolutionary anthropology as a science. E. Haeckel's, Th. Huxley's, K. Fогt's studies were important too. From the middle of the 19th century natural selection is reputed as the cause of evolution and anthropogenesis. Because of new palaeoanthropological data, the «tree» model of hominid evolution (E. Haeckel's tradition) was replaced by «bush» and «net» models. Some modern anthropologists who studied evolutionary locomotor anatomy, skull and brain evolution agreed to L.S. Berg's nomogenetic theory. According to L.S. Berg's opinion, the evolution is based on the regularity. However, L.S. Berg's idea of evolutionary causes was groundless. Darwinism is based on the «triad»: «modification – heredity – natural selection», which is true until now. It is an acknowledged theory and useful methodology of evolutionary biology and evolutionary anthropology.

Key words: adaptation, darwinism, evolutionary anthropology, human evolution, monophyly, natural selection, polyphyly

ПРОБЛЕМА БИОЛОГИЧЕСКОГО ВИДА И НЕКОТОРЫЕ КОНЦЕПЦИИ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ АНТРОПОЛОГИИ

М.Б. Медникова

Институт археологии РАН, Москва

Определение биологического вида принадлежит к числу наиболее дискуссионных понятий биологии. Сложность в интерпретации этого понятия прослеживается еще в трудах Ч. Дарвина. Более аргументированное представление о виде как о политипической и динамической системе возникает в трудах Н.И. Вавилова. Концепция биологического вида Э. Майра, выдвигавшая в качестве главного критерия репродуктивную изоляцию, долгое время служила основным фундаментом для построений эволюционной антропологии. Однако в работах современных антропологов понятие вида трактуется не столь однозначно. Критерий репродуктивной изоляции разных видов подвергается сомнению, допускается возможность широкой межвидовой гибридизации, образование сцепленных видов – сингамеонов, в том числе среди гоминин. В данной публикации рассматриваются некоторые спорные моменты биологической концепции вида, эволюция взглядов Э. Майра на антропогенез. Отмечается, что, невзирая на сложность применения к ископаемым формам, концепция Майра сохраняет ряд неоспоримых преимуществ.

Ключевые слова: биологический вид, гоминины, политипический вид, межвидовая гибридизация

«Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собою схожих, и существенно не отличающимся от термина «разновидность», которым обозначают формы, менее резко отличающиеся и более колеблющиеся [в своих признаках]».

«Подводя итог сказанному, полагаю, что виды делаются чем-то обладающим вполне определенными границами и вообще не представляют собой неразрешимого хаоса нечувствительного изменяющихся и сплетающихся звеньев».

Чарльз Дарвин
«Происхождение видов»

Введение

В 1947 году, предворя вступительной статьей русское издание книги Э. Майра «Систематика и происхождение видов», известный отечественный зоолог, профессор Московского университета В.Г. Гептнер писал: «Проблема вида – основная теоретическая проблема систематики... одна из основных общебиологических проблем... В этом отношении правильнее даже будет сказать, что проблема вида... в сущности и есть проблема эволюции» [Гептнер, 1947, с. 7]. За истекшее время проблема вида не стала менее сложной и важ-

ной. Она продолжает подвергаться осмыслению представителями разных научных школ. Подтверждением может служить опубликованная на рубеже тысячелетий коллективная монография, посвященная общебиологическим дебатам вокруг концепции вида [Wheeler, Meier (eds.), 2000]. Эта книга во многом инициировала появление статьи американского антрополога Т. Холлидея, попытавшегося приспособить теоретические проблемы современной биологии к конкретным фактам эволюции гоминин и выдвинувшего собственную оригинальную концепцию [Holliday, 2003].

Комментируя эту яркую и неожиданную работу, я пришла к выводу, что многие исследователи (в том числе и антропологи) говорят сейчас на разных языках, вкладывая в распространенные понятия различный смысл [Медникова, 2008]. Настоятельной потребностью является выяснение возможных терминологических нюансов, затрагивающих понятие вида. Предлагаемая вниманию публикация ставит целью не только более подробную характеристику современных представлений западных ученых, но и напоминает о взглядах отечественных эволюционистов, часто недооцениваемых в зарубежных исследованиях. Особое внимание я старалась уделить корректировке, которую претерпевали взгляды на интересующую проблему. Подобная трансформация представлений не является чем-то исключительным. Например, еще в 1946 г. ученица Н.И. Вавилова М.А. Розанова писала: «Изменение понятия вида в историческом разрезе отражает эволюцию биологической мысли и одновременно эволюцию взгляда на вид и методы познания вида» [цит. по: Развитие эволюционной теории..., 1983, с. 296].

Дарвиновское понимание вида

Некоторые формулировки, оставленные Ч. Дарвином, породили разногласия у поздних исследователей проблемы вида. Самые известные и, при этом противоречащие друг другу высказывания вынесены в эпиграф данной статьи. Первое из них – цитата из раздела «Происхождения видов» под названием «Сомнительные виды» [Дарвин, 1937, с. 95]. И хотя этот раздел в действительности посвящен трудностям в таксономическом разграничении некоторых форм, некоторые авторы впоследствии использовали фразу Дарвина как доказательство того, что он вообще отрицал понятие вида. Так думал, в частности, авторитетнейший Э. Майр, утверждавший, что Дарвин отказался от представления о реальности вида. «Уничтожив вид как конкретную естественную единицу, Дарвин искусно ликвидировал проблему увеличения числа видов. При ретроспективном взгляде становится понятным, что неудача Дарвина, так же как и антиэволюционистов, была в значительной степени результатом непонимания истинной природы вида. Поэтому крайне важно провести беспристрастное исследование критериев вида, его характеристик, концепций и суждений» [Майр, 1968, с. 27].

Иную трактовку вида Дарвиным предлагает А.С. Северцов, отвечая на аргументацию Э. Майра

[Северцов, 1981, с. 153–154]. Во-первых, что касается проблемы увеличения числа видов, то его объясняет дарвиновская схема дивергенции, и это объяснение до сих пор наиболее универсально. Во-вторых, сам Дарвин высказывался о виде по-разному, в зависимости от контекста. А.С. Северцов цитирует письмо Дарвина к ботанику Дж. Гукеру, с фразой о реальности видов: «Как будто кто-то сомневается в их временном существовании». Еще аргумент – высказывание в четвертой главе «Происхождения видов» (см. второй эпиграф к данной статье). Итак, как заключает А.С. Северцов, Дарвин вовсе не отрицал реальности видов как исторических общностей организмов и не решал проблему реальности вида по схеме Линнея-Ламарка. Ни на одном этапе своего развития вид не представляет хаоса переходных форм, но он существует временно, поэтому трудно четко разграничить вид и разновидность – этап формирования нового вида, определение которого вполне субъективно. Забегая вперед, отметим, что подобная трактовка вида (Дарвиным и А.С. Северцовым) выглядит более чем современно в свете проблем, постоянно возникающих перед эволюционными антропологами.

Критерии вида

Вопрос о критериях вида неоднократно дискутировался в советской литературе. Как отмечала З.М. Рубцова, в определении вида морфологический критерий потерял значение ведущего и сменился морфолого-географическим только в конце XIX века [цит. по: Развитие эволюционной теории..., 1983, с. 296]. Однако на практике в палеонтологических исследованиях морфология сохраняет ведущее значение.

Ботаник В.Л. Комаров [Комаров, 1940, с. 212] в монографии «Учение о виде у растений» определил вид «как совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; ...определенный этап в процессе эволюции». Он полагал, что вид мономорфен, противопоставляя свою точку зрения мнению Н.И. Вавилова.

В работе под названием «Линнеевский вид как система» опередивший свое время Н.И. Вавилов [Вавилов, 1931] под видом подразумевал политипический вид, сложную систему форм, состав которой подчиняется гомологическому закону рядов наследственной изменчивости. Линнеевские виды различаются по объему и стадии развития, т.е. не

существует единства в отношении объема вида и его внутривидовой дифференциации. Помимо подвижности линнеевского вида подчеркивалась связь его генезиса с определенной средой и ареалом. Как отмечал А.С. Северцов [Северцов, 1981, с. 156], Н.И. Вавилов первым сформулировал представление об адаптивности внутривидового разнообразия, которая не только служит основой и этапом видообразования, но и препятствует процессам эволюционной дифференциации видов, повышая их гомеостатичность – устойчивость в колеблющихся условиях окружающей среды.

Э. Майр [Майр, 1968, с. 323] главными критериями вида называл системы размножения, структуру вида, характер расселения. Каждый вид обладает уникальным генофондом и специфической эпигенетической системой; собственной экологической нишей и специфическими реакциями на требования среды; он полиморфен и политипичен в той степени, в которой это необходимо для выживания в колеблющихся условиях и всегда готов отпочковывать популяцию, нащупывающую новые ниши.

Биологический вид в работах современных антропологов

В конце 2003 года журнал *Current Anthropology* опубликовал статью известного американского антрополога Т. Холлидэя [Holliday, 2003], посвященную концепциям вида, сетевидной эволюции и происхождению человека.

По мнению автора этой публикации, единой концепции вида применительно к происхождению человека в настоящий момент не существует. Из 22 конкурирующих на сегодня теорий [Mayden, 1997], Т. Холлидэй выбрал четыре, наиболее часто применяемые при обсуждении таксономии гоминоидов, и подверг их критическому рассмотрению.

Биологическая концепция вида

Э. Майр [Mayr, 1963, 2000; Майр, 1974] предложил наиболее известное определение вида: «группы интербридных естественных популяций, репродуктивно изолированные от других подобных групп».

(Впрочем, собственно критерий нескрещиваемости, согласно которому особи, дающие при спаривании плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, а не дающие такового – к разным видам, предложил еще Ж. Бюффон в XVIII в. [Северцов, 1981, с. 152]).

Биологическая концепция вида была признана и получила широкое распространение среди генетиков, зоологов – специалистов по позвоночным, энтомологов, работающих с высшими насекомыми, но многие ботаники, систематики и зоологи-беспозвоночники, работающие с низшими беспозвоночными, относились к ней скептически, поскольку для живых объектов с бесполом размножением она неприменима. В случае же палеонтологии проверить репродуктивную изоляцию тем более затруднительно.

На первый взгляд, критерий репродуктивной изоляции легко применим к обсуждению случаев скрещивания: если возникает жизнеспособное плодовитое потомство, уровень гибридируемых таксонов может быть представлен как внутривидовой.

По мнению Холлидэя, здесь, впрочем, много неясного. Если два таксона, скрещиваясь, способны производить жизнеспособное потомство в первом поколении без снижения показателей плодовитости, то в рамках биологической концепции вида эти таксоны, вне всякого сомнения, рассматриваются как внутривидовые, а уровень различий между такими популяциями расценивается как подвидовой или даже ниже. Наоборот, если два таксона скрещиваются, но при этом не образуются зиготы или рождаются в первом поколении стерильные гибриды, в соответствии с этой концепцией, следует говорить об отдельных видах. Так как же классифицировать гибридирующиеся таксоны, чье потомство демонстрирует слабое ($w=0.9$) или сильное ($w=0.1$) снижение плодовитости? Поскольку рождается жизнеспособное и до определенного предела плодовитое потомство, может ли образование таких гибридов рассматриваться как свидетельство внутривидового скрещивания? Или, скорее, поскольку плодовитость такого потомства падает, оно – результат постзиготной репродуктивной изоляции, и в обоих случаях – итог межвидового скрещивания? Наконец, каков статус родительских таксонов: те, чьи гибриды демонстрируют плодовитость 0.9 еще подвиды одного вида, а другие, потомство которых почти стерильно ($w=0.1$), уже отдельные виды? Где же провести границу между видами – может быть, она возникает, когда плодовитость потомства упадет ниже 0.5?

Филогенетическая концепция вида

Предложена Джоэлем Крэкрафтом [Cracraft, 1983, 1989].

Филогенетический вид определяется как минимальная (базовая) совокупность организмов,

четко ограничиваемая от других таких совокупностей, внутри которой сохраняются наследственные свойства предка и потомка.

Такое определение было попыткой «уйти» от критерия репродуктивной изоляции по двум причинам. Первая, уже упоминавшаяся, связана с проблемой субъективности в определении уровня гибризируемых таксонов. Вторая – с проблемами соотношения аллопатрических, то есть не пересекающихся в природе, таксонов. В качестве примера Холлидэй приводит оленей – североамериканского вапити (*Cervus canadensis*) и европейского *C. ephalus*. По определению вида, данному Майром, вид – группы природных популяций реально или потенциально обладающих способностью скрещиваться, репродуктивно изолированные от других таких групп. Вапити и благородный олень потенциально могут скрещиваться, производя жизнеспособное плодовитое потомство. Будь они симпатрическими таксонами, не разделенными межконтинентальной изоляцией, они могли бы быть рассмотрены как подвиды единого вида *C. ephalus*.

В более поздней версии биологической концепции вида [Mayr, 2000] слово «потенциально» уже не упоминается, и, таким образом, *C. canadensis* и *C. ephalus*, будучи аллопатрическими группами, принадлежат к отдельным видам.

Подобное определение условно, поскольку аллопатрические группы могут под воздействием определенных условий окружающей среды стать симпатрическими, или наоборот, они уже были симпатрическими в обозримом прошлом.

Другая определяющая особенность филогенетической концепции вида по Крэкрафту заключается в использовании анализа признаков, прежде всего, для того, чтобы приспособить ее к требованиям кладистической методологии, но с претензией на более глубокий подход. «Я не знаю простого примера, где данные о репродуктивном соединении и разделении были бы ключевыми факторами, устанавливающими таксономические ограничения. Даже внутри сестринских видов фенотипические отличия служат первичной основой для их разделения в отдельные таксоны» [Craicraft, 1983, p. 164]. Нельзя не отметить, что анализ отдельных признаков строения в рамках филогенетической концепции вида – дело весьма субъективное, открывающее простор для разных мнений.

Например, в наиболее употребительной модели филогенетической концепции вида [Mischler, Theriot, 2000, p. 45], он выделяется благодаря наличию одного или нескольких эволюционных новшеств, отделяющих эту новую единицу от прочих сходных. По Холлидею, эта модель, в принципе,

обесценивает гибридизацию как критерий описания вида.

Эволюционная концепция вида

Впервые была предложена Джорджем Гэйлордом Симпсоном [Simpson, 1961]. Как считает Холлидэй, это неслучайно: Симпсон как палеонтолог ощущал недостатки концепции биологического вида при описании хронологических аспектов видообразования. Соответственно, эволюционный вид он определил как линидж (череду предков и потомков в популяциях), эволюционирующий отдельно от других, обладающий собственными эволюционной унитарной ролью и тенденциями.

Эволюционная концепция вида допускает существование межвидовой гибридизации: «Два вида могут скрещиваться в определенных пределах без утраты ими самостоятельной эволюционной роли» [Simpson, 1961, p. 153].

Определение Симпсона допускает также расщепление эволюционного вида на хронологические подразделения – анагенетические палеовиды или хроновиды [Simpson, 1961, p. 165-166].

Другие исследователи [Wiley, 1981; Wiley, Mayden, 2000] предложили модифицированную версию популяционной концепции вида. Согласно определению Е.О. Вили, эволюционный вид – «сообщество, объединяющее организмы, сохраняющие свою идентичность по сравнению с другими сообществами во времени и пространстве, имеющее собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции» [Wiley, Mayden, 2000, p. 73]. По словам Т. Холлидэя, тем самым Вили в большей степени сопрягает понятие вида с кладистической концепцией. Но поступая таким образом, он парадоксально исключает анагенетическое (филетическое) видообразование из эволюционной концепции вида. Создание хроновидов удобно для палеонтологов при описании филетических изменений внутри условных линиджей, и это может приводить к случайным некладогенетическим формам видообразования, попросту нераспознаваемым в биотическом мире. В итоге, концепция Мэйдена и Вили практически не отличается от филогенетического определения вида.

Сцепление (cobesion)

Предложена Аланом Темплтоном в 1989 году: вид – наиболее представительная популяция индивидуумов, обладающих потенциалом для фенотипического сцепления благодаря внутренним механизмам единения [Templeton, 1989].

Сам Темплтон полагал, что его концепция наполнена заимствованиями из биологической и эволюционной концепций вида. Вили и Мэйдэн считают предложенное им определение разновидностью эволюционной концепции.

По мнению Холлидэя, эклектическая модель Темплтона может быть наиболее употребима в палеоантропологии (хотя сам автор предполагал, что она больше применима для изучения современных, а не древних форм).

Темплтон не согласен с биологической концепцией вида в чрезмерной, по его мнению, оценке одного из факторов микроэволюционных процессов – потока генов. Он полагает, что отбор и дрейф генов играют при видообразовании не меньшую роль.

По Холлидэю, наиболее интересна в концепции Темплтона возможность межвидовой гибридизации. Скрещивающиеся популяции, несмотря на генетическую взаимозаменяемость, могут быть рассмотрены как отдельные сцепленные виды, если они демографически не взаимозаменяемы.

Темплтон пользуется понятием сингамеона, обычно применявшегося для представителей растительного мира. Этот термин, вслед за Лотси [Lotsy, 1925], описывает тесно связанные группы растительных видов, которые часто гибридизуются и могут образовывать широкие гибридные зоны, остающиеся стабильными во времени и пространстве, но, в то же время, сохраняющие свои собственные видовые особенности.

По определению Гранта [Grant, 1981, p. 74], сингамеон – наиболее емкая единица скрещивания в группе гибридизуемых видов. Темплтон привел пример гибридизации тополей: трехгранного и черного, которые существуют в виде отдельных видов как минимум 12 миллионов лет, но до сих пор дают плодовые гибриды в разных средах обитания. Сингамеоны обычны для растений, и виды, входящие в них как сцепленные единицы, морфологически, генетически, фенотипически и экологически остаются отдельными.

Примеры подобного рода межвидовой гибридизации, по-видимому, возможны и в животном царстве. По мнению Темплтона, изучение рекомбинантной ДНК выявляет свидетельства межвидовой гибридизации в некоторых таксонах млекопитающих. В пределах рода *Canis* волки (*C. lupus*) и койоты (*C. latrans*) скрещиваются и имеют плодovitое потомство, обладая при этом разными экологическими предпочтениями и демонстрируя различную морфологию.

Внутри рода *Odocoileus* чернохвостый или ослиный олень (*O. hemionus*) и белохвостый олень (*O. virginianus*) характеризуются морфологическим,

поведенческим, генетическим и экологическим своеобразием, но генетический анализ оленей из западного Техаса, где оба вида существуют как симпатрические, подтверждает периодическую гибридизацию между представителями данных таксонов.

Для отечественного читателя большой интерес может представить оценка работ Лотси, высказанная его современником – одним из основоположников российской генетики Ю.А. Филипченко, которая неожиданно выглядит более чем актуальной: «Важное значение комбинаций для эволюции недавно приобрело энергичного защитника в лице Лотси, который в своих трудах «Теория скрещивания» (1914) и «Эволюция путем гибридизации» (1916) приводил мысль, что это основной источник эволюционного процесса. По мнению Лотси, насколько в мертвой природе постоянны элементы, так и в живой природе постоянны те наследственные зачатки, или гены, которые лежат в основе всех внешних особенностей. Виды благодаря этому также являются постоянными, однако, несмотря на это возможна и эволюция их, притом прогрессивного характера, но исключительно благодаря скрещиванию. В результате скрещивания двух видов всегда возникает чрезвычайно много комбинаций, которые вначале, благодаря своей гетерозиготности, также расщепляются, но с течением времени путем отбора из них выделяются и гомозиготные формы, которые и представляют собой новые постоянные виды. Этот путь Лотси считает достаточным для объяснения всей эволюции животного и растительного царства» [Филипченко, 1978, с. 210]. Ю.А. Филипченко, который писал этот текст в 1929 году, далее отмечает, что «эта наиболее новая из всех эволюционных теорий» – результат одностороннего увлечения и переоценки недавно открытого явления комбинативной изменчивости. Признавая известную роль последней в увеличении числа форм, Филипченко признавал комбинации лишь вторичным фактором эволюционного процесса, действительным лишь тогда, когда новое изменение уже возникло. «Словом, если бы виды были в своей генотипической природе постоянны, как это думает Лотси, то эволюции почти бы и не было, и мы просто насчитывали бы теперь столько уже не видов, как это думал Линней, а генов, сколько их имелось вначале» [Филипченко, 1978, с. 211]. Стоит заметить, что, проявляя интерес к концепциям Лотси, антрополог Т. Холлидэй, по-видимому, не учитывает исходных посылок этого автора и тот факт, что основа его теории подвергалась критике и считалась устаревшей еще в 20-е гг. XX века.

Гибридизация и ее последствия

Как отмечалось выше, согласно концепции Майра, гибридизация подразумевает подвидовой или даже более низкий статус скрещивающихся популяций. Но Т. Холлидэй приводит целый ряд других мнений по поводу перспектив межвидовой гибридизации [Holliday, 2003, p. 654]. Особенно его интересуют два гипотетических следствия межвидовой гибридизации, возможно, имевших место в эволюции гоминин.

Следствие первое – интрогрессия, когда новаторская комбинация генов возникает в гибридной зоне, но затухает в родительских популяциях. Результаты интрогрессии могут варьировать от слияния таксонов до укрепления репродуктивного барьера. Теоретически новый гибридный генотип может быть хуже адаптирован к природным условиям, поскольку он не является результатом естественного отбора. Но иногда гибридные генотипы могут получить некие преимущества по сравнению с родительскими, а моделирование показывает, что эти рекомбинантные гены могут интрогрессировать в родительских популяциях. В этом случае гибридные зоны могут стать важным источником для новаторских адаптивных комплексов.

Другое потенциальное следствие гибридизации – вторичное видообразование. В первичном видообразовании родительские виды трансформируются в дочерние. При вторичном видообразовании два родительских вида производят гибридную популяцию, которая становится новым видом.

Эволюция собакообразных обезьян, особенно бабуинов родов *Papio* и *Theropithecus*, рассматривалась некоторыми исследователями как аналог эволюции гоминин [Jolly, 2001].

Род *Theropithecus* представлен сегодня одним видом *T. gelada*, в прошлом их было больше. Давность существования гелад в качестве обособленного таксона, согласно палеонтологическим данным, оценивается в 4.5 миллионов лет.

Род павианов (*Papio*) представлен, по разным мнениям, одним, двумя или даже пятью видами. В разных областях Африки представители разных популяций павианов могут скрещиваться и иметь плодовитое потомство. Поэтому, с точки зрения биологической концепции вида, это единый политипический таксон.

Более 30 лет назад была доказана имеющая место в природных условиях гибридизация между *T. gelada* и *P. anubis*. Не так давно был описан случай скрещивания гелад и гамадрилов. В результате союза самки гамадрила и самца гелады было получено в первом поколении крупное, но нормально развивавшееся потомство. В следую-

щем поколении (F2) был рожден здоровый детеныш женского пола от гибридной самки первого поколения и самца гамадрила. Однако самцы первого гибридного поколения потомства не имели. (Согласно правилу Холдейна [Haldane, 1922], если в результате гибридизации один из полов стерилен, это – гетерогаметный пол).

Гибридизация видов австралопитеков?

Как подчеркивает Холлидэй палеовиды – это, прежде всего, «морфовиды», т.е. таксоны, выделяемые на основании морфологических особенностей. Он не исключает возможное существование сингамеонов и среди ископаемых форм гоминин.

Например, этому автору представляется вероятной межвидовая гибридизация между массивными формами австралопитеков – восточноафриканским парантропом (*Australopithecus boisei*) и южноафриканским австралопитеком массивным (*A. robustus*). Оба вида были синхронными и имели ряд сходных морфологических особенностей: в частности, мегадонтию моляров, изменения в жевательном аппарате (массивную скуловую кость, сагиттальный гребень, тяжелую нижнюю челюсть). По сравнению с ранними видами австралопитеков они демонстрировали абсолютное увеличение объема головного мозга, уменьшение степени выраженности субназального прогнатизма и более короткое изогнутое основание черепа. Именно поэтому большое число исследователей рассматривают эти виды австралопитеков как сестринские. Не исключено, что ареалы таксонов могли перекрываться, значит, нельзя исключить и межвидовую гибридизацию.

Воспроизведем последовательность рассуждений Т. Холлидэя: если имела место интрогрессия между двумя видами австралопитеков, тогда их общий предок мог бы существовать относительно недавно. Теоретически можно предположить, что было два линиджа, южно- и восточноафриканский (от *A. africanus* к *A. robustus* и *A. afarensis* к *A. boisei*), изменивших гены вдоль гибридной зоны [Walker, Leakey, 1988].

Еще одна гипотеза Т. Холлидэя: *A. robustus* – гибридный таксон, результат вторичного видообразования. Новые датировки, омолаживающие находки из Штеркфонтейна до периода не раньше 2.1 миллионов лет назад, делают африканского и бойсового австралопитеков современниками. Гибридизация между этими видами в местах перекрывания ареалов делает возможным появление в палеонтологической летописи костей межвидового гибрида, например, такого, как австралопитек массивный.

Гибридизация видов Homo?

Вопрос о возможностях гибридизации между европейскими неандертальцами и кроманьонцами продолжает оставаться одним из наиболее дискуссионных в палеоантропологии. Однако если раньше дискуссии строились по принципу признания или непризнания видового статуса неандертальцев с вытекающими отсюда последствиями в виде невозможных или возможных брачных союзов с кроманьонцами, то теперь сторонники гибридизации охотно говорят о высоком таксономическом ранге различий между средне- и верхнепалеолитическим населением Европы.

Невозможность гибридизации неандертальцев и людей анатомически современных вытекала из следования постулатам биологической концепции вида. Но если определение вида оказывается размыто отсутствием репродуктивного критерия (как в случае филогенетической концепции), или если допускается широкомасштабная межвидовая гибридизация (как в случае концепции А. Темплтона), то неудивительно, что подобное межвидовое скрещивание выглядит в глазах некоторых исследователей вполне возможным.

Очевидно, что *H. sapiens* и *H. neanderthalensis* – виды сестринские. Они синхронные и в некоторых частях ареалов – симпатрические.

Homo neanderthalensis, с учетом разных аспектов, может быть охарактеризован как «эволюционный» вид. Он возник в результате относительной изоляции предковой популяции в Европе. В качестве поздней предковой формы (если не собственно неандертальской) рассматривают находки из испанской Атапуерки древностью около 300 тысяч лет. (В то же время, нельзя не отметить близость Испании африканскому континенту, а также присутствие некоторых неандерталоидных форм в Африке. Поэтому вопрос о факторе изоляции, т.е. об аллопатрической форме видообразования в происхождении неандертальского таксона нуждается в более детальном рассмотрении).

Неандертальцы широко распространились от Европы до Центральной Азии, но это, по-видимому, произошло относительно поздно, около 120 тыс. лет назад.

Примерно 30 тысяч лет назад эволюция неандертальцев, по-видимому, прекращается в связи с их исчезновением, споры о причинах которого не утихают.

Большой резонанс вызвал скелет четырехлетнего ребенка в португальской пещере, найденный в ассоциации с граветийским культурным комплексом и соответственно датируемый периодом около 24.5 тысяч лет назад [Duarte et al., 1999].

Исследователи, среди которых был известный специалист по неандертальцам Э. Тринкаус, описали целый комплекс «неандерталоидных» особенностей, неожиданных в столь позднее для неандертальцев время. Наряду с явными сапиентными чертами ребенок из Абриго до Лагар Вельо имел такие признаки как ямка над иниционом, околососцевидный бугорок, лопатообразность резца (I_2), заднее положение симфиза нижней челюсти. На этом основании индивидуум был охарактеризован как гибрид между неандертальцем и кроманьонцем.

Но до сих пор в научном сообществе доминируют скептики, не признающие гибридный статус лагар-вельского ребенка. Среди них наиболее заметны американские антропологи Тэттерсолл и Шварц [Tattersall, Schwartz, 1999]. По их мнению, индивид не может быть гибридом в двухсотом поколении. Подобное дихотомическое смешение признаков, даже если оно отражает имевшую место гибридизацию, могло присутствовать у гибрида первого или второго поколения, но никак не у столь отдаленного потомка. Если случилась гибридизация, то индивид должен был быть похож на одну из родительских популяций, а не демонстрировать смешение признаков. Этот аргумент подкрепляется данными о видах млекопитающих, для которых возможна межвидовая гибридизация (койоты и волки, черно- и белохвостые олени): известны случаи, когда индивид фенотипически идентифицировался как один вид, но генетически принадлежал к другому виду.

Однако вопреки ожиданию того, что любой случайно интрогрессивный ген в гибридной популяции исчезнет в ряду поколений благодаря дрейфу генов, некоторые такие гены могут закрепляться благодаря стохастическому процессу [Jolly, 2001].

Тем не менее, Тэттерсолл и Шварц поставили вопрос об адаптивном значении так называемых «неандерталоидных» признаков.

Поскольку неандертальцы до наших дней не дожили, можно предположить, что их характерные признаки были нейтральными или малоадаптивными. Если хотя бы какие-нибудь неандертальские признаки обладали преимуществом, они бы проявились в гибридных популяциях и, теоретически, существовали бы сегодня. (Холлидэй, однако, ссылается на мнение Джоли: даже если неандертальские гены влились в генофонд верхнепалеолитического населения, они могли быть утрачены позже).

Выводы Холлидэя:

Если виды – это линиджи, которые остаются сцепленными и иногда обмениваются генами с другими линиджами (что допустимо в рамках эво-

люционной или «сцепленной» концепций вида), то межвидовая гибридизация могла играть большую роль в макроэволюции. Биологическая концепция вида, основанная на тезисе о репродуктивной изоляции сестринских таксонов, для признания такого значения межвидового скрещивания не годится.

Даже в отсутствии гибридного видообразования подобная ретикуляция могла привести к ошеломляющим проявлениям синапоморфии. Рассмотрение древних таксонов гоминин вполне допускает такую возможность. Множественные объяснения, включающие параллельную эволюцию или несовершенство филогенетических признаков, не уступают возможности проявлений феномена сингамеона и в эволюции гоминин.

Межвидовую гибридизацию Холлидэй предполагает между австралопитековыми; между неандертальцами и кроманьонцами. Еще более дискуссионны, как он сам отмечает, предположения о гибридизации между поздними австралопитеками и первыми представителями рода *Homo* (*H. habilis*, *H. rudolfensis*); между представителями родов кениантропов и австралопитеков; между ардипитеком рамидусом каддабба (а также оррорином или сахельантропом) и миоценовыми представителями рода *Pan*.

По Холлидэю, лучшая аналогия для макроэволюции гоминин выглядит как переплетенный поток с большими извилистыми каналами. Некоторые каналы объединяются друг с другом маленькими перемычками. Большие каналы – лиnidжи, перемычки – поток генов между ними. На выходе – только один большой канал, это наш вид *Homo sapiens*.

Можно сказать, что Т. Холлидэй предложил очень красивую и стройную схему, единственный недостаток которой – полная гипотетичность. Движущей силой, побудившей автора к написанию статьи, почти исключительно стало недовольство недостатками биологической концепции вида Э. Майра.

Еще раз о биологической концепции вида Э. Майра

Работы многих систематиков, генетиков и эволюционистов XX века стали своеобразным ответом Ч. Дарвину. Э.И. Колчинский [Колчинский, 2006, с. 44] в этой связи отмечает неслучайность названий книг Добржанского «Генетика и происхождение видов» и Майра «Систематика и происхождение видов». В соответствии с дарвинов-

ской традицией основоположники синтетической теории эволюции рассматривали образование вида как ключевой момент эволюции, поскольку в отличие от всех других таксономических единиц вид является интегрированной системой, отделенной от всех остальных видов сетью изолирующих механизмов.

Эрнст Майр стал в XX веке признанным архитектором эволюционного сообщества, его даже называли «Дарвиным сегодня». И хотя, безусловно, фигура Чарльза Дарвина благодаря влиянию, оказанному на развитие человеческой мысли, выглядит масштабнее и спустя 150 лет после опубликования его главного научного труда, концепции Майра и их трансформация со временем заслуживают самого пристального внимания.

Итак, Майр настаивал на особом значении биологической и политипической концепции вида для систематики животных, выделяя в ней популяционную систематику. При этом географические и экологические разновидности признаются зарождающимися видами, а видовые кластеры и надвиды – четкими группировками на более высоком уровне. При определении таксономического разграничения особое внимание уделялось признакам адаптации к местным условиям. Географические барьеры, по Майру – достаточное условие для проведения классификационных границ. Следствием и развитием дарвиновской традиции у Майра является построение таксономической группы вокруг общего предка и его потомков [Колчинский, 2006, с. 52–53].

Применение биологической концепции вида привело к резкому сокращению их числа среди насекомых, птиц и млекопитающих благодаря сведению многих форм, считавшихся видами, в подвиды. Напротив, эволюционная или филогенетическая концепция резко увеличивают число видов. Молекулярная биология обычно выявляет большую генетическую гетерогенность, чем это предполагается при изучении морфологии. Соответственно, в систематике доминирует дендрограммное мышление, в котором любые таксоны – не группы популяций, а минимальные единицы филогенеза [Боркин и др., 2004, с. 939]. Поэтому, как подчеркивает Э.И. Колчинский [Колчинский, 2006], Э. Майр оказался более успешным во внедрении своих взглядов в экологию и эволюционную теорию, а не в систематику. Вероятно, это связано с мнением Майра, согласно которому многомерность политипического вида у млекопитающих не позволяет создать их единую классификацию. Почти каждая характеристика вида может стать критерием для классификации, и многие из них перекрываются.

Не исключено, что все же рано отказываться от биологической концепции вида Э. Майра, которая, например, все еще может быть использована при объяснении гипотетических контактов неандертальцев с кроманьонцами [Медникова, 2008]. По мнению сторонника биологической концепции вида В.С. Фридмана [Фридман, 2007, с. 218]: «при достаточной степени дивергенции двух популяционных систем, их гибридизация друг с другом в зоне контакта и даже плодовитость гибридов не фатальны для сохранения обособленности обеих форм. Если системы распознавания «своих» и «чужих» уже достаточно дивергировали в период независимого существования форм, в условиях вторичного контакта и гибридизации их обособленность сохранится даже в отсутствие какой-либо ассортативности в выборе партнеров. Предпочтение «своих» и отвержение «чужих» в таком случае проявляется в меньшей вероятности «встраивания» гибридов и бэкриссов в популяционные группировки, образованные в гибридной зоне фенотипически чистыми особями». Даже почти объединив генофонды, обе формы оказываются разобщенными благодаря сохранению устойчивых различий в организации популяционных систем и устойчивых различий фенотипов! Одновременно наблюдается неустойчивость гибридного фенотипа во времени и в пространстве даже в гибридной зоне, где все особи по происхождению – гибриды, а также их неспособность к созданию собственной сети устойчивых поселений даже в условиях численного доминирования [Фридман, 2007, с. 219].

Генетическая революция по Майру и малочисленность неандертальцев

Некоторые теоретические представления, сформулированные впервые свыше 50 лет назад, будучи подкрепленными современными данными эволюционной антропологии, вполне могут быть востребованными. Например, идея «генетической революции», в которой Майр, вслед за Райтом и Симпсоном, особое внимание уделил роли малых периферических популяций, основанных небольшой группой мигрантов. Генофонд таких групп – небольшая случайная выборка из генофонда родительской популяции. Внезапно популяция из многочисленной и открытой превращается в малочисленную и закрытую, в которой потеряно большинство исходных аллелей. Резкое изменение селективной ценности многих генов, иногда на противоположное значение, получило название

«генетической революции» [Майр, 1968, с. 465]. В итоге на базе периферической популяции возникает новый вид, часто нового типа, поскольку он сильно отклоняется от родительского и занимает новую нишу. По Майру, при смене адаптивной зоны популяция переходит от одного состояния равновесия к другому. В новой экологической нише популяция находится под давлением отбора, которому уже не препятствует приток генов из соседних популяций. Малый размер популяции, ее изолированность и новая экологическая ниша способствуют образованию нового вида буквально за 2–3 поколения, хотя обычно этот процесс гораздо более долговременный. Э. Майр расценивал «генетическую революцию» именно как видообразование, хотя, отмечалось, что здесь возникает возможность появления и более крупного таксона [Колчинский, 2006].

Поздние неандертальцы Европы могут быть рассмотрены как наиболее вероятные кандидаты на участие в «генетической революции». Во-первых, это изначально периферическая популяция по сравнению с предковыми таксонами рода *Homo*, населявшими тропический регион. Во-вторых, популяция, сменившая экологическую нишу в силу наступления ледникового периода, способствовавшего формированию новых климатических условий и изменению трофических связей. И, в-третьих, особенно в поздний период существования – это крайне малочисленная популяция, выживавшая за счет своих социальных навыков и несомненной биологической адаптации к среде обитания, но весьма ограниченная с точки зрения генетического разнообразия [Serre, Paabo, 2006; Krause et al., 2007a, b; Lalueza-Fox, 2007 и др.]. Митохондриальное генетическое разнообразие европейских неандертальцев, живших 70–38 тыс. лет назад составляло одну треть от показателей современного человечества. Предполагается, что диахронный эффективный размер неандертальской популяции был меньше и по сравнению с современными людьми, и по сравнению с человекообразными обезьянами, включая всего 3.5 тыс. женщин [Briggs et al., 2009].

Насколько в эволюционной антропологии невозможно судить об уровне репродуктивной изоляции?

Как неоднократно отмечалось, биологическая концепция вида Э. Майра отвергалась многими палеонтологами из-за невозможности проверить действие критерия репродуктивной изоляции. Однако именно финальные стадии антропогенеза в последнее время представляют нам возможность для косвенных суждений по поводу репродуктивных барьеров между представителями архаической и современной анатомии.

Речь идет, во-первых, о работах по расшифровке неандертальского генома, которые, невзирая на сопутствующую дискуссионность, убедительно показывают обособленную эволюцию неандертальцев на протяжении 600–400 тысяч лет и отсутствие следов метисации в геноме кромаignonцев [Noonan et al., 2006].

Во-вторых, выявляемая специфика гормонального статуса позднейшего неандертальского населения Европы, очевидная дисгармония в достижении темпов полового созревания могли создавать очевидное препятствие для межвидового скрещивания [Медникова, 2007, 2008б; Mednikova, 2007].

Об эволюции взглядов Майра на антропогенез

В публикации на страницах журнала «Природа» Э. Майр [Майр, 1973] специально подчеркнул заслуги Ч. Дарвина в ниспровержении ошибочной концепции неизменности человека и в подготовке почвы для совершенно новых представлений о человеке как об эволюирующей популяции, состоящей из отличающихся друг от друга особей.

Взгляды самого Майра на происхождение *Homo* также эволюционировали со временем. Он единственный из создателей синтетической теории эволюции застал палеонтологические находки 90-х гг. XX века и учел эти факты в позднейших своих работах. Поэтому в дискуссии о понятии биологического вида необходимо принимать во внимание постоянную корректировку взглядов его основного автора.

Майр отказался от типологической концепции применительно к антропогенезу в пользу политипической и биологической концепции в 1960-х гг. [Майр, 1968].

Некоторые взгляды Майра 1973 и 1974 гг. сегодня устарели (так, он рассматривал тогда рамапитека в качестве предковой формы). Но другие его мысли выглядят очень актуально и подтверждены современными палеонтологическими данными.

Поскольку Майр определял человека как политипический вид аналогично большинству видов млекопитающих, он предполагал, что виды ископаемых гоминид также были политипическими. При этом на протяжении истории гоминид некоторые географические изоляты достигали видового ранга благодаря репродуктивной изоляции и были способны затем перекрываться с сестринскими видами или искоренять их. Темпы филети-

ческих изменений были различны в разных географических изолятах политипического вида, как это наблюдается у ныне живущих млекопитающих.

Уточненные представления американского эволюциониста можно видеть в его книге 1998 г. [Mayr, 1998].

Политипическая концепция применительно к ископаемым и современным гоминидам, к которым по новым классификациям иногда причисляют гориллу и шимпанзе, согласуется с данными приматологии о том, что большинство родов отряда приматов, кроме лемуров, состоят из аллопатрических видов. По Майру, это подтверждают находки ископаемых австралопитековых, приуроченные к разным районам Африки – *A. africanus* на юге, *A. afarensis* севернее, *A. boisei* восточнее. Буквально десятки аллопатрических видов австралопитековых, в том числе известные нам *A. ramidus*, *A. africanus*, *A. afarensis*, *A. boisei*, *A. robustus*, и человека (*H. habilis*, *H. erectus*) могли обитать в неисследованных до сих пор районах Африки, и расхождения между ископаемыми формами можно объяснить отпочковыванием в их филуме [Mayr, 1998, с.234]. Новые виды возникали в периферических, изолированных популяциях, их контакты с родительскими группами возобновлялись только после полного завершения генетической реструктуризации.

В определении таксономического ранга человека Э. Майр не поддерживал крайние точки зрения, в этом смысле идея Дж. Дайэмонда [Diamond, 1992] рассматривать *Homo* как третий вид шимпанзе у него поддержки не нашла. Он полагал возможным говорить о человеке как о надвиде или о комплексе близкородственных видов, в который входят ископаемое и современное человечество. Новые находки и их рассмотрение в рамках популяционного мышления сделают, наконец, возможной объективную реконструкцию политипического супервида *Homo*. Нельзя не видеть, что на эти взгляды Майра повлияли данные об обширном ареале распространения *H. erectus*, его морфологической изменчивости и возможных географических изолятах. Соответственно, можно сказать, что Майру была гораздо ближе мультирегиональная концепция эволюции человека, а не концепция моноцентризма. (Впрочем, теоретические основы работ Майра применимы и для концепции «Из Африки».) Однако, говоря о таксономическом положении неандертальцев, Э. Майр не занял определенной позиции, высказав аргументы и за, и против выделения их в отдельный вид.

Заключение

Итак, невзирая на неоднократно подчеркивавшиеся изъяны биологической концепции Э. Майра и сложности ее применения к ископаемым формам, она сохраняет ряд неоспоримых преимуществ, побуждая исследовать максимально возможное количество признаков вида, учитывать географическое распространение и характер взаимодействия с другими группами, механизмы изоляции. Поэтому эволюционным антропологам нет нужды отказываться от принципов, сформулированных Э. Майром [Майр, 1968]: виды определяются не сходством, а их обособленностью, наличием генетической самостоятельности; они состоят из популяций, а не отдельных особей; популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов.

Проблемы установления таксономического уровня гоминин, обозначенные Т. Холлидеем, снимаются, если относиться к виду как к политипической и при этом динамической системе. И здесь мы должны вспомнить Чарльза Дарвина, для которого понятие вида было удобным инструментом для дифференциации живой природы, и Н.И. Вавилова, обосновавшего представление об адаптивности внутривидового разнообразия.

Библиография

- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал, 2004. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Гептнер В.Г. Проблема вида в современной зоологии (вступительная статья) // Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностранной литературы, 1947. С. 5–22.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.-Л.: Наркомздрав СССР, Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 1937.
- Колчинский Э.И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.-Л.: Наука, 1940.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностранной литературы, 1947.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Человек как биологический вид // Природа. 1973. № 12. С. 36–43.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Медникова М.Б. К вопросу об особенностях юношеской стадии онтогенеза у европейских неандертальцев //

Археология, этнография и антропология Евразии. 2007. № 3. С. 145–153.

Медникова М.Б. Современная концепция биологического вида и происхождение человека // OPUS: междисциплинарные исследования в археологии. Ред. А.П. - Бужилова, М.: Институт археологии РАН, 2008а. Вып. 6. С. 141–152.

Медникова М.Б. Новые данные к решению «неандертальской проблемы»: особенности юношеского возраста в сравнительном освещении // Путь на север и самые ранние обитатели Арктики и субарктики. М.: Институт географии РАН, 2008б. С. 301–309.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы). Отв. ред. С.П. Микулинский, Ю.И. Полянский, Л.: Наука, 1983.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: изд-во Московского университета, 1981.

Филиппченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Издание пятое. М.: Наука. 1978.

Фридман Д.С. Системы распознавания «свой» – «чужой» во взаимодействующих популяциях высоких рангов и ренессанс биологической концепции вида // Материалы конф. «Современные проблемы биологической эволюции» 17–20 сентября 2007 г. М.: изд-во ГДМ. 2007. С. 218–220.

Briggs A.W., Good J.M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., Rudan P., Brajkovic D., Kuzan Z., Gusic I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Paabo S. Targeted retrieval and analysis of five Neanderthal mtDNA genomes // Science. 2009. Vol. 325. P. 318–321.

Cracraft J. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // D.Otte, J.A.Endler (eds.). Speciation and its consequences. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 1989. P. 28–59.

Cracraft J. Species concepts and speciation analysis // Current Ornithology. 1983. Vol. 1. P. 159–187.

Diamond J. The third chimpanzee. The evolution and future of the human animal. NY: Harper Holins Publisher, 1992.

Duarte C., Mauricio J., Pettitt P.B., Souto P., Trinkaus E., Van der Plicht H., Zilhao J. The early Upper Paleolithic skeleton from the Abrigo do Lafar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1999. Vol. 96. P. 7604–7609.

Grant V. Plant speciation. NY: Columbia University Press, 1981.

Haldane J.B.S. Sex ratio and unisexual sterility of hybrid animals // Journal of Genetics. 1922. Vol. 12. P. 101–109.

Holliday T.W. Species concepts, reticulation, and human evolution // Current Anthropology. 2003. Vol. 44, N 5. P. 653–673.

Jolly C.J. A proper study for mankind: Analogies from papionin monkeys and their implications for human evolution // Yearbook of Physical Anthropology. 2001. Vol. 44. P. 177–204.

Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R.E., Burbano R.A., Hublin J.-J., Bertranpetit J., Hanni C., Fortea J., de la Rasilla M., Rosas A., Paabo S. The derived FOXP2 Variant of Modern Humans was shared with Neanderthals // Current Biology. Vol. 17, N 1–5, November

6. 2007. DOI 10.1016/j.cub.2007.1008 www.current-biology.com.
- Krause J., Orlando L., Serre D., Viola B., Puffer K., Richards M.P., Hublin J.-J., Hänni C., Derevianko A.P., Paabo S. Neanderthals in central Asia and Siberia // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 902–904.
- Lalueza-Fox C., Rompler H., Caramelli D., Staubert C., Catalano G., Hughes D., Rohland N., Pilli E., Longo L., Condemi S., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Stoneking M., Schönerberg T., Bertranpetit J., Hofreiter M. A Melanocortin 1 Receptor Allele suggests varying pigmentation among Neanderthals // *Science*. 2007. DOI: 10.1126/science.1147417.
- Lotsy J.P. Species or lineage // *Genetica*. 1925. Vol. 7. P. 487–506.
- Mayden R.L. The hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // M.A. Claridge, H.A. Dawah, M.R. Wilson (eds.). *Species: The units of biodiversity*. NY: Chapman and Hall. 1997. P. 381–424.
- Mayr E. The biological species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 17–29.
- Mayr E. *This is biology: The science of the living world*. Cambridge, London: the Harvard univ. press. 1998.
- Mednikova M.B. On Late Infancy and Adolescence in European Neanderthals // *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*. 2007. N 3, P. 145–153.
- Mishler B.D., Theriot B.C. The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 44–54.
- Noonan J.P., Coop G., Kudaravalli S., Smith D., Krause J., Alessi J., Chen F., Platt D., Paabo S., Pritchard J.K., Rubin E.M. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA // *Science*. 2006. Vol. 314. N 5802. P. 1113–1118.
- Serre D., Paabo S. The fate of European Neanderthals: results and perspectives from ancient DNA analyses // Neanderthals revisited. New approaches and perspectives. Dordrecht, Springer, 2006. P. 211–220.
- Simpson G.G. *Principles of animal taxonomy*. NY: Columbia University Press. 1961.
- Tattersall I., Schwartz J.H. Hominids and hybrids: the place of the Neanderthals in human evolution // *PNAS*. 1999. Vol. 96. P. 7117–7119.
- Templeton A.R. The meaning of species and speciation: A genetic perspective // D. Otte, J.A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 1989. P. 3–27.
- Wheeler Q.D., Meier R. (eds.) *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press, 2000.
- Wiley E.O. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. NY: Wiley. 1981.
- Wiley E.O., Mayden R.L. The evolutionary species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 70–89.

Контактная информация:
Медникова М.Б. Тел.: (499) 126-94-79,
e-mail: medma_pa@mail.ru

PROBLEM OF BIOLOGICAL SPECIES AND SOME CONCEPTS OF MODERN EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY

M.B. Mednikova

Institute of Archaeology, RAS, Moscow

Biological species is one of the most controversial concepts of biology. Some difficulties of its interpretations have been started since Charles Darwin's works. More grounded concept of species as a polytypic and dynamic system appeared in Nikolai Vavilov's papers. Concept of biological species by E. Mayr, presenting reproductive isolation as a major criterion, for a long time have been a base for reconstructions of evolutionary anthropology. Today the species concept seems to be not so unequivocal in the papers of evolutionary anthropologists. Some anthropologists have doubts in reproductive isolation, they propose wide interspecific hybridization, cohesion and even syngameons among Homininae. This publication considers some questionable aspects of biological concept of species and evolution of E. Mayr's views on anthropogenesis. It is stressed that in spite of some complexities of its use in paleontology, Mayr concept has a number of remarkable advantages.

Key words: *biological species, Homininae, polytypic species, interspecific hybridization*

ЭВОЛЮЦИЯ ПИТАНИЯ НОМО (ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ)

М.В. Добровольская

Институт археологии РАН, Москва

Изучения питания ныне живущих и вымерших видов приматов – актуальное направление современной эволюционной антропологии. Благодаря применению изотопного и микроэлементного анализов стало возможно изучение пищевых ресурсов, использовавшихся ископаемыми гоминидами. В статье обсуждаются исследования, посвященные событиям антропогенеза, характеризующимся значительными трансформациями рациона питания. Это, прежде всего, появление ранних Homo erectus, формирование адаптивного комплекса европейских неандертальцев, распространение Homo sapiens в Европе.

Ключевые слова: эволюционная антропология, питание, изотопный анализ, палеоэкология

Введение

Сегодня, обсуждая различные проблемы современной эволюционной антропологии, мы неизменно обращаемся к первоисточникам – трудам Чарльза Дарвина. Одно из актуальных направлений современной эволюционной биологии человека – изучение питания современных и вымерших приматов, реконструкция пищевых адаптаций в ходе антропогенеза. В основополагающей книге Чарльза Дарвина «Происхождение человека и половой отбор», обращенной к базовым вопросам антропогенеза, аккумулировано огромное количество фактических данных, сопоставляющих морфологические и поведенческие и прочие особенности современных людей и других приматов, нравов и условий жизни «цивилизованных и варварских» обществ. Тем не менее, вопросам разнообразия рационов и режимов питания уделено весьма скромное место. Так в седьмой главе издания 1871, и 1874 года приводятся этнографические сведения, указывающие на прямое влияние изменения рациона питания на выживание определенных популяций. Чарльз Дарвин приводит сведения некоего м-ра Дэвиса, свидетельствующего о резком уменьшении численности коренного тасманийского населения, в связи с переменной образа жизни, рациона питания и вынужденной миграцией последних: «Число рождений было незначительно, число смертей велико. Причиной тому была в значительной степени перемена в образе жизни и в пище, но главным образом изменение с Ван-Дименовой Земли и связанное с ним

угнетенное состояние духа» [Дарвин, с. 169]. Во второй главе этой же книги отдельно анализируются причины редукции зубной системы [Дарвин, с. 72]. Однако Дарвина в большей степени занимали вопросы связи размеров и формы клыков у представителей мужского и женского пола и, соответственно, связь морфологии зубной системы с определенными формами поведения человека.

В современной литературе по эволюции приматов и человека, в частности, тема изменения питания в эволюции получила чрезвычайно широкое и интенсивное освещение. Редкое периодическое издание, или крупное обобщение результатов комплексных исследований в области антропогенеза не включает в себя материалы по этой тематике. Достаточно назвать несколько крупных зарубежных публикаций последнего десятилетия: коллективные монографии «Плотоядность и эволюция человека» [Stanford, Bunn, 2001] под редакцией К. Стенфорда и Г. Банна, «Эволюция питания человека: известное, неизвестное и непознаваемое» [Ungar, 2007] под редакцией П. Ангара выпущенные издательством Оксфордского университета, «Питание человека: происхождение и эволюция» [Ungar, Teaford, 2002] под редакцией П. Ангара и М. Тифорда; упомянуть крупный международный симпозиум «Эволюция питания человека», организованный и поведенный Институтом Макса Планка (Германия) в 2006 году. В нашей стране в 2005 пятом году появились две монографии, посвященные фундаментальным особенностям питания вида Homo sapiens и его предков: М. В. Добровольская «Человек и его

пища» [2005] и А.И. Козлов «Пища людей» [2005]. Чем обусловлено такое внимание к этой теме? Для того чтобы ответить на этот вопрос, обратимся к ряду наиболее активно разрабатываемых аспектов изучения питания приматов.

Основные направления исследований эволюции питания человека, его предков и предшественников

1. Формирование навыков охоты и получения мясной пищи среди африканских гоминин

Эта тема актуальна в связи с тем, процесс энцефализации развивается на базе более эффективной ассимиляции питательных веществ, получаемых с пищей, а также выбора новых пищевых ресурсов. Исследование поведения коллективов современных африканских приматов в естественных условиях позволили собрать огромный фактический материал о сезонной динамике рационов питания низших и высших приматов этого континента [например, Rowe, 1996]. Показана существенная роль охоты у обыкновенных и карликовых шимпанзе в обеспечении пищей, а также в формировании различных форм социального поведения этих человекообразных приматов [см.: Бутовская, Файнберг, 1993]. Если прежде, одной из ведущих гипотез была модель активизации хоты в более сухой сезон в связи с недостаточностью растительной пищи, что оказалось эволюционно перспективным на фоне жесткой аридации климата в эпоху появления ранних Номо, то в настоящее время показаны более сложные причины феномена, не сводимые к сезонным климатическим изменениям [Нойманн, 2009]. На основании этих исследований можно предполагать, что уже общие предки шимпанзе и людей, жившие в условиях достаточно влажного леса владели навыками охоты, употребляли в пищу мясо [Нойманн, 2009].

2. Резкое изменение структуры питания у ранних Номо *erectus* (1,8–1,5 млн. лет назад)

Это явление реконструируется по ряду признаков. Так, прежде всего это резкое увеличение объема мозга примерно до 900 см³, увеличение размеров тела, уменьшением площади жевательной поверхности зубов. Важно отметить, что увеличение объема мозга более чем на 200 см³ по срав-

нению с *H. habilis* не могло не повлечь за собой повышения энергетических расходов, что должно быть компенсировано. Все эти признаки, как правило, связывают с увеличением доли высококалорийной белковой пищи [Snodgrass et al., 2009] и даже началом употребления термически обработанных растительных и животных продуктов [Wrangham et al., 1999]. На основании модельных вычислений формулируются гипотезы о резком изменении состава тела, предполагающем увеличение жирового компонента (особенно у женщин). Это изменение метаболизма чрезвычайно значимо для развития мозговых структур в первые годы жизни человека, когда его питание целиком и полностью зависит от состояния здоровья матери. Таким образом, формируются «физиологические гарантии» вскармливания ребенка и обеспечения необходимыми питательными веществами его растущих мозговых структур.

3. Имели ли место аналогичные изменения пищевой стратегии в ходе формирования *Homo habilis*?

Важно отметить, что совершенствование аналитических методик расширяют наши возможности проведения биоархеологических реконструкций, делают гораздо более многоплановыми наши представления о морфофизиологической, поведенческой специфике древнего человека и его предшественников. Видное место в ряду этих новаций занимают методы палеодиетологических реконструкций, основанные на изучении состава костной ткани человека и животных, объединенных с ним трофическими связями. Это, прежде всего, определение степени интенсивности поглощения различных изотопов, а также микроэлементов окружающей среды.

Полученные в последние годы данные о изотопном составе эмали зубов различных представителей африканских австралопитеков и хабилиса позволили предполагать отсутствие резкого перехода с одного типа питания к другому [Shoenenger, 2009]. Более того, использование результатов изотопного исследования выявили, что рацион питания Номо приближен к таковому поздних массивных австралопитеков, а индивиды, относящиеся к виду *Australopithecus africanus* (Стерфонтейн, Макапансгат) демонстрируют гораздо более широкий диапазон использования пищевых ресурсов. [Cerling et al., 2003].

4. К реконструкции особенностей питания неандертальцев на базе изотопных исследований

В результате серьезных методических усилий за последние примерно 15 лет накоплен начальный объем данных о питании палеолитического населения Европы. Исследованные материалы относятся к эпохе мустье и верхнему палеолиту.

Изучение этих эпох связано с одной и наиболее интенсивно обсуждаемой тем – взаимодействием представителей неандертальцев и анатомически современного человека.

Очевидно, дальнейшее расселение человеческих коллективов по территории Европы в позднем плейстоцене в значительной мере определялось выбором пищевых ресурсов, обеспечивающих выживание популяции. Ранее было сформулирована гипотеза о том, что расширение активно используемых пищевых источников некоторыми группами сапиенсов способствовало освоению новых экологических условий, формированию новых демографических структур [Козловская, 2000].

Исследования аккумуляции стабильных изотопов азота и углерода позволяет нам реконструировать типичный пищевой рацион индивидов, останки которых были обнаружены в ряде археологических памятников Западной и Центральной Европы.

Первая реконструкция особенностей питания неандертальцев была выполнена группой французских исследователей во главе с Эрве Бошереном, представляющим Институт Эволюционных Наук в Монпелье. Эта публикация 1991 года [Bocherens, et al., 1991] положила начало направлению в палеодиетологических исследованиях и сформулировало основные вопросы:

1. Каково было положение неандертальцев в трофических пирамидах их экосистем?
2. Есть ли доказательства динамики (локальной или эпохальной) состава пищевого рациона неандертальцев?
3. С какими животными неандертальцы могли конкурировать за пищевые ресурсы?
4. Какими видами были представлена типичная охотничья добыча неандертальцев?

Все эти вопросы очень важны для понимания экологической специфики этой группы, а также для реконструкции некоторых вопросов их поведения.

Успешность работ, проведенных исследовательскими группами во главе с Э. Бошереном и М. Ричардсом, основывается, прежде всего, на высоком методическом уровне исследований и

методологической строгости. Под последним я понимаю, в данном случае следующее: получение не отрывочных сведений об изотопном составе костной ткани людей и животных, а обширную характеристику фракционирования изотопов в конкретной экосистеме. В связи с этим хотелось бы отметить значимость теоретических разработок академика В.П. Алексеева в области разработки понятия антропогеоценоза [Алексеев, 1993]. Они представлены в монографии «Очерки экологии человека». В ней автор создает концепцию антропогеоценоза, дает его определение: «Такой симбиоз между хозяйственным коллективом и освоенной им территорией... на ранних этапах человеческой истории можно назвать антропогеоценозом. Представляется весьма вероятным, что именно антропогеоценозы и являются теми элементарными ячейками, из которых слагаются культурно-хозяйственные типы» [Алексеев, 2008, с. 467]. Важнейшее место в структуре антропогеоценоза занимают пищевые связи: «Что получает коллектив от эксплуатируемой территории? В первую очередь пищу. Состав, изменение состава по сезонам, количество пищи, характерные именно для данного антропогеоценоза, можно обозначить как пищевую цепь. Очевидно, пищевая цепь есть одна из функциональных связей микросреды и хозяйственного коллектива» [Алексеев, 2008, с. 469–470].

В настоящее время ряд образцов из более чем 10 взрослых индивидов различных европейских памятников (табл. 1). Краткую сводку результатов приводим по данным М. Ричардса¹ с соавторами [Richards et al., 2008] с уточненными данными по публикации Т. Хайма с соавторами [Higham et al., 2005].

Первые же полученные данные указали на исключительно высокий трофический уровень, который занимали неандертальцы в своих экосистемах. Видом, наиболее близким к человеку по показателям накопления изотопов азота и углерода оказались гиены. При аналогичном исследовании, проведенном для неандертальцев из Виндии (Хорватия), наиболее близким видом стал волк [Richards et al., 2000]. Для неандертальцев из Жонзака (Южная Франция) – пещерный медведь [Richards et al., 2008]. Важно отметить, что последний памятник содержит ашельские индустриальные свидетельства и датируется возрастом от 55 до 40 тысяч лет. Для индивидов из класси-

¹ Группа исследователей под руководством М. Ричардса работает в Департаменте эволюции человека Института эволюционной антропологии Макса Планка в Лейпциге.

Таблица 1. Интенсивность накопления стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N коллагеном костной ткани взрослых европейских неандертальцев

| Образец | $\delta^{13}\text{C}$ | $\delta^{15}\text{N}$ | Возраст (тыс. лет) |
|----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------|
| Складина 4А-2 | -19.9 | 10.9 | 80–130 |
| Складина ИВ-4 | -21.2 | 11.8 | 40 |
| Спи | 19.8 | 11.0 | 35–40 |
| Ле Праделль 9 | -20.2 | 9.3 | 40–45 |
| Ле Праделль 10 | -19.1 | 11.6 | 40–45 |
| Ле Праделль М300 | -19.1 | 11.5 | 40–45 |
| Ле Праделль М400 | -19.5 | 11.4 | 40–45 |
| Ле Праделль М100 | -21.8 | 8.4 | 40–45 |
| Сен Сезар | -19.8 | 11.4 | 59–24 |
| Ле Роше-де-Вилленуве | -19.0 | 11.6 | 45 |
| Жонзак | -19.7 | 11.2 | 40 |
| Виндия, 207 | -19.5 | 10.1 | 32 |
| Виндия, 208 | -20.5 | 10.8 | 31 |

ческого памятника Сен Сезар наиболее близкими по уровням накопления изотопов также оказались гиены [Bocherens et al., 2005]. Отметим, что изотопные показатели позволяют считать этих индивидов более плотоядными, чем указанных хищников и падальщиков.

Прямые полученные данные не давали ответа вопрос о том, являлись ли неандертальцы охотниками или падальщиками. Как известно. Вопрос об употреблении туш палых животных неоднократно обсуждался в литературе при изучении динамики пищевых стратегий в антропогенезе [см., например, Фоули, 1990].

Специальные расчеты, проведенные группой Э. Бошерена [Bocherens et al., 2005] на основе модификации мультиресурсной смешанной модели Филиппса и Грегга [Phillips, Gregg, 2003], а затем и расчеты М. Ричардса [Richards et al., 2008], показали, что структура питания неандертальцев отличалась от таковой гиен. Падальщиками они, судя по полученным данным, не были. Этот вывод важен, так как формы поведения охотников и падальщиков существенно отличаются. Для первых, прежде всего, высокая согласованность действий в охотничьих коллективах. Очевидно, что охота на крупных животных могла быть только коллективной.

Как удалось реконструировать и основные промысловые виды неандертальцев, ими во всех случаях оказывались наиболее крупные травоядные млекопитающие. Там, где в сопутствующей фауне обнаруживались мамонт и шерстистый носорог – лидировали именно эти виды. Там, где их

не было, наиболее частой охотничьей добычей становились дикие быки и дикие лошади. Другие травоядные млекопитающие, такие как северные олени, реже становились предметом охоты. Важно отметить, что все эти животные обитают на открытых пространствах.

Достоверно известны три памятника, ассоциируемых с неандертальским населением, которые содержат свидетельства использования морских продуктов. Грот ди Масцерини (Италия), Дэвилс Тауэр и Вангьярд (Гибралтар) [Richards, et al., 2005]. Данные об изотопном составе костной ткани обитателей памятников отсутствуют.

Полученные к настоящему времени данные о стабильных изотопах углерода и азота в костной ткани неандертальцев свидетельствуют о том, что на протяжении десятков тысячелетий, традиции выбора охотничьей добычи неандертальцами не менялась. Они отдавали предпочтение крупным травоядным млекопитающим. Этот выбор видов вынуждал их находиться на близких расстояниях от территорий, где стада этих животных паслись. Таким образом, можно судить о четко выраженной плотоядной пищевой специализации и охотничьей поведенческой специализации. Очевидно, что вся система жизнеобеспечения европейских неандертальцев была основана именно на охоте на крупных травоядных млекопитающих.

5. Пищевая стратегия вида *Homo sapiens* в Европе

Следующий актуальное направление – реконструкция пищевых традиций верхнепалеолитических сапиенсов Европы. В настоящее время в печати представлены данные о примерно 15 индивидах из верхнепалеолитических памятников, датированных временем от 20 до 32 тысяч лет тому назад.

Археозоологические материалы свидетельствуют о том, что разнообразие видов, используемых людьми анатомически современного облика было более широким. Однако, обратимся к данным об аккумуляции изотопов азота и углерода как независимому источнику.

Как следует из данных, приведенных в таблице 2, экологические особенности пищевых ресурсов, наиболее активно используемые верхнепалеолитическими насельниками, отличаются. Более широк диапазон животных организмов. Это не только наземные травоядные млекопитающие, но и водная фауна. В данном случае, мы имеем в виду пресноводную фауну. Так, исследователи считают, что индивид из Костенок I примерно половину животных белков получал из организмов

водного происхождения (рыбы, водоплавающие птицы). Доля белковой пищи водного происхождения для представителей из Дольни Вестоницы 35 и Брно-Французска-2 составляет около 25%.

Проведенная нами ранее реконструкция питания индивидов из верхнепалеолитических погребений Сунгирь [*Homo sungirensis*, 2000] позволило предположить присутствие пищи водного происхождения в рационе питания, по крайней мере одного индивида (мальчика С-2). Гипотеза основывалась на результатах микроэлементного анализа костной ткани. Указание на использование пресноводных пищевых ресурсов жителями одной из наиболее северных верхнепалеолитических стоянок Сунгирь дополняют полученную картину.

Таким образом, широкое использование водных пищевых ресурсов фиксируется уже для представителей среднего и раннего верхнего палеолита. Приведенные данные свидетельствуют об использовании пресноводных ресурсов на внутриматериковых памятниках Европы.

Таблица 2. Стабильные изотопы¹³C и ¹⁵N в коллагене костной ткани евразийских представителей анатомически современного человека
[по Richards et al., 2001; Richards, 2009]

| Образец | $\delta^{13}\text{C}$ | $\delta^{15}\text{N}$ | Возраст (тыс. лет) |
|---------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------|
| Брно-Французска 2 | -19.0 | 12.3 | 24 |
| Дольни Вестоницы 35 | -18.8 | 12.3 | 23 |
| Костенки 1 | -18.2 | 15.1 | 33 |
| Костенки 18 | -19.1 | 13.1 | 21 |
| Мальта 1 | -18.4 | 12.2 | 20 |
| Павиланд 1 | -18.4 | 9.3 | 26 |
| Сунгирь 1 | -19.2 | 11.3 | 23 |
| Сунгирь 2 | -19.0 | 11.4 | 24 |
| Сунгирь 3 | -18.9 | 11.3 | 24 |
| Кро-Маньон | -19.9 | – | 25–30 |
| Кро-Маньон | -19.6 | – | 25–30 |
| Кро-Маньон | -19.5 | - | 25–30 |
| Кро-Маньон | -19.4 | – | 25–30 |
| Ля Рошетт | -17.1 | 11.2 | 25 |
| Иль Поинт | -19.7 | 11.4 | 25 |

б. Адаптация аборигенного населения Европы к раннеголоценовым климатическим изменениям

Эта тема непосредственно связана с проблемами эволюции, так как именно раннеголоценовые климатические изменения постепенно формируют те условия, в которых живет *Homo sapiens* и по сей день. Природные условия финального палеолитического времени (12 000–11 000 лет тому назад) во многом определялись дальнейшим отступанием ледового щита. Археологические памятники Западной Европы фиксируются примерно до 54° с.ш. Изучение антропологических и археозоологических материалов позднелепалеолитического времени, полученных при раскопках памятника Кендрикс Кейв (северное побережье Уэльса, Великобритания) позволили исследователям обратиться к вопросу реконструкции особенностей питания обитателей стоянки. Хотя памятник был раскопан в конце XIX века, хорошая документация, скрупулезное описание процесс раскопок и полное сохранение костных материалов [Eskrigge, 1880] сделали возможным обратиться к музейному хранению. Полученные данные сведены в таблице 3. Важно отметить, что среди многочисленных находок костей животных, останки морских позвоночных и беспозвоночных отсутствовали.

Данные о стабильных изотопах азота и углерода в коллагене костной ткани указывают на существенную долю морских продуктов в каждодневном рационе этих людей. Сопоставление аналогичных показателей по изотопам для наземных травоядных (бовиды) и серого тюленя, позволили моделировать долю морской пищи в каждодневном рационе людей. Вероятно, около 30% животных белков были морского происхождения. Авторы предполагают, что мясо наземных травоядных и мясо тюленей составляли основу рациона людей, живших в Кендрикс Кейв.

О значительном распространении использования морского пищевого ресурса свидетельствует и исследование, проведенное итальянскими археологами еще в конце 80-х годов прошлого века. Образцы костной ткани десяти индивидов из эпипалеолитических погребений Арене Кандид (Лигурия, Италия) исследовались с использованием микроэлементного анализа [Francalacci, 1989; Francalacci, Borgonini, 1988]. Авторы исследования продемонстрировали преимущественное использование морского пищевого ресурса жителями Лигурийского побережья. Также отметим, что известные изображения рыб, обнаруженные на верхнепалеолитических памятниках Франции

Таблица 3. Стабильные изотопы азота и углерода в коллагене костной ткани индивидов из Кендрикс Кейв [по Richards et al., 2005]

| Образец | $\delta^{13}\text{C}$ | $\delta^{15}\text{N}$ | Возраст (лет) |
|---------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| 57 | -17.9 | 13.8 | 11 880±90 (ОхА-7003) |
| 59 | -18.0 | 13.4 | 11 093±90 (ОхА-7003) |
| 60 | -17.7 | 13.9 | 12 090±90 (ОхА-7003) |
| 69 | -18.1 | 13.7 | 117 600±90 (ОхА-7003) |

(Леспюг, Нио, Ларте) относятся к эпохе позднего мадлена. Итак, традиция использования водных пищевых ресурсов значительно развивается от времени граветта до позднего мадлена.

Подводя итог сопоставлениям традиций использования пищевых ресурсов неандертальцами и сапиенсами, основываясь на известных к настоящему моменту материалах, мы можем судить о существовании двух различных пищевых стратегиях: специализированных охотников и неспециализированных охотниках на наземную и водную фауну.

Эти различия представляются важными по ряду причин. Прежде всего, специализированный уклад легче, чем иной мог быть нарушен климатическими изменениями. Возможно, эта специализация стала одной из причин, приведших к исчезновению этой группы аборигенного населения Европы. Во-вторых, свидетельства более широкого использования водных ресурсов анатомически современным человеком мы можем гипотетически рассматривать как известную поведенческую особенность анатомически современного человека в Европе. Это еще одна черта, «разводящая» популяции сапиенсов и неандертальцев. Сформировались ли эти различия случайно, или умение использовать различные пищевые источники «досталось по наследству» от предковых популяций?

К сожалению, к настоящему времени у нас нет ни достаточного числа палеодиетологических реконструкций из памятников различных эпох и географической приуроченности. Однако ответить на этот вопрос можно будет получить продолжая и развивая исследования в области палеодиетологических реконструкций на основании данных о накоплении стабильных изотопов азота и углерода, а также концентрациях микро- и макроэлементов, маркирующих определенные пищевые ресурсы.

Заключение

Реконструкции особенностей питания актуальны для современных исследований в области эволюционной антропологии. В этом убеждают те сюжеты, которые были приведены выше. Благодаря воссозданию динамики использования пищевых ресурсов, состава, режима питания, становится возможным получить знания о функциональной значимости тех или иных морфологических изменений в антропогенезе, некоторые из которых фиксировались антропологами еще в первой половине двадцатого века. Таким образом, основы эволюционной биологии человека, заложенные в трудах Чарльза Дарвина, получают развитие на базе иных биологических признаков, методов и подходов. Среди последних, вероятно, хотелось бы выделить экологический, как один из наиболее эффективных в современных исследованиях по эволюционной антропологии.

Библиография

- Алексеев В.П. География человеческих рас // Избранное. Т. 3. М., 2007. С. 9–544.
- Алексеев В.П. Очерки экологии человека // Избранное. Т. 3. М., 2008. С. 465–604.
- Бутовская М.Л., Файнберг Л.А. У истоков человеческого общества. М., 1993.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Сочинения. Т. 5. М., 1953.
- Добровольская М.В. Человек и его пища. М., 2005.
- Козлов А.И. Пища людей. М., 2005.
- Козловская М.В. Система питания верхнепалеолитических сообществ // *Homo sapiens*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М., 2000. С. 411–420.
- Туунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Сер. Биологическая. № 4. 2007. С. 475–489.
- Фоули Р. Еще один неповторимый вид. М., 1990.
- Bocherens H., Drucker G.D., Billiou D., Patou-Mathis M., Vandermeersch B. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Cesaire I Neanderthal: review and use of multi-source mixing model // *J. of Human Evolution*. 2005. N 49. P. 71–87.
- Bocherens H., Fizet M., Mariotti A., Lange-Badre B., Vandermeersch B., Borel J.-P., Bellon G. Isotopic biogeochemistry (^{13}C ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: implications for the study of fossil food web including Neanderthal Man // *J. of Human Evolution*. 1991. N 20. P. 481–492.
- Cerling T.E., Harris J.M., Passey B.H. Diets of East African Bovidae based on stable isotope analysis // *J. of Mammalogy*. 2003. N 84. P. 456–470.
- Eskrigge R.A. Notes on the human skeletons and traces of human workmanship found in cave in Landudno // *Proc. Liverpool. Geol. Soc.* 1880. N 2(4). P. 153–155.

- Francaletti P.* Dietary reconstruction in Arene Candide Cave (Liguria, Italy) by means of trace elements analysis // *J. of Archaeological Science*, 1989. N 16. P. 109–124.
- Francaletti P., Borgonini T.S.* Multielementary analysis of trace elements and preliminary results on stable isotopes in two Italian Prehistoric sites. Methodological aspects // *Trace elements in Environmental History* / G. Grupe, B. Hermann – eds., Berlin: Springer, 1988. P. 41–52.
- Higham T., Ramsey C.B., Karavanic I., Smith F., Trinkaus E.* Revised direct radiocarbon dating of the Vindija G₁ Upper Paleolithic Neandertals // *PNAS*. 2005. Vol. 103. N 3. P. 553–557.
- Hohmann G.* The Diets of the Nonhuman Primates: Frugivory, Food Processing, and Food Sharing // *The Evolution of the Human Diet*. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 1–14.
- Phillips D.L., Gregg J.W.* Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources // *Oecologia*. 2003. N 130. P. 114–125.
- Richards M.P., Taylor G., Steele T., McPherron S.P., Soressi M., Jaubert J., Orschiedt J., Mallye J.B., Rendu W., Hublin J.J.* Isotopic dietary analysis of a Neandertal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France // *J. of Human Evolution*. 2008. N 55. P. 179–185.
- Richards M.P.* Stable isotope evidence for European Upper Paleolithic human diet // *The Evolution of the Human Diet*. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 251–257.
- Richards M.P., Petit P.B., Trinkaus E., Smith F.H., Paunovic M., Karavanic I.* Neandertal diet at Vindija and Neandertal predation: the evidence from stable isotopes // *PNAS*. 2000. Vol. 97. N 13. P. 7663–7666.
- Richards M.P., Petit P.B., Trinkaus E., Stiner M.C., Trinkaus E.* Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European Mid-Upper Paleolithic // *PNAS*. 2001. Vol. 98. N 11. P. 6528–6532.
- Rowe N.* *The Pictorial Guide to the living Primates*. Pogonias Press: East Hampton and New York. 1996.
- Sheoninger M.J.* $\delta^{13}\text{C}$ Values reflect aspects of Primate ecology in addition to diet // *The Evolution of the Human Diet*. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 221–227.
- Snodgrass J.J., Leonard W.R., Robertson M.L.* The Energetics of Encephalization in Early Hominids // *The Evolution of the Human Diet*. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 15–29.
- Stanford C.B., Bunn H.T.* (Eds.) *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford, 2001.
- Ubgar P.* (Ed.) *Evolution of Human Diet: The known, the Unknown and the Unknowable*. Oxford, 2007.
- Unrath P.S., Teaford M.F.* (Eds.) *Human diet: its Origin and Evolution*. Westport, 2002.
- Wrangham R.W., Jones J.H., Laden J., Pilbeam D., Conklin-Britton N.L.* The row and the stolen: cooking and ecology of human origin // *Current Anthropology*. 1999. N 40. P. 567–594.

Контактная информация:

Добровольская М.В. Тел. (499) 126-94-79,
e-mail: mk_pa@mail.ru.

DIETARY EVOLUTION IN HOMO (MAIN RESEARCH DIRECTIONS)

M.V. Dobrovolskaya

Institute of Archaeology, RAS, Moscow

The study of the diets of the modern and fossil hominins is becoming an important research area in evolutionary anthropology. The data coming from isotopic and trace elements analysis help to reconstruct ancient subsistence strategies. This article aims to address to the following main topics: diet transformation and early Homo erectus; diet adaptation of the European Neandertals; increasing dietary variety in the European Upper Paleolithic inhabitants.

Key words: *evolutionary anthropology, diet, isotopic analysis, trace elements analysis, paleoecology*

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ВИДА *HOMO SAPIENS* В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

А.Г. Козинцев

Музей антропологии и этнографии РАН, Санкт-Петербург

Приводится обзор новейших популяционно-генетических фактов, дающих информацию о ранней эволюционной истории вида *Homo sapiens*. До конца XX в. казалось, что эти факты (относящиеся в основном к быстро эволюционирующим гаплоидным полоспецифичным локусам – мтДНК и нерекombинирующему участку Y хромосомы) однозначно подтверждают теорию, согласно которой сапиенсы, расселяясь из Африки, вытеснили из Евразии своих предшественников – архаических гоминидов, не смешиваясь с ними. Собранные в последние годы данные о медленно эволюционирующих локусах ядерного генома заставляют пересмотреть прежние взгляды и допустить возможность ассимиляции архаических гоминидов сапиенсами. До недавнего времени древние аллели возрастом до 2 млн лет, характерные лишь для одного континента, обнаруживались только в Африке (приводятся данные о шести таких аллелях). Это не противоречит моноцентризму, так как может свидетельствовать о сложности генетического состава предковой группы африканских сапиенсов. Однако недавно обнаружен локус, древнейший аллель которого (*RRM2P4*) представлен лишь в Юго-Восточной Азии. Это, видимо, указывает на позднюю ассимиляцию сапиенсами архаических гоминидов данного региона. То же относится и к Европе. Генетические данные дают все больше свидетельств смешения неандертальцев с сапиенсами, на что указывают также палеоантропологические и археологические данные.

Ключевые слова: популяционная генетика, эволюция, сапиенсы, неандертальцы, моноцентризм, мультирегионализм, теория ассимиляции

Взгляды на эволюцию вида *Homo sapiens* различаются в зависимости от того, как те или иные исследователи оценивают возраст последнего общего предка человеческих рас и как они решают вопрос о метисации сапиенсов с архаическими представителями рода *Homo*. Полярно противоположные позиции представлены узкой версией теории моноцентризма и теорией мультирегионализма.

Согласно узкой версии теории моноцентризма, последний общий предок всех современных человеческих групп жил менее 200 тыс. лет назад в Африке и относился к современному анатомическому типу. В интервале 70–60 тыс. лет назад его потомки начали колонизовать иные континенты, вытесняя оттуда архаических гоминидов и не смешиваясь с ними. Более ранние группы рода *Homo*, жившие за пределами Африки, согласно этой теории, представляют собой тупиковые ветви. К тупиковым ветвям причисляются не только все архаические гоминиды Евразии, принадлежащие, по мнению моноцентристов, к отдельным видам, но, возможно, даже прогрессивные ближневосточные формы типа Схул и Кафзех, древ-

ность которых около 100 тыс. лет [Lahr, Foley, 1998; Stringer, 2002]. Действительно, более поздние даты ближневосточных неандертальцев по сравнению с сапиенсами заставляют думать, что сапиентные мигранты первой волны из Африки были вытеснены с Леванта неандертальцами, проникшими туда из Европы [Kaufman, 2001].

Важнейшим аргументом в пользу узкой версии моноцентризма служит малая эволюционная глубина (менее 200 тыс. лет) генетической изменчивости быстро эволюционирующих полоспецифичных гаплоидных локусов – мтДНК и нерекombинирующего участка Y хромосомы. Согласно новейшим версиям теории «африканской Евы», время коалесценции (схождения) матрилиний мтДНК составляет от 136 тыс. [Briggs et al., 2009] до 190 тыс. лет назад [Oppenheimer, 2009]. Соответствующая оценка времени существования «африканского Адама», т.е. времени коалесценции патрилиний Y хромосомы – всего лишь 90 тыс. лет [Thomson, 2000] или даже 59 тыс. лет [Underhill et al., 2001]. Цифры, относящиеся к Y хромосоме, возможно, занижены [см.: Karafet et al., 2008], однако результаты анализа аутосомных микросател-

литных маркеров также указывают на весьма небольшую древность последнего общего африканского предка человеческих групп – 71–141 тыс. лет [Zhivotovsky et al., 2003].

Как и следует ожидать в соответствии с моноцентрической теорией, внутригрупповая генетическая изменчивость максимальна в Восточной Африке. Анализ микросателлитных локусов обнаруживает четкий градиент убывания гетерозиготности по мере удаления от этого района; последовательное снижение внутригрупповой изменчивости отмечается и по краниометрическим признакам [Prugnolle et al., 2005; Manica et al., 2007]. Данные о мтДНК, в частности отсутствие «восточно-евразийской» гаплогруппы М на Ближнем Востоке, заставляют генетиков считать, что маршрут миграции ранних сапиенсов из Африки пролегал не через Суэцкий перешеек, а через Бабель-Мандеб, по южному берегу Аравии и далее на восток вдоль южного побережья Азии [Metspalu et al., 2006; Oppenheimer, 2009; Stanyon et al., 2009]. Палеоантропологические данные соответствуют теории моноцентризма: древнейшие останки сапиенсов найдены в Эфиопии и имеют древность от 150 тыс. лет (Херто) [White et al., 2003] до 195 тыс. лет (Омо) [McDougall et al., 2008].

Согласно противоположной концепции – мультирегионалистской – срок, отделяющий современные человеческие расы от их последнего общего предка, на порядок больше – около 2 млн лет. Согласно этой версии, разные человеческие расы ведут происхождение от разных групп архаических гоминидов. А так как все современное человечество представляет собой единый вид, то и все древние группы рода *Homo*, как считают мультирегионалисты, принадлежали к тому же виду (*Homo sapiens*) либо, в крайнем случае, представляли собой сингамеон¹. Поскольку род *Homo* признается монотипическим, существование тупиковых ветвей в его истории фактически отрицается, и все архаические гоминиды, включая азиатских эректусов и неандертальцев, оказываются в той или иной степени предковыми по отношению к современному человеку [Wolpoff et al., 2001].

Вариантом мультирегионализма является гипотеза В. Эсварана, полагающего, что распространение сапиентной морфологии из африканского центра начиная со времени около 100 тыс. лет назад происходило не путем миграций, а путем волнообразной диффузии под действием отбора [Eswaran, 2002; Eswaran et al., 2005]. Такая мо-

дель предполагает принадлежность всех популяций, независимо от их морфологии (архаической или современной), к единому виду. Компромиссом между моноцентризмом и мультирегионализмом является теория ассимиляции, согласно которой миграция сапиенсов из Африки сопровождалась смешением их с архаическими гоминидами иных континентов [Smith et al., 1989]. Эта теория очень близка к широкому моноцентризму Я.Я. Рогинского [Рогинский, 1949].

В пользу мультирегионализма свидетельствует выявленная археологами преемственность в развитии палеолитических индустрий в целом ряде регионов Евразии. К востоку от «линии Мовиуса» преемственность исчисляется временем проникновения сюда первых гоминидов почти 2 млн лет назад, к западу от этой линии – временем ашельской миграции с Ближнего Востока 450–350 тыс. лет назад [Деревянко, 2005]. Среди генетиков наиболее активным мультирегионалистом является А. Темплтон, который упрекает сторонников теории «африканских Адама и Евы» в том, что они используют данные лишь о наиболее быстро эволюционирующих локусах и игнорируют эволюционные события (в частности, миграции архаических гоминидов из Африки), предшествующие последней миграции сапиенсов и также оставившие следы в современном человеческом геноме [Templeton, 2005, 2007]. Таких миграций Темплтон насчитывает две. Первая произошла 1.9 млн лет назад, вторая – 400–800 тыс. лет назад. Миграция сапиенсов была лишь третьей, причем она сопровождалась смешением с евразийскими потоками мигрантов предшествующих волн.

Сравнительно недавно у А. Темплтона было довольно мало сторонников среди генетиков. Но начиная с конца XX в. стали накапливаться факты, относящиеся к ядерному геному и свидетельствующие о том, что наследие архаических гоминидов в генофонде современного человечества прослеживается вполне отчетливо. Время коалесценции линий, контролируемых ядерной ДНК, в среднем 459 тыс. лет назад [Green et al., 2006]. По некоторым медленно эволюционирующим локусам оно оценивается в 2 млн лет и более.

Но как интерпретировать эти длительные сроки, некоторые из которых превышают срок существования вида *Homo sapiens*, по крайней мере, в моноцентрическом его понимании? Быть может, малая эволюционная глубина быстро эволюционирующих полоспецифичных локусов свидетельствует лишь об их малой разрешающей способности [Weaver, Roseman, 2008]? Но и анализ аутосомных локусов приводит к выводу, что общий предок человеческих рас жил не более 150 тыс.

¹ О сапиенсах и неандертальцах как о сингамеоне см.: Holliday, 2006.

лет назад [Zhivotovsky et al., 2003]. Видимо, необходим компромисс между крайними позициями. Таким компромиссом и является теория ассимиляции (или широкого моноцентризма), допускающая, что хотя корень родословного древа человечества расположен неглубоко, отдельные ветви этого древа могли на ранних этапах срастаться с ветвями, которые древнее корня.

В самом деле, некоторые генетики полагают, что чрезвычайно высокая дивергенция гаплотипов медленно эволюционирующих локусов в сочетании с сильной неравновесностью по сцеплению исключает полное вытеснение сапиентными мигрантами из Африки архаических гоминидов Евразии и свидетельствует о сравнительно поздней ассимиляции [Garrigan et al., 2005; Garrigan, Hammer, 2008]. В. Эсваран и его соавторы утверждают, что следы такой ассимиляции прослеживаются в 80% локусов ядерного генома [Eswaran et al., 2005]. По мнению же других генетиков, значительная эволюционная глубина изменчивости этих локусов свидетельствует не столько об ассимиляции, сколько о том, что предковая африканская группа сапиенсов была не маленькой и однородной, как казалось на основании быстро эволюционирующих локусов, а большой и подразделенной. В ее сложении, возможно, участвовали разные группы архаических гоминидов Африки [Fagundes et al., 2007, 2008].

Решение спора зависит от того, в каких именно человеческих группах сохраняется наследие ранних представителей рода *Homo*. Если только в африканских, то это не противоречит моноцентризму, так как именно про обитателей данного континента (и только про них) можно сказать, что они «ниоткуда не пришли», поскольку их предки жили здесь всегда. Если же генетическое наследие архаических гоминидов обнаружится и на иных континентах, то это будет решающим аргументом против узкой версии моноцентризма, отрицающей метисацию ранних сапиенсов, мигрировавших из Африки, с архаическими гоминидами Евразии.

До недавнего времени древнейшие варианты, специфичные только для одного континента, обнаруживались исключительно в Африке. Среди них имеются и X-сцепленные, и аутосомные. К первым относятся аллель, кодирующий один из типов пируватдегидрогеназы – PDHA1. Его древнейший африканский вариант отделился от прочих около 1.9 млн лет назад [Harris, Nay, 1999]. Такова же древность африканского варианта Xp21.1 [Garrigan et al., 2005] и одного из сегментов (также специфически африканского) гена дистрофина – *dys44* [Labuda, 2000]. Возраст афри-

канских же вариантов генов ZFX и Xq13.3 оценивается соответственно в 1.1 млн лет [Jaruzelska et al., 1999; Labuda, 2000] и 0.5 млн лет [Kaessman et al., 1999]. К древнейшим чисто африканским аутосомным вариантам относится один из сегментов гена бета-глобина древностью 0.8 млн лет [Harding, 1997].

Недавно, однако, найден X-сцепленный локус, обнаруживающий иную картину географической изменчивости. Его фрагмент – псевдоген 4 участка M2 рибонуклеотид-редуктазы – RRM2P4 [Hammer et al., 2004; Garrigan et al., 2005; Cox et al., 2008]. Время схождения ветвей его филогенетического древа – 2.3 млн лет – эпоха, близкая к той, когда возникли и распространились из Африки в Евразию первые представители вида *Homo erectus*. Один из древнейших гаплотипов RRM2P4 представлен и в Африке, и в Евразии, тогда как другой – исключительно в Юго-Восточной Азии. Эти гаплотипы различаются пятью мутациями, причем все пять фиксированы. На сегодняшний день это единственный локус, генеалогическое древо которого имеет азиатский корень.

Судя по полному неравновесию по сцеплению (отсутствию следов рекомбинации), наиболее вероятное объяснение столь необычной картины – поздняя гибридизация сапиенсов с архаическими гоминидами Юго-Восточной Азии. Это произошло, по-видимому, не раньше 50 тыс. лет назад, т.е. времени, когда мигранты из Африки достигли данного региона. Следы более ранних контактов были бы, скорее всего, уничтожены рекомбинацией. Естественный отбор не мог привести к такому результату, так как речь идет о некодирующем участке ДНК. Гибридизация сапиенсов с эректусами или их потомками подтверждается и сохранением архаических черт в строении черепа поздних гоминидов Южной Пацифики типа Уилландра и Кау Суомп, живших в самом финале позднего плейстоцена или даже в начале голоцена [Curnoe, 2007].

Интересна в этой связи и морфология черепа более ранних (среднеплейстоценовых) гоминидов Восточной Азии типа Дали и Цзиннюшань, возраст которых – 200–280 тыс. лет [Wu, Poirier, 1995. P. 114–122]. Хотя этих гоминидов нельзя считать сапиенсами, они явно прогрессивнее восточноазиатских эректусов и скорее всего должны быть отнесены к виду *Homo heidelbergensis* [Зубов, 2004. С. 229–233]. Если смешению сапиенсов – мигрантов из Африки – с архаическими гоминидами иных континентов способствовала более «прогрессивная» внешность последних [Козинцев, 1997], то не исключено, что потомки гоминидов типа Дали и Цзиннюшань и были теми,

кто внес архаический азиатский компонент в генофонд современного человечества.

Не менее интересна ситуация в Европе, где вопрос об ассимиляции неандертальцев сапиенсами продолжает вызывать оживленные споры. Еще недавно казалось, что свидетельства такой ассимиляции в археологических [Аникович, 2005] и палеоантропологических материалах [Homo sungirensis., 2000. P. 193–215, 267, 345–348; Wolpoff et al., 2004; Smith et al., 2005; Zilhão, 2006; Soficaru et al., 2007], противоречат генетическим данным. В самом деле мтДНК, извлеченная из сунгирских останков, оказалась человеческой, а генетики не обнаружили никаких следов смешения между сапиенсами и неандертальцами ни по мтДНК [Currat, Excoffier, 2004; Serre et al., 2004], ни по Y хромосоме [Krause et al., 2007]. Однако наличие древней мтДНК в костях сунгирских гоминидов было затем оспорено [Ovchinnikov, Goodwin, 2003], а ведущие палеогенетики высказали крайний пессимизм по поводу возможности отличить древнюю мтДНК человеческого типа от современной, попадающей в образцы в виде примеси [Pääbo et al., 2004].

Секвенирование огромного (более 1 млн пар оснований) участка ДНК неандертальца древностью 38 тыс. лет из пещеры Виндия (Хорватия) заставило Сванте Паабо и его коллег пересмотреть свой прежний вывод об отсутствии следов смешения между неандертальцами и сапиенсами. Исходя из несоответствия между значительной древностью (около 0.5 млн лет) расхождения неандертальской и сапиентной ветвей, с одной стороны, и большим числом (около 30%) специфически сапиентных генов у неандертальцев, с другой, они предположили, что смешение имело место [Green et al., 2006]. А поскольку неандертальская X хромосома обнаруживает более высокий уровень дивергенции по сравнению с аутосомами, генный поток, по их мнению, шел именно в том направлении, в каком это и можно было предсказать исходя из здравого смысла – от сапиентных мужчин к неандертальским женщинам [Там же].

Возможно, впрочем, что эти выводы были преждевременными. Выводы другого исследования, вышедшего в другом ведущем журнале в том же году, совсем иные: по данным о секвенировании гораздо меньшего по размерам участка неандертальской ДНК, смешение с сапиенсами не прослеживается, вернее, его уровень был в любом случае ниже 20% [Noonan et al., 2006]. Как ни странно, среди авторов – те же С. Паабо и его ближайший сотрудник Й. Краузе, которые являются соавторами вышеупомянутой работы, опубли-

кованной одновременно. Эти расхождения вызвали недоуменную реакцию других генетиков, по мнению которых, на выводы Р. Грина и его коллег могла повлиять примесь современной ДНК в изученном образце [Wall, Kim, 2007]. Авторы признали обоснованность критики [Green et al., 2009]. Однако согласно вычислениям В. Планьоля и того же Дж. Уолла, который указал на методические просчеты Грина и его соавторов, размер неандертальской примеси у европейцев составляет не менее 5%, причем вывод этот сделан на основании анализа уже не древней, а современной ДНК [Plagnol, Wall, 2006].

Так или иначе, сегодня уже нельзя исключить, что противоречие между данными палеоантропологии и археологии, с одной стороны, и генетики, с другой – мнимое. Варианты разрешения этого противоречия я обсуждал еще до того, как новые факты заставили палеогенетиков усомниться в их прежних взглядах [Козинцев, 2004].

Не исключено, что обмен генами (если он все-таки происходил) был двусторонним. Согласно одной из гипотез, именно от неандертальцев сапиенсы получили селективно выгодную гаплогруппу D гена микроцефалина, регулирующего размеры мозга в период роста. Полагают, что это произошло поздно (около 37 тыс. лет назад), хотя древность самой гаплогруппы – не менее 1 млн лет, причем в Евразии она встречается значительно чаще, чем в Африке [Evans et al., 2006; Hawks et al., 2008]. Сходная гипотеза выдвинута и относительно селективно выгодного аллеля H2, кодирующего один из вариантов тау-белка. Полагают, что этот аллель, защищающий от нейродегенеративных заболеваний, появился в человеческих популяциях (только европеоидных) в интервале от 30 до 10 тыс. лет назад, а следовательно, также мог быть получен от неандертальцев [Hardy et al., 2005].

А вот наличие «языкового гена» FOXP2 у неандертальцев² разные генетики объясняют по-разному: одни – присутствием его у общего предка [Krause et al., 2007; Ptak et al., 2009], другие – интрогрессией [Coop et al., 2008]. В любом случае неандертальцы, видимо, владели речью, что, конечно, облегчало ассимиляцию их сапиенсами.

Быть может, наличием речи и культуры вызвано и то, что генетическая изменчивость у современных людей и неандертальцев ниже, чем у человекообразных обезьян, несмотря на большую

² Вывод сделан на основании анализа ДНК у двух неандертальских мужчин из пещеры Эль-Сидрон (Испания).

численность [Premo, Hublin, 2009]. Речь и культура, приведшие к замене видоспецифичной поведенческой нормы множеством культурно-специфичных норм, способствовали подразделенности вида, что снижало генетическую изменчивость.

Я признателен Л.Б. Вишняцкому за плодотворное обсуждение проблем, затронутых в данном обзоре.

Библиография

Аникович М.В. Сунгирь в культурно-историческом контексте и проблема становления современного человечества // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 2 (22). С. 37–47.

Деревянко А.П. Древнейшие миграции человека в Евразии и проблема формирования верхнего палеолита // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 2 (22). С. 22–36.

Зубов А.А. Палеоантропологическая родословная человека. М.: б/и, 2004.

Козинцев А.Г. Переход от неандертальцев к людям современного типа в Европе: Эволюция путем полового отбора? // Человек заселяет планету Земля. М.: Ин-т географии РАН, 1997. С. 109–114.

Козинцев А.Г. Сунгирь: Старый спор, новые аргументы // Археология, этнография и антропология Евразии. 2004. № 1(17). С. 19–27.

Рогинский Я.Я. Теории моноцентризма и полицентризма в проблеме происхождения современного человека. М.: Изд-во МГУ, 1949.

Homo sungirensis: Верхнепалеолитический человек: Экологические и эволюционные аспекты исследования. М.: Научный мир, 2000.

Briggs A.W., Good J.M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., Rudan P., Braiković D., Kučan Z., Gušić I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Pääbo S. Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes // Science. 2009. Vol. 325. N 5938. P. 318–321.

Coop G., Bullaughey K., Luca F., Przeworski M. The timing of selection at the human FOXP2 gene // Molecular Biology and Evolution. 2008. Vol. 25. N 7. P. 1257–1259.

Cox M.P., Mendez F.L., Karafet T.M., Pilkington M.M., Kingan S.B., Destro-Bisol G., Strassmann B.I., Hammer M.F. Testing for archaic hominin admixture on the X chromosome: Model likelihoods for the modern human RRM2P4 region from summaries of genealogical topology under the structured coalescent // Genetics. 2008. Vol. 178. N 1. P. 427–437.

Curnoe D. Modern human origins in Australasia: Testing the predictions of competing models // Homo. 2007. Vol. 58. N 2. P. 117–157.

Currat M., Excoffier L. Modern humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe // Public Library of Science, Biology. 2004. Vol. 2. N 12. P. 2264–2274.

Eswaran V. A diffusion wave out of Africa: The mechanism of the modern human revolution? // Current Anthropology. 2002. Vol. 43. N 5. P. 748–774.

Eswaran V., Harpending H., Rogers A.R. Genomics refutes an exclusively African origin of humans // J. of Human Evolution. 2005. Vol. 49. N 1. P. 1–18.

Evans P.D., Mekel-Bobrov N., Vallender E.J., Hudson R.R., Lahn B.T. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into Homo sapiens from an archaic Homo lineage // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2006. Vol. 103. N 48. P. 18178–18183.

Fagundes N.J.R., Ray N., Beaumont M., Neuenschwander S., Salzano F.M., Bonatto S.L., Excoffier L. Statistical evaluation of alternative models of human evolution // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2007. Vol. 104. N 45. P. 17614–17619.

Fagundes N.J.R., Ray N., Beaumont M., Neuenschwander S., Salzano F.M., Bonatto S.L., Excoffier L. Reply to Garrigan and Hammer: Ancient lineages and assimilation // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2008. Vol. 105. N 2. P. E4.

Garrigan D., Hammer M.F. Ancient lineages in the genome: A response to Fagundes et al. // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2008. Vol. 105. N 2. P. E3.

Garrigan D., Mobasher Z., Kingan S.B., Wilder J.A., Hammer M.F. Deep haplotype divergence and long-range linkage disequilibrium at Xp21.1 provide evidence that humans descend from a structured ancestral population // Genetics. 2005. Vol. 170. N 4. P. 1849–1856.

Green R.E., Briggs A.W., Krause J., Prüfer K., Burbano H.A., Siebauer M., Lachmann M., Pääbo S. The Neandertal genome and ancient DNA authenticity // The European Molecular Biology Organization Journal. 2009. Vol. 28. N 17. P. 2494–2502.

Green R.E., Krause J., Ptak S.E., Ronan M.T., Simons J.F., Du L., Egholm M., Rothberg J.M., Paunovic M., Pääbo S. Analysis of one million base pairs of Neandertal DNA // Nature. 2006. Vol. 444. N 7117. P. 330–336.

Hammer M.F., Garrigan D., Wood E., Wilder J.A., Mobasher Z., Bigham A., Krenz J.G., Nachman M.W. Heterogeneous patterns of variation among multiple human X-linked loci: The possible role of diversity-reducing selection in non-Africans // Genetics. 2004. Vol. 167. N 4. P. 1841–1853.

Harding R.M., Fullerton S.M., Griffiths R.C., Bond J., Cox M.J., Schneider J.A., Moulin D.S., Clegg J.B. Archaic African and Asian lineages in the genetic diversity of modern humans // American Journal of Human Genetics. 1997. Vol. 60. N 4. P. 772–789.

Hardy J., Pittman A., Myers A., Gwinn-Hardy K., Fung H.C., de Silva R., Huttin M., Duckworth J. Evidence suggesting that Homo neanderthalensis contributed the H2 MAPT haplotype to Homo sapiens // Biochemical Society Transactions. 2005. Vol. 33. N 4. P. 582–585.

Harris E.E., Hey J. X chromosome evidence for ancient human histories // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 1999. Vol. 96. N 6. P. 3320–3324.

Hawks J., Cochran G., Harpending H.C., Lahn B.T. A genetic legacy from archaic Homo // Trends in Genetics. 2008. Vol. 24. N 1. P. 19–23.

- Holliday T.W. Neanderthals and modern humans: An example of mammalian syngameon? // Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives (eds. Harvati K., Harrison T.). New York: Springer, 2006. P. 289–306.
- Jaruzelska J., Zietkiewicz E., Batzer M., Cole D.E.C., Moisan J.-P., Scozzari R., Tavaré S., Labuda D. Spatial and temporal distribution of the neutral polymorphism in the last ZFX intron: Analysis of the haplotype structure and genealogy // Genetics. 1999. Vol. 152. N 3. P. 1091–1101.
- Kaessman K., Heisig F., von Haeseler A., Pääbo S. DNA sequence variation in a non-coding region of low recombination on the human X chromosome // Nature Genetics. 1999. Vol. 22. N 1. P. 78–81.
- Karafet T.M., Mendez F.L., Meilerman M.B., Underhill P.A., Zegura S.L., Hammer M.F. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree // Genome Research. 2008. Vol. 18. N 5. P. 830–838.
- Kaufman D. Comparisons and the case for interaction among Neanderthals and early modern humans in the Levant // Oxford Journal of Archaeology. 2001. Vol. 20. N 3. P. 219–240.
- Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R.E., Burbano H.A., Hublin J.-J., Hänni C., Fortea J., de la Rasilla M., Bertranpetit J., Rosas A., Pääbo S. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals // Current Biology. 2007. Vol. 17. N 21. P. 1908–1912.
- Labuda D., Zietkiewicz E., Yotova V. Archaic lineages in the history of modern humans // Genetics. 2000. Vol. 156. N 2. P. 799–808.
- Lahr M., Foley R.A. Towards a theory of modern human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution // Yearbook of Physical Anthropology. 1998. Vol. 41. P. 137–176.
- Oppenheimer S. The great arc of dispersals of modern humans: Africa to Australia // Quaternary International. 2009. Vol. 202. N 1-2. P. 2–13.
- Ovchinnikov I.V., Goodwin W. Ancient human DNA from Sungir? // Journal of Human Evolution. 2003. Vol. 44. N 3. P. 389–392.
- McDougall I., Brown F.H., Fleagle J.G. Sapropels and the age of hominins Omo I and II, Kibish, Ethiopia // Journal of Human Evolution. 2008. Vol. 55. N 3. P. 409–420.
- Manica A., Amos W., Balloux F., Hanihara T. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotype variation // Nature. 2007. Vol. 448. N 7151. P. 346–348.
- Metspalu M., Kivisild T., Bandelt H.-J., Richards M., Villems R. The pioneer settlement of modern humans in Asia // Human Mitochondrial DNA and the Evolution of *Homo sapiens* / Eds. Macaulay V., Richards M. Berlin – Heidelberg: Springer Verlag, 2006 (Nucleic Acids and Molecular Biology. Vol. 18). P. 181–199.
- Noonan J.P., Coop G., Kudaravalli S., Smith D., Krause J., Alessi J., Chen F., Platt D., Pääbo S., Pritchard J.K., Rubin E.M. Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA // Science. 2006. Vol. 314. N 5802. P. 1113–1118.
- Pääbo S., Poinar H., Serre D., Jaenicke-Despres V., Hebler J., Rohland N., Kuch M., Krause J., Vigilant L., Hofreiter M. Genetic analysis from ancient DNA // Annual Review of Genetics. 2004. Vol. 38. P. 645–679.
- Plagnol V., Wall J.D. Possible ancestral structure in human populations // Public Library of Science, Genetics. 2006. Vol. 2. N 7. P. 0972–0979.
- Premo L.S., Hublin J.-J. Culture, population structure, and low genetic diversity in Pleistocene hominins // Proceedings of the Academy of Sciences of USA. 2009. Vol. 106. N 1. P. 33–37.
- Prugnolle F., Manica A., Balloux F. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations // Current Biology. 2005. Vol. 15. N 5. P. R159–R160.
- Ptak S.E., Enard W., Wiebe V., Ines H., Krause J., Lachmann M., Pääbo S. Linkage disequilibrium extends across putative selected sites in FOXP2 // Molecular Biology and Evolution. 2009. Vol. 26. N 10. P. 2181–2184.
- Serre D., Langaney A., Chech M., Teschler-Nicola M., Paunovic M., Mennecier P., Hofreiter M., Possnert G., Pääbo S. No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans // Public Library of Science, Biology. 2004. Vol. 2. N 3. P. 0313–0317.
- Smith F.H., Falsetti A.B., Donnelly S.M. Modern human origins // Yearbook of Physical Anthropology. 1989. Vol. 32. P. 35–68.
- Smith F.H., Janković I., Karavanić I. The assimilation model of modern human origins in Europe and the extinction of Neandertals // Quaternary International. 2005. Vol. 137. N 1. P. 7–19.
- Soficaru A., Petrea C., Doboş A., Trinkaus E. The human cranium from the Peştera Cioclovina Uscată, Romania // Current Anthropology. 2007. Vol. 48. N 4. P. 611–619.
- Stanyon R., Sazzini M., Luiselli D. Timing the first human migration into Eastern Asia [электронный ресурс] // J. of Biology. 2009. Vol. 8:18. URL: <http://jbiol.com/content/8/2/18> (дата обращения: 22.10.2009).
- Stringer C.B. Modern human origins: Progress and prospects // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. 2002. Vol. 357. N 1420. P. 563–579.
- Templeton A.R. Haplotype trees and modern human origins // Yearbook of Physical Anthropology. 2005. Vol. 48. P. 33–59.
- Templeton A.R. Genetics and recent human evolution // Evolution. 2007. Vol. 61. N 7. P. 1507–1519.
- Thomson R., Pritchard J.K., Shen P., Oefner P.J., Feldman M.W. Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2000. Vol. 97. N 13. P. 7360–7365.
- Underhill P.A., Passarino G., Lin A.A., Shen P., Mirazón Lahr M., Foley R.A., Oefner P.J., Cavalli-Sforza L.L. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations // Annals of Human Genetics. 2001. Vol. 65. N 1. P. 43–62.
- Wall J.D., Kim S.K. Inconsistencies in Neanderthal genomic DNA sequences // Public Library of Science, Genetics. 2007. Vol. 3. N 10. P. 1862–1866.
- Weaver T.D., Roseman C.C. New developments in the genetic evidence for modern human origins // Evolutionary Anthropology. 2008. Vol. 17. N 1. P. 69–80.
- White T.D., Asfaw B., Degusta D., Gilbert H., Richards G.D., Suwa G., Howell F.C. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia // Nature. 2003. Vol. 423. N 6941. P. 742–747.

Wolpoff M.H., Hawks J., Frayer D., Hunley K. Modern human ancestry at the peripheries: A test of the replacement theory // *Science*. 2001. Vol. 291. N 5502. P. 293–297.

Wolpoff M.H., Mannheim B., Mann A., Hawks J., Caspari R., Rosenberg K.R., Frayer D.W., Gill G.W., Clark G. Why not the Neandertals? // *World Archaeology*. 2004. Vol. 36. N 4. P. 527–546.

Wu X., Poirier F.E. Human Evolution in China: A Metric Description of the Fossils and a Review of the Sites. N.Y.: Oxford University Press, 1995.

Zhivotovsky L.A., Rosenberg N.A., Feldman M.W. Features of evolution and expansion of modern humans, inferred from genomewide microsatellite markers // *American Journal of Human Genetics*. 2003. Vol. 72. N 5. P. 1171–1186.

Zilhão J. Neandertals and modern humans mixed, and it matters // *Evolutionary Anthropology*. 2006. Vol. 15, N 5. P. 183–195.

Контактные сведения:

Козинцев А.Г. Тел. (812) 272-5161,

e-mail: agkozintsev@gmail.com.

THE EVOLUTIONARY HISTORY OF HOMO SAPIENS IN THE LIGHT OF POPULATION GENETICS

A.G. Kozintsev

Museum of Anthropology and Ethnography, RAS, St.Petersburg

Recent population genetic data relevant for the early evolution of Homo sapiens are discussed. Until the late 1990s, these data, which mostly concerned the rapidly evolving sex-specific haploid loci such as mtDNA and the nonrecombining portion of Y chromosome, seemed to unambiguously support the Recent African Origin and Replacement theory. Evidence on slowly evolving loci of the nuclear genome, collected in the recent years, suggests that previous views should be revised, and that certain groups of the archaic members of the genus Homo were assimilated by anatomically modern humans. Until recently, continent-specific alleles whose evolutionary age approached 2 million years were found only in Africa (data on six such alleles are cited). This did not contradict the Recent African Origin and Replacement theory, suggesting only that the ancestral group of African Homo sapiens had a mixed ancestry. However, a recently discovered and likewise ancient allele RRM2P4 is present only in Southeast Asia. This apparently attests to the late assimilation of archaic humans of that region by anatomically modern migrants from Africa. The same applies to Europe. Recent genetic data suggest that hybridization between Neandertals and anatomically modern humans cannot be excluded, and the same is demonstrated by skeletal and archaeological evidence.

Key words: population genetics, evolution, anatomically modern humans, Neandertals, Recent African Origin, Multiregionalism, Assimilation Theory

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА ОТРЯДА ПРИМАТОВ НА УРОВНЕ ГЕННОЙ ЭКСПРЕССИИ КЕРАТИНОВ ВОЛОС ЧЕЛОВЕКА И ШЕРСТИ ОБЕЗЬЯН

В.А. Спицын¹, И.С. Афанасьева¹, Л.С. Бычкова¹, Н.Х. Спицына²

¹ *Медико-генетический научный центр РАМН, Москва*

² *Институт этнологии и антропологии РАН, Москва*

*Молекулярная систематика располагает методами, которые могут быть успешно использованы для решения проблем приматологии. Тонкий анализ системы кератинизированных белков, образующих волосы человека и шерсть обезьян, позволяет сопоставить таксономическое древо отряда приматов в сравнении с используемыми для этой цели морфологическими признаками. Существенным положительным качеством данного подхода является возможность использования для анализа образцов, длительное время хранящихся в коллекциях. Проведено исследование внутривидовой и межвидовой изменчивости альфа-кератинов для 30 видов обезьян. Все исследованные образцы шерсти обезьян показали картину, весьма отличную от той, которая наблюдалась при анализе образцов волос человека. Если значения показателя подвижности (R_f) всех шести электрофоретических фракций *Homo sapiens* не превышают 0.5, то у обезьян, наряду с такими медленно мигрирующими электрофоретическими фракциями, наблюдается значительное число (от 3 до 7) быстро мигрирующих зон, R_f которых превышает величину 0.5. Медленно мигрирующие компоненты альфа-кератинов всех обезьян полностью соответствуют электрофоретическим зонам альфа-полипептидов человека по величинам R_f . Таким образом, отмечается полная редукция быстро мигрирующих электрофоретических фракций у человека и частичная – у шимпанзе. Различия в типах альфа-кератинов шерсти обнаружены только между крупными таксономическими группами, в основном на уровне подсемейств и выше. Особенности дифференциации типов кератинов шерсти среди различных видов приматов в целом соответствуют общепринятым положениям «классической» систематики.*

Ключевые слова: *альфа-кератины волос человека и шерсти обезьян, молекулярная систематика приматов*

*Посвящается памяти профессора
Всеволода Петровича Якимова*

Введение

Волосистой покров млекопитающих является уникальной особенностью, отличающей их от других классов животных. Шерсть млекопитающих играет решающую роль в сохранении тепла у гомойотермных организмов. К другим функциям шерстяного покрова можно отнести отношение к половому диморфизму и защите собственно кожи. Система теплового контроля в филогенетическом отношении, по-видимому, способствовала быстрой радиации млекопитающих и их широкому распространению по земному шару. Интересным событием в эволюции волосистого покрова явилась его редукция у человека. Тем не менее, у человека отмечается сходная с человекообразными обе-

зьянами густота волосистых фолликулов на единицу поверхности тела. Сравнительные исследования показывают, что структура шерсти и особенности ее развития являются сходными для млекопитающих в целом.

Кератины являются основной группой белков, образующих волосы человека и шерсть животных. Сюда входят как волокнистые, так и аморфные белки, образуемые эпителиальными клетками, которые весьма устойчивы к разрушению ввиду наличия большого числа дисульфидных связей между цепями белковых молекул.

Оказывается, что ультраструктура волос, распределение кислых и основных кератинов у сумчатых и плацентарных видов животных обнаруживают большое сходство.

Генетико-биохимический анализ системы кератинизированных белков, образующих волосы человека и шерсть обезьян был предпринят первоначально в 1973–1975 гг. [Baden, Lee, Kubilus, 1975, Hrdy & Baden, 1973]. В результате были обнаружены некоторые различия в спектрах этих белков между различными видами приматов.

Методические приемы, с помощью которых экстрагировались белковые компоненты шерсти, включали разрушение дисульфидных связей с последующим расщеплением на полипептидные цепи. Такая обработка приводит к образованию двух основных фракций, одна из которых, именуемая α -кератином, имеет относительно высокую молекулярную массу и низкое содержание серы. Другая, β -кератин, характеризуется низкой молекулярной массой, но высоким содержанием серы [Birbeek, 1964]. По мнению автора, первый компонент имеет отношение к микрофибриллам, а второй – к матриксу.

В лабораторных исследованиях в качестве реагента для ослабления дисульфидных связей используется тиогликолат натрия, а для их разрыва – моноiodуксусная кислота. Образующиеся в результате S-карбоксиметилкератины дифференцировались на S-карбоксиметилкератин А (SCMKA) и S-карбоксиметилкератин В (SCMKB) [Gillespie, Simmons, 1960].

Последующий электрофоретический анализ [Shechter, Landau, Newcomer, 1969] показал отсутствие различий между изученными видами животных в типах SCMKB. Однако важно подчеркнуть, что для каждого отдельного вида млекопитающих, включая человека, была получена характерная, свойственная только им электрофоретическая картина типов SCMKA. На основании сравнительного анализа изученных образцов в отношении гетерогенности альфа-полипептидов белков шерсти был сформулирован вывод о перспективности изучения такой изменчивости для решения таксономических задач. Было установлено, что представители каждого семейства обезьян обладают собственной картиной распределения электрофоретических фракций.

Большинство компонентов волос и шерсти, относящихся к альфа-кератинам и к кератин-ассоциированным белкам (KAP), кодируется мультигенными комплексами. α -кератины включают два мультигенных подсемейства, а именно тип I (кислые) и тип II (основные) белки [Rogers, Winter, Wolf et al., 1998]; [Rogers, Winter, Langbein et al., 2000]. Они формируют волокнистый цитоскелет эпителия в целом, обеспечивающий защиту от внешнесредовых воздействий [Hesse, Zimek, Weber, Magin, 2004].

Генное семейство α -кератина у человека интенсивно изучалось, и в результате было идентифицировано 54 функциональных гена, локализованных на хромосомах 12q13.13 и 17q21.2 и обнаруживающих различную картину экспрессии в процессе формирования волос [Rogers, Langbein, Praetzel-Wunder et al., 2006]. Кератины волос образуют промежуточную филаментарную (волоконистую) сеть (IF) посредством сополимеризации типов I и II альфа-кератинов в трихоцитах, которые являются клетками, образующими центральный регион формирования волос в процессе становления волосяного фолликула. В волосяном кортексе кератины IFs включаются в интерфиламентарный матрикс с кератин-ассоциированными белками (KAP). Белки KAP подразделяются на две большие разновидности, содержащие: 1) высокую/сверхвысокую концентрацию цистеина (HS) и 2) высокую концентрацию глицина-тирозина (HGT), которые формируются независимо под действием дифференцированного генетического контроля [Rogers, Langbein, Praetzel-Wunder et al., 2006]; [Powell, Neski, Rogers, 1991]. Кератин-ассоциированные белки являются необходимыми элементами для обеспечения жесткой и прочной структуры оси волоса при взаимодействии с кератинами [Powell, Rogers, 1997]. Кератин-ассоциированные гены сгруппированы в 27 подсемейств, обозначаемых от KRTAP1 до KRTAP27 [Rogers, Winter, Langbein et al., 2007]. У человека идентифицировано около 100 генов KRTAP, которые объединяются в пять тандемно сгруппированных кластеров. Гены KRTAP локализованы в хромосомных районах 11p15.5, 11q13.4, 17q21.2, 21q22.1 и 21q22.3 [Yahagi, Shibuya, Obayashi et al., 2004].

Несмотря на почти полное отсутствие волосяного покрова, человек обнаруживает сходство по широкому спектру кератиновых и кератин-ассоциированных генов с другими приматами [Wo Dong-Dong, Irvin, Zhang Ya-Ping, 2008]. Авторы приходят к выводу о быстрой дивергентной эволюции генов KRTAP между видами. Напротив, подсемейство KRTAP генов оказывается гомогенным внутри каждого вида, что может быть обусловлено согласованной эволюцией.

Полиморфизм кератиновых генов может ассоциироваться с проявлением некоторых наследственных болезней. Более того, кератины могут быть вовлечены в развитие мультифакториальных патологических состояний при заболеваниях печени, кишечника. Понимание молекулярных основ нарушений в структуре кератина может служить основой для улучшения диагностики, генетического консультирования и пренатального тестиро-

вания ряда серьезных заболеваний. Так, помимо основной механической роли, для этих белков идентифицированы дополнительные функции в клеточной пролиферации, тканевой дифференцировке, заживлении ран и тканевого обновления, а также при апоптозе. Более ясное понимание регуляторных функций кератинов может оказаться перспективным для новых разделов биомедицинского направления, включая профилактическую медицину [Agin, 2009]. Инфицирование вирусом Эпштейна-Барр и предрасположенность к карциноме молочной железы могут быть связаны с аномальным кератином 1 волос (hHb1-DeltaN). Этот нестабильный hHb1-DeltaN белок может изменять нормальную структуру цитоскелета и/или нарушать регуляции транскрипции [Nishikawa, Kiss, Imai et al., 2003]. Точковые мутации в кератиновых генах служат причиной наследственных эпителиальных болезней. Генетический полиморфизм кератинов на белковом уровне, обусловленный аллельным разнообразием, был описан для кератинов 4 и 5 второго типа (II). Последующее изучение этого типа кератинов на уровне ДНК посредством ПЦР анализа позволило установить трехаллельную систему для кератинов локусов 4 и 5, обусловленную однонуклеотидными заменами. Полагается, что такая генетическая изменчивость в норме у человека может стать полезной для популяционных исследований в кластере кератина II типа, локализованного на 21q хромосоме. [Wanner, Forster, Tilmans, Mischke, 1993].

Характер и схема представляемой ниже работы были продиктованы следующими, независимыми друг от друга, обстоятельствами: 1) отсутствием внутривидового полиморфизма в спектре альфа-кератинов, определяемого на уровне генной экспрессии и существованием видовой специфичности в этой категории признаков; 2) возможностью использования для исследования коллекционного материала, что позволяет увеличить число видов для сравнительного анализа.

Материал и методы

Материалы

Типы альфа-полипептидов белков шерсти приматов были исследованы от 139 особей, относящихся к видам, представленным в таблице 1. В нашем случае для сравнительного анализа использована классификационная схема отряда приматов, основанная на рассмотрении морфологических признаков [Нестурх, 1960].

Пробы шерсти зеленых мартышек, макаков резусов, яванских макаков и черных паукообразных обезьян были взяты непосредственно в обезьяньем питомнике Института полиомиелита и вирусных энцефалитов от живых особей обезьян. Большинство остальных образцов были любезно предоставлены в наше распоряжение из коллекции экспонатов Зоологического музея МГУ. Часть материала была получена от сотрудника НИИ и Музея антропологии МГУ В.И. Чернышева из его личной коллекции.

Методы анализа пептидных фракций кератинов волос и шерсти

Механическая прочность и химическая инертность белков волос и шерсти диктует специфику приготовления экстрактов белковых фрагментов через ряд последовательных стадий перед электрофоретическим анализом. Для расщепления кератинизированных белковых молекул на полипептидные компоненты применяется обработка материала монохлоруксусной кислотой с дополнительным использованием 2-меркаптоэтанола или дитиотреитола. В результате такой обработки образуются S-карбоксиметилкератины. Для идентификации типов этих производных кератина используется метод электрофоретического анализа в полиакриламидном геле. В данном случае применялась одна из разновидностей электрофореза [Baden, Lee, Kubilus, 1975].

Образцы волос или шерсти отмывались дистиллированной водой, высушивались при комнатной температуре и измельчались до порошкообразного состояния. Экстракция белка проводилась в смеси, содержащей 17.5 мг волос (шерсти) на 1 мл буфера, содержащего 0.2 М ТРИС, 6М мочевины, 2-меркаптоэтанола (pH = 9.5) в течение трех часов при температуре 45°C. Затем смесь центрифугировалась при $g = 15000$ и в полученный раствор вводилась монохлоруксусная кислота, растворенная в 0.6 М ТРИС/HCl буфере (pH = 8.5). Далее осуществлялся диализ системы против дистиллированной воды в течение 12 часов. Вертикальный электрофорез полученного материала проводился в блоке 7% полиакриламидного геля, содержащего 6М мочевины с применением ТРИС-глицинового буфера pH = 8.6 в течение 7 часов при напряжении $v = 10$ в/см. Для идентификации белковых фракций использовались красители амидочерный 10Б и Кумасси G-250 или R-250. Использовался также электрофоретический анализ с включением додецилсульфата натрия (SDS) [Cannon-Carlson, Tang, 1997].

Таблица 1. Видовой состав и число изученных особей каждого вида

| Исследованные виды обезьян | Число особей |
|--|--------------|
| Полуобезьяны | |
| Лори тонкий цейлонский (<i>Loris tardigradus</i>) | 1 |
| Индри короткохвостый (<i>Indri brevicaudatus</i>) | 1 |
| Авагис руконосный (<i>Avahi laniger</i>) | 1 |
| Сифака диадемовый (<i>Propithecus diadema</i>) | 2 |
| Сифака Верро (<i>Propithecus verreauxi</i>) | 2 |
| Лепилемур ласковый (<i>Lepilemur mustelinus</i>) | 1 |
| Лемур кошачий (<i>Lemur catta</i>) | 2 |
| Лемур мигрофронс (<i>Lemur migrofrons</i>) | 1 |
| Лемур монгоц (<i>Lemur mongoz</i>) | 1 |
| Широконосые обезьяны | |
| Игрунка обыкновенная (<i>Callitrix jacchus</i>) | 2 |
| Шерстистая обезьяна (<i>Lagothrix lagotricha</i>) | 4 |
| Черная паукообразная обезьяна (<i>Ateles paniscus</i>) | 4 |
| Капуцин хохлокоголовый (<i>Cebus apella</i>) | 4 |
| Низшие узконосые обезьяны | |
| Мартышка зеленая (<i>Cercopithecus sabaеus</i>) | 44 |
| Мартышка Сикеса (<i>Cercopithecus albogularis</i>) | 1 |
| Мартышка голуболицая (<i>Cercopithecus cephus</i>) | 1 |
| Мартышка диана (<i>Cercopithecus diana</i>) | 3 |
| Макак резус (<i>Macaca mulatta</i>) | 15 |
| Макак яванский (<i>Macaca fascicularis</i>) | 27 |
| Макак шерстистый (<i>Macaca vestitus</i>) | 1 |
| Макак свинохвостый (<i>Macaca nemestrina</i>) | 1 |
| Мангобей черный (<i>Cercocebus atterimus</i>) | 1 |
| Мангобей серошекий (<i>Cercocebus albigena</i>) | 2 |
| Павиан хохлатый черный (<i>Cynopithecus niger</i>) | 1 |
| Павиан бабуин (<i>Papio cynocephalus</i>) | 1 |
| Мандрил (<i>Mandrillus sphinx</i>) | 4 |
| Гелада (<i>Theropithecus gelada</i>) | 2 |
| Человекообразные обезьяны | |
| Гиббон белорукий (<i>Hylobates lar</i>) | 2 |
| Сиаманг сростнопалый (<i>Symphalangus syndactylus</i>) | 2 |
| Шимпанзе обыкновенный (<i>Pan troglodytes</i>) | 2 |

Статистическая обработка материала

При анализе приматологического материала предстояло сравнить виды, картины распределения фракций альфа-кератинов которых различались по числу, подвижности и интенсивности проявления (окрашивания) фракций.

Для количественного выражения сходства между двумя объектами существует ряд коэффициентов ассоциации. Все они основаны на сравнении двух наборов признаков для какой-либо пары объектов и выражаются через число совпадений и расхождений в наблюдаемых признаках. В данном случае был использован коэффициент Жаккара в связи с его эффективностью в реше-

нии таксономических задач: $J_j = a / a+b+c$, где a – число общих признаков (в нашем случае – число электрофоретических фракций, совпадающих по подвижности и интенсивности проявления), c , b – соответственно число признаков, имеющих у первого (второго) объекта и отсутствующих у второго (первого) объекта. В данном случае веса всех признаков полагаются одинаковыми. Для получения отчетливого представления об общей картине связей между различными видами приматов по типам б-кератинов шерсти на основе этих коэффициентов ассоциаций парно-групповым методом было построено таксономическое древо отряда приматов [Бейли, 1970; Песенко, 1982].

Результаты

Если принять расстояние на электрофореграмме от старта до середины наиболее быстрой (первой) фракции за единицу, то расстояние до любой из остальных фракций будет являться показателем ее подвижности (R_f) на электрофореграмме. Таким образом, R_f есть подвижность фракции, являющаяся отношением расстояния от старта до данной фракции к расстоянию до фронта.

Все исследованные образцы шерсти обезьян показали картину альфа-кератинов, весьма отличную от той, которая наблюдалась при анализе образцов волос человека (рис. 1, 2). Если значения R_f всех шести фракций кератинов волос не превышают величину 0.5, то в образцах обезьяньей шерсти, наряду с такими медленно мигрирующими фракциями, наблюдается значительное число (от 3 до 7) быстро мигрирующих фракций, R_f которых превышает 0.5. Следует отметить, что медленно мигрирующие зоны б-кератинов всех обезьян полностью соответствуют электрофоретическим зонам альфа-полипептидов человека по величинам R_f .

Если почти все человеческие образцы волос оказались практически идентичными по типам альфа-полипептидов, то остальные приматы оказались весьма гетерогенными между собой по этому признаку. Различия наблюдались как по числу, так и по подвижности и степени выраженности фракций. Всего было обнаружено 12 типов распределения полипептидных зон на электрофореграммах (рис. 1, 2, табл. 2).

Для исследования существования внутривидового полиморфизма нами были проанализированы 44 образца шерсти зеленых мартышек, 25 макак резусов, 27 яванских макак. Все образцы зеленых мартышек оказались совершенно одинаковыми по числу, R_f и интенсивности окрашивания фракций. Среди них регистрировалось по 12 зон (табл. 2), основные из которых имели $R_f = 0.36$; 0.42; 0.51; 0.61; 0.84. 27 яванских макак также не различались между собой, хотя и дифференцировались от зеленых мартышек. Картина распределения б-полипептидов у 14 из 15 образцов макак резусов была идентична картине распределения фракций яванских макак. Один образец несколько отличался от остальных – зона с $R_f = 0.84$ была представлена не одной интенсивно выраженной фракцией, а тремя. Во всех остальных случаях, когда какой-либо вид был представлен более, чем одной особью, внутривидовых различий в спектре б-кератинов обнаружено также не было.

Различия в типах альфа-полипептидов кератинов шерсти были обнаружены между образцами,

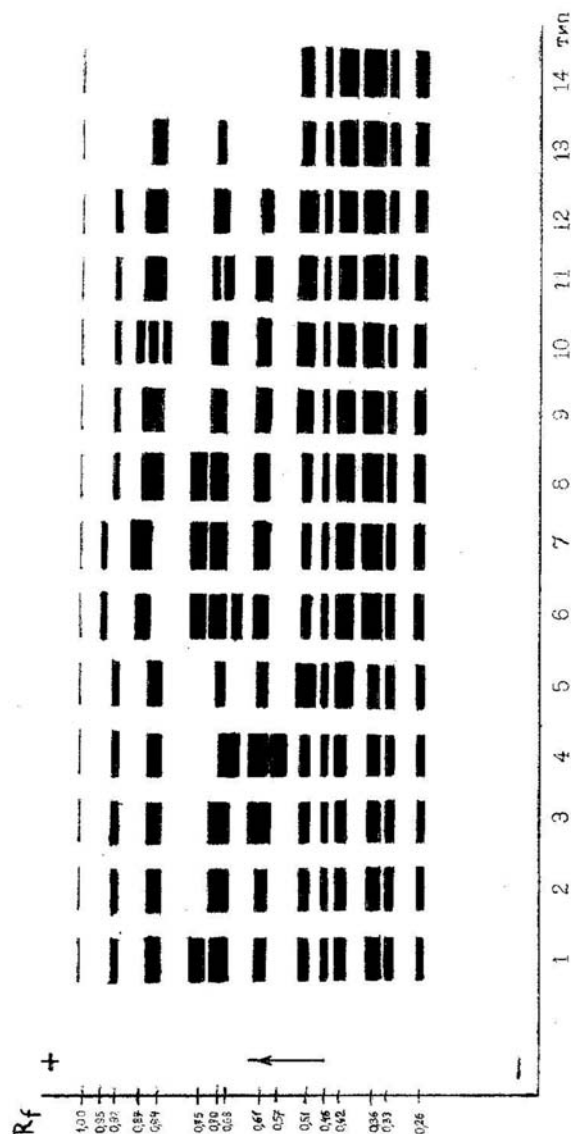


Рис. 1. Схематическое изображение фракций α -кератинов шерсти обезьян разных видов и волос человека

относящимися к различным видам, при том, что во многих случаях даже различные виды часто характеризовались однотипной картиной распределения электрофоретических фракций. Так, одинаковыми оказались все четыре исследованных вида мартышек общей численностью 49 особей. Особенностью, свойственной только этим видам, является наличие двух слабовыраженных близкорасположенных фракций с $R_f = 0.68$ и $R_f = 0.70$. Наиболее сходную с ними картину распределения пептидов имели остальные представители семейства мартышкообразных. Различия наблюдались только в области $R_f = 0.70$, где пос-

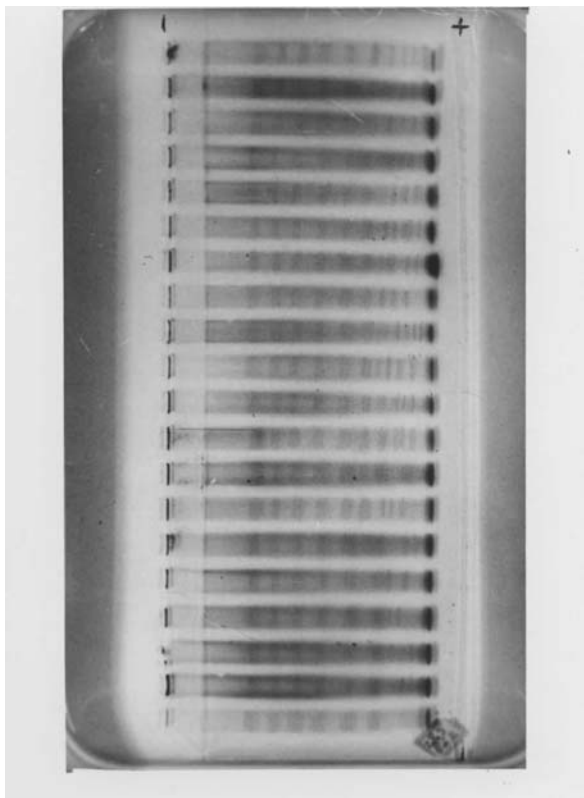


Рис. 2. Электрофоретическое разделение α -кератинов шерсти обезьян и волос человека

ледние имели одну зону высокой плотности. Следует заметить, что полное сходство в типах пептидов белков шерсти наблюдалось не только среди четырех видов, относящихся к одному роду макак, но и между видами рода мангобеев, и даже между всеми родами подсемейства мартышкообразных. Таким образом, оказалось, что вариации типов альфа-кератинов шерсти внутри этого подсемейства весьма невелики – в особую группу выделяется лишь род мартышек.

Значительно сильнее отличаются от них американские обезьяны, общая численность которых составила 14 образцов, представленных 4 видами (тип VI–VIII) (табл. 2). В отличие от низших узконосых обезьян, у всех платирин фракция с $R_f=0.51$ была выражена значительно слабее, однако дополнительно имела место фракция с $R_f=0.75$. Следует подчеркнуть, что обезьяны Нового Света оказались более гетерогенными в распределении альфа-полипептидов, чем узконосые обезьяны, что согласуется с данными о большей вариабельности других признаков внутри этой

секции. Представители двух родов *Lagothrix* и *Ateles* одного подсемейства оказались весьма сходны между собой, но четыре образца, относящиеся к роду *Cebus* (другого подсемейства) уже отличались от них по подвижности двух фракций (тип VII). Игрунки, а также и цебусовые имели дополнительный пептид с $R_f=0.75$ и слабовыраженную зону с $R_f=0.51$, но у них была обнаружена дополнительная фракция с $R_f=0.67$, характерная только для них (тип VI). Две быстро мигрирующие фракции и у них оказались смещенными к аноду, как это наблюдалось у представителей рода *Cebus*, причем одна из них ($R_f=0.87$) была выражена несколько слабее.

Еще большее своеобразие обнаруживают кератины шерсти лемурувых (тип I–V) (табл. 2). Особенностью данной группы является низкая плотность двух фракций ($R_f=0.36$, $R_f=0.42$) по сравнению с таковыми у других обезьян, для которых характерна интенсивная выраженность этих электрофоретических зон. Фракция с $R_f=0.84$ у них также проявляется слабее, чем у американских и мартышкообразных, тогда как основными являются зоны с $R_f=0.61$ и $R_f=0.70$, плотность которых на электрофореграммах всех человекообразных оказалась наименьшей. Внутри этого подотряда были отмечены значительные вариации по числу, подвижности и интенсивности проявления фракций. Полное сходство обнаруживают два различных рода *Propithecus* и близкий к ним род *Avahi*. Наиболее сходен к ним род *Indri*, относящийся к тому же семейству индризид – различия заключаются лишь в степени проявления одной из фракций ($R_f=0.61$).

Значительно отличались от них, а также дифференцировались между собой лори, лепилемур и лемуры. Следует заметить, что 3 изученных вида лемурувых показали одинаковую картину распределения пептидных зон.

Особый интерес представляют электрофоретические изображения фракций б-полипептидов человекообразных обезьян, а также у человека (тип XII–XIII) (табл. 2). Картина распределения электрофоретических фракций у гиббона и сроснопала наиболее близка таковой у низших узконосых обезьян. Различия заключаются лишь в том, что у первых фракция с $R_f = 0.61$ выражена несколько слабее. У шимпанзе эта фракция отсутствует полностью, также как и фракция с $R_f = 0.92$, а три другие, имеющиеся у всех обезьян, но отсутствующие у человека, значительно редуцированы. Такая закономерность свидетельствует о возможном процессе постепенного уменьшения и окончательной потери целого ряда пептидных зон в процессе эволюции человека.

Таблица 2. Распределение исследованных видов обезьян и *Homo sapiens* по типам альфа-кератинов

| №№ | Тип α-кератинов | Вид | Число особей |
|----|--|--|---|
| 1 | I | Лори тонкий цейлонский (<i>Loris tardigradus</i>) | 1 |
| 2 | II | Индри короткохвостый (<i>Indri brevicaudatus</i>) | 1 |
| 3 | III | Авагис руконосный (<i>Avahi laniger</i>) | 1 |
| 4 | | Сифака диадемовый (<i>Propithecus diadema</i>) | 1 |
| 5 | | Сифака Верро (<i>Propithecus verreauxi</i>) | 2 |
| 6 | IV | Лепилемур ласковый (<i>Lepilemur mustelinus</i>) | 1 |
| 7 | V | Лемур кошачий (<i>Lemur catta</i>) | 2 |
| 8 | | Лемур монгоц (<i>Lemur mongoz</i>) | 1 |
| 9 | | Лемур чернолобый (<i>Lemur nigrofrons</i>) | 1 |
| 10 | VI | Игрунка обыкновенная (<i>Callithrix jacchus</i>) | 2 |
| 11 | VII | Капуцин хохолкоголовый (<i>Cebus apella</i>) | 4 |
| 12 | VIII | Шерстистая обезьяна (<i>Lagothrix lagotricha</i>) | 4 |
| 13 | | Черная паукообразная обезьяна (<i>Ateles paniscus</i>) | 4 |
| 14 | IX | Макак резус (<i>Macaca mulatta</i>) | 15 |
| 15 | | Макак яванский (<i>Macaca fascicularis</i>) | 27 |
| 16 | | Макак шерстистый (<i>Macaca vestitus</i>) | 1 |
| 17 | | Макак свинохвостый (<i>Macaca nemestrina</i>) | 1 |
| 18 | | Мангобей черный (<i>Cercocebus aterrimus</i>) | 1 |
| 19 | | Мангобей серощекий (<i>Cercocebus albigena</i>) | 2 |
| 20 | | Павиан хохлатый черный (<i>Cynopithecus niger</i>) | 1 |
| 21 | | Павиан бабуин (<i>Papio cynocephalus</i>) | 1 |
| 22 | | Мандрил (<i>Mandrillus sphinx</i>) | 4 |
| 23 | | Гелада (<i>Theropithecus gelada</i>) | 2 |
| 24 | | X | Мартышка зеленая (<i>Cercopithecus sabaues</i>) |
| 25 | Мартышка Сикеса (<i>Cercopithecus albogularis</i>) | | 1 |
| 26 | Мартышка голуболицая (<i>Cercopithecus cephus</i>) | | 1 |
| 27 | Мартышка диана (<i>Cercopithecus diana</i>) | | 3 |
| 28 | XI | Гиббон белорукий (<i>Hylobates lar</i>) | 2 |
| 29 | | Сиаманг сростнопальный (<i>Symphalangus syndactylus</i>) | 2 |
| 30 | XII | Шимпанзе обыкновенный (<i>Pan troglodytes</i>) | 2 |
| 31 | XIII | Человек (<i>Homo sapiens</i>) | 486 |

Оценка степени сходства между видами приматов по типам альфа-полипептидов белков шерсти

На основании сравнительного анализа альфа-полипептидов была проведена оценка степени таксономического сходства для каждой пары из исследованных видов. Эта оценка учитывала как подвижность, так и интенсивность проявления фракций. Интенсивность имеет немалое значение, так как для каждой фракции она постоянна у каждого вида и, следовательно, различия по этому признаку между видами являются генетически обусловленными.

По-видимому, существенную роль в наблюдаемой биохимической изменчивости играют гены-регуляторы, хотя не исключена и роль структурных генов.

В качестве меры сходства между группами нами использовался коэффициент ассоциации, представляющий долю совпадающих по числу, подвижности и интенсивности проявления фракций у данной пары. В общей сложности было рассчитано 78 коэффициентов ассоциации, которые приведены в таблице 3. Коэффициенты ассоциации между видами, типы альфа-кератинов которых были идентичны, равны единице. Для получения более наглядного представления об общей картине связей между видами приматов на осно-

вании полученных коэффициентов была построена дендрограмма (рис. 3).

В целом дендрограмма отражает реальные таксономические взаимоотношения, существующие между различными группами обезьян. Так, полным сходством обладают виды, относящиеся к одним и тем же родам, а также близкие рода. Два основных кластера образуют гаплориновые и стрепсириновые приматы; дифференцируются низшие узконосые и широконосые обезьяны. Наибольшим сходством обладают типы, полученные при анализе близких в таксономическом отношении групп. Следует обратить внимание на то, что по соотношению белковых компонентов гиббоны оказались значительно ближе к мартышкообразным, чем к шимпанзе и человеку, а человек и шимпанзе образуют единый кластер. Вместе с тем наблюдается определенное несоответствие масштабов сходства и различия отдельных таксономических групп известной «классической» морфологической классификации, а в некоторых случаях даже их положения. Так, паукообразные и шерстистые обезьяны обнаруживают большее, чем можно было бы ожидать, сходство с узконосыми, а капуцины сближаются с игрунковыми, хотя сходство между последними на основании других признаков не так велико. Сравнительно большие различия отмечаются между лемурами и лепилемурами, относящимися к одному семейству, а шим-

Таблица 3. Коэффициенты ассоциации между типами альфа-полипептидов кератинов шерсти приматов

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|
| 1 | – | | | | | | | | | | | | |
| 2 | .82 | – | | | | | | | | | | | |
| 3 | .73 | .90 | – | | | | | | | | | | |
| 4 | .62 | .67 | .75 | – | | | | | | | | | |
| 5 | .64 | .67 | .60 | .50 | – | | | | | | | | |
| 6 | .28 | .14 | .14 | .13 | .21 | – | | | | | | | |
| 7 | .31 | .15 | .15 | .13 | .23 | .83 | – | | | | | | |
| 8 | .45 | .27 | .27 | .30 | .36 | .64 | .69 | – | | | | | |
| 9 | .36 | .30 | .30 | .25 | .40 | .50 | .54 | .82 | – | | | | |
| 10 | .25 | .27 | .27 | .25 | .45 | .50 | .43 | .67 | .82 | – | | | |
| 11 | .45 | .40 | .30 | .25 | .50 | .43 | .46 | .73 | .90 | .73 | – | | |
| 12 | .27 | .30 | .30 | .25 | .36 | .46 | .50 | .54 | .50 | .45 | .50 | – | |
| 13 | .18 | .20 | .20 | .18 | .30 | .42 | .45 | .45 | .50 | .45 | .50 | .62 | – |

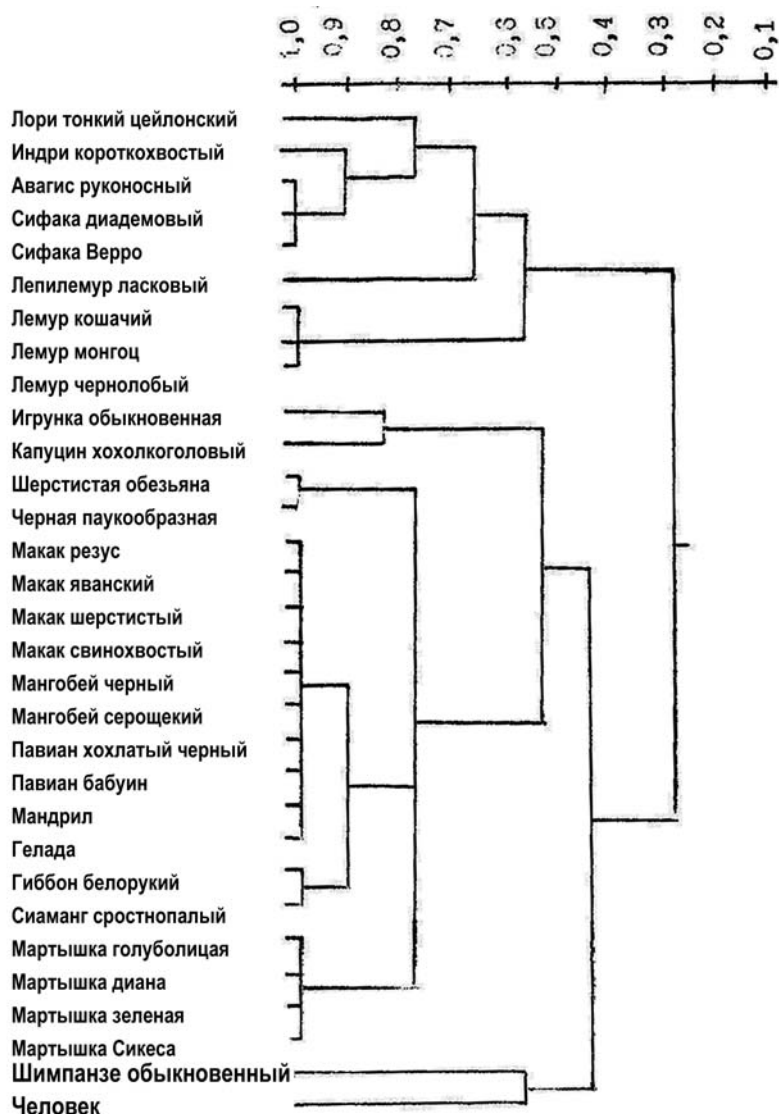


Рис. 3. Дендрограмма, иллюстрирующая взаимоотношение видов отряда приматов по данным о полиморфизме α -кератинов

панзе занимает весьма отдаленное положение от остальных узконосых обезьян.

На основании предпринятого анализа мы склонны полагать, что наблюдаемый эффект связан с неравномерной скоростью эволюционных изменений, отразившихся в дифференциации структуры альфа-кератинов шерсти у разных видов на различных этапах филогенеза. Так, например, у антропоморфных приматов отмечается последовательный процесс редукции целого ряда пептидов, возможно связанный с делеционными изменениями в ДНК и отсутствующий у остальных приматов. Следствием этого и явилось включение шимпанзе и человека в общий отдельный

кластер по отношению к остальным узконосым и американским обезьянам, образующим единую ветвь на таксономическом древе. Следует заметить, что при расчете коэффициента ассоциации идентичными фракциями у двух сравниваемых видов мы считали зоны, совпадающие по подвижности и интенсивности, а несовпадающими — все остальные, независимо от степени различий. То есть не учитывалось, отличаются ли виды лишь незначительно по интенсивности или у одного такая фракция отсутствует полностью, а у другого выражена максимально. Существенным моментом здесь является и то, что резко дифференцирующиеся по подвижности альфа-кератиновые

зоны, вероятно, определяют различия на разных таксономических уровнях, а именно, чем меньше значение R_f фракции, тем более высокого таксономического ранга различия она определяет. Различия между представителями семейства цебусовых наблюдались в области $R_f = 0.84 - 0.95$, а между американскими обезьянами в целом и низшими узконосыми – в области $R_f = 0.75$ и 0.51 . Среди представителей лемуroidных наибольшей вариабельностью обладали фракции, имеющие $R_f = 0.42 - 0.75$, притом, что именно эти фракции у них являются основными. Фракции же, R_f которых меньше 0.5 в данной группе, оказываются достаточно стабильными. В то же время наблюдается четкая дифференциация по интенсивности трех из этих медленно мигрирующих фракций в образцах шерсти стрепсириновых и гаплориновых приматов, при наличии полного мономорфизма по ним внутри этих крупных подразделений.

Обсуждение

Необходимо подчеркнуть, что существенной особенностью примененного в данном исследовании метода является использование для анализа коллекционных образцов, поскольку не всегда представляется возможным получение материала от живых представителей отряда приматов.

Сопоставить наши данные с уже имеющимися литературными данными оказалось возможным лишь по некоторым видам, изученным, например, Д.Б. Хрди и Х.П. Баденом [Hrdy, Baden, 1973], которые проанализировали незначительное число видов обезьян. Тем не менее, для тех видов, которые оказалось возможным сопоставить, полученные нами электрофоретические спектры распределения фракций альфа-кератинов в целом соответствуют картинам распределения фракций, которые представляются в вышеуказанной работе. Так, типы альфа-кератинов, характерные для большинства представителей мартышкообразных (тип IX) по числу и подвижности (R_f) практически полностью соответствуют таковым, полученным Хрди и Баденом для макаков и павианов [Hrdy, Baden, 1973].

Полная редукция быстромигрирующих фракций у человека и частичная – у шимпанзе наблюдается как по данным уже упомянутых выше исследователей [Hrdy, Baden, 1973], так и по нашим результатам. Для американских обезьян имеется совпадение по большинству электрофоретических фракций, за исключением зоны с $R_f = 0.7$, где в наших наблюдениях отмечалось раздвоение

соответствующей зоны. Лемурувые, к сожалению, не исследовались этими авторами, и напротив, образцов шерсти тупайи, изученной ими, не оказалось в нашем распоряжении.

Для анализа систематики приматов применялись и применяются различные подходы: иммунологический, генетико-биохимический метод изучения полиморфизма ферментных и других белков, гибридизация нуклеиновых кислот, полиморфизм митохондриальной ДНК, изучение полиморфных сайтов ДНК в различных генах методом полимеразной цепной реакции. На основании полученных результатов были представлены многочисленные классификации отряда приматов. Тем не менее, все эти классификации обнаруживают значительное сходство и, в основном, соответствуют общепринятой таксономии отряда приматов. Причем закономерности сходства особенно четко проявляются на уровне семейств и подсемейств. Степень же близости родов, а тем более видов, оказывается не всегда одинаковой. Так, исследователями [Sarich & Cronin, 1976] была предпринята попытка сопоставления иммунологических расстояний с дистанциями, полученными на основании изучения аминокислотных замещений, электрофоретического анализа белков крови, гибридизации ДНК-ДНК. Оказалось, что иммунологические расстояния прямо пропорциональны числу аминокислотных замещений. Следует заметить, что структура белков и последовательностей оснований ДНК человека и африканских человекообразных обезьян характеризуются очень большим сходством, но отличается в большей степени от таковых при сравнении с азиатскими антропоидами.

Существует несколько объяснений несоответствия между данными молекулярной антропологии и классической систематикой приматов. Так, одни авторы объясняют его замедлением молекулярной эволюции в родословных человека и антропоидов [Goodman, 1976]. Другие авторы полагают, что равномерная эволюция по структурным генам сопровождалась возрастанием роли мутаций в регуляторных областях генома, которые, согласно их представлению, лежат в основе морфофизиологического прогресса предков человека и сопровождалась крупными хромосомными перестройками [Sarich & Cronin, 1976].

Заключение

Изучение характера распределения типов альфа-кератинов среди различных представите-

лей отряда приматов позволяет сформулировать некоторые предположения об эволюционных изменениях этой системы.

К специфическим особенностям данного белка на уровне используемого нами метода генной экспрессии следует отнести полное, или почти полное, отсутствие внутривидового полиморфизма у обезьян. Единственный, отличающийся от других вариант альфа-полипептидов кератинов шерсти у макак резусов, вероятно, является исключением, так как подобной картины распределения электрофоретических фракций не наблюдалось ни у одного из остальных 43 образцов шерсти различных видов макак, равно как у представителей других родов мартишкообразных, имевших идентичное распределение фракций полипептидов. Подобный эффект потери внутривидовой изменчивости у приматов наблюдался, например, при анализе полиморфизма в большом комплексе генов гистосовместимости (MHC) [Garamazegi, de Groot, Bontrop, 2009]. Более того, различия в системе альфа-кератинов проявляются только на уровне крупных таксонов, в основном подсемейств, отряда приматов.

Синтез альфа-кератинов связан с теми фрагментами ДНК, которые отвечают за контроль стабильных структур наружных покровов, что в свою очередь обуславливает инертность филогенетических изменений в системе белков этого класса.

Можно полагать, что в целом эволюция белков шерсти характеризовалась двумя качественно различными этапами. На ранних этапах дифференциации отряда приматов формирование отдельных его таксономических групп, обладающих собственной картиной распределения фракций (полиморфизма), сопровождалось мутационными событиями в локусах, ответственных за синтез альфа-кератинов. На более поздних этапах эволюции более высоко организованных представителей отряда приматов, по-видимому, изменения системы генов альфа-кератинов и ассоциированных с ними генов проистекла по иному пути, а именно имели место последовательные делеционные изменения, приведшие к редукции отдельных альфа-кератинов шерсти.

Благодарности

Авторы выражают признательность Российскому фонду фундаментальных исследований (грант № 09-06-00114-а) и Российскому гуманитарному фонду (грант № 04-01-00283а) за частичную финансовую поддержку работы.

Библиография

- Бейли Н.* Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 1970.
- Нестурх М.Ф.* Приматология и антропогенез. М.: Медгиз. 1960.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982.
- Arin M.J.* The molecular basis of human keratin disorders // *Hum. Genet.* 2009. PMID: 19247691.
- Baden H.P., Lee L.D., Kubilus J.* A genetic electrophoretic variants of human hair alpha-polypeptides // *Am. J. Hum. Genet.* 1975. Vol. 27. P. 472–477.
- Birbeck M.S.* Keratin: ultrastructural review // *Progress in the biological sciences in Relation to Dermatology.* Cambridge. 1964. P. 193–198.
- Cannon-Carlson S., Tang J.* Modification of the Laemmli sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis procedure to eliminate artifacts on reducing and non-reducing gels // *Anal. Biochem.* 1997. Vol. 246. N 1. P. 146–148.
- Garamazegi L.Z., de Groot N.G., Bontrop R.E.* Correlated evolution of nucleotide substitution rates and allelic variation in MHC-DRB lineages of primates // *BMC Evol. Biol.* 2009. Vol. 12. N 9. P. 73.
- Gillespie J.M., Simmons D.H.* Amino acid composition of a sulphur-rich protein from wool // *Biochem. Biophys. Acta.* 1960. Vol. 39. P. 538–545.
- Goodman M.* Toward a genealogical description of the primates // *Molecular Anthropology.* New York. 1976. P. 301–320.
- Hesse M., Zimek A., Weber K., Magin T.M.* Comprehensive analysis of keratin gene clusters in human and rodents // *Eur. J. Cell. Biol.* 2004. Vol. 83. N 1. P. 19–26.
- Hrdy D.B. and Baden H.P.* Biochemical variation of hair keratins in man and non-human primates // *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973. Vol. 39. P. 19–24.
- Nishikawa J., Kiss C., Imai S. et al.* Upregulation of the truncated basic hair keratin 1 (hHb1-DeltaN0 in carcinoma cells by Epstein-Barr virus (EBV) // *Int. J. Cancer.* 2003. Vol. 107. N 4. P. 597–602.
- Powell B.C., Neski A., Rogers G.E.* Regulation of keratin gene expression in hair follicle differentiation // *Ann. NY Acad. Sci.* 1991. Vol. 642. P. 1–20.
- Powell B.C., Rogers G.E.* The role of keratin proteins and their genes in the growth, structure and properties of hair // *Formation and Structure of Human Hair.* Ed.: Jolles PZH, Hocker H. Basel: Birkhauser Verlag: 1997. P. 59–148.
- Rogers M.A., Winter H., Langbein L. et al.* Characterization of a 300 kbp region of human DNA containing the type II hair keratin gene domain // *J. Invest. Dermatol.* 2000, Vol. 114, N 3. P. 464–472.
- Rogers M.A., Winter H., Langbein L. et al.* Characterization of human KAP24. I, a cuticular hair keratin-associated protein with unusual amino-acid composition and repeat structure // *J. Invest. Dermatol.* 2007. Vol. 127. P. 1197–1204.
- Rogers M.A., Winter H., Wolf C. et al.* Characterization of a 190-kilobase pair domain of human type I hair keratin genes // *J. Biol. Chem.* 1998. Vol. 273. N 41. P. 26683–26691.
- Sarich V.M., Cronin J.E.* Molecular systematics of primates // *Molecular Anthropology.* New York. 1976. P. 141–170.

Shechter Y., Landau G.W., Newcomer V.D. Comparative disk electrophoresis of hair keratines // J. Invest. Dermatol. 1969. Vol. 52. P. 57–62.

Wanner R., Forster H.H., Tilmans I., Mischke D. Allelic variation of human keratins K4 and K5 provide polymorphic markers within the type II keratin gene cluster on chromosome 12 // J. Invest. Dermatol. 1993. Vol. 100. N 6. P. 735–741.

Wo Dong-Dong, Irvin D.M., Zhang Ya-Ping. Molecular evolution of the keratin associated protein gene family in mammals, role in the evolution of mammalian hair // BioMed Central (BMC) Evolutionary Biology. 2008. Vol. 8. P. 1–15.

Yahagi S., Shibuya K., Obayashi I. et al. Identification of two novel clusters of ultrahigh-sulfur keratin-associated protein genes on human chromosome 11 // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2004. Vol. 318. P. 655–664.

Контактная информация:

Спицын В.А. 115478, Москва, ул. Москворечье, д.1. Медико-генетический научный центр РАМН. E-mail: Ecolab@med-gen.ru;
Афанасьева И.С. 115478, Москва, ул. Москворечье, д.1. Медико-генетический научный центр РАМН. E-mail: Ecolab@med-gen.ru;
Бычковская Л.С. 115478, Москва, ул. Москворечье, д.1. Медико-генетический научный центр РАМН. E-mail: Ecolab@med-gen.ru;
Спицына Н.Х. 119991, Москва, Ленинский проспект, д. 32-а, Институт этнологии и антропологии РАН.

MOLECULAR SYSTEMATICS OF PRIMATES ORDER ON THE GENIC EXPRESSION LEVEL OF HAIR KERATINS

V.A. Spitsyn¹, I.S. Afanasyeva¹, L.S. Bychkovskaya¹, N.Kh. Spitsyna²

¹ *Research Centre for Medical Genetics, RAMS, Moscow*

² *Institute of Ethnology and Anthropology, RAS, Moscow*

Some problems of human evolutionary history have been tried to be resolved by analyzing molecular evolution. Molecular systematics has some methods, which can be useful for primatological investigations. Detail analysis of keratin protein systems forming human and other mammalian hair allows to match the taxonomical tree of Primates order as compared with dendrograms using another traits. The advantages of this method consist in the possibility of utilization of old hair samples. Intraspecific and interspecific variability of α -keratins has been studied in thirty Primates species. In general all studied hair samples showed different protein structure from human hair. Human Rf coefficient values, namely relative mobility of electrophoretic zones, do not exceed 0.5 unit. On the contrary, monkeys possess from 3 to 7 fast migrating electrophoretic zones with Rf more than 0.5, including the same «human» stripes. On the whole, we observed an absolute reduction of fast electrophoretic migrating zones in humans and partial zones reduction in chimpanzee. Differences in the α -keratin types were observed between large taxonomical groups of primates, mainly between subfamilies and higher. In our case the trichotomy of humans – chimpanzees – gibbons as apes has not been resolved by the α -keratin study. On the contrary, Hylobatinae species joined with Cercopithecidae groups.

Key words: α -keratins, Primates hair, molecular systematics

О РОЛИ ГЕЙДЕЛЬБЕРГСКОГО ЧЕЛОВЕКА В ЭВОЛЮЦИИ НОМО SAPIENS

С.В. Васильев

Институт этнологии и антропологии РАН, Москва.

*Автор подтверждает точку зрения ряда антропологов, согласно которой предковой формой человека современного типа и неандертальца были представители гейдельбергского человека, в соответствии с чем предлагаются два новых подвида в систематике гоминид, приведших к новым видам, которые согласно законам таксономии будут называться *Homo heidelbergensis sapiens* и *Homo heidelbergensis neanderthalensis*. Именно эти два подвида благодаря географической изоляции и преобразовались в два полноценных вида гоминид *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis*.*

Ключевые слова: *гоминиды, гейдельбержцы, неандертальцы, сапиенс*

Гейдельбергского человека не специалисты чаще всего ассоциируют с находкой 1907 года из деревни Мауэр близ Гейдельберга (Германия). Там была обнаружена человеческая нижняя челюсть в целом достаточно архаичная, однако с довольно прогрессивной зубной системой. Исследователь данного экземпляра Отто Шетензак определил свою находку как принадлежащую отдельному виду и назвал его *Homo heidelbergensis*. Долгое время этот вид, выделенный на основе одной находки, оставался, что называется «без заполнения». В то же время в течении XX века появлялись все новые и новые находки, которым уделялось большое внимание в связи с их мозаичностью и некоторой промежуточностью. Особо много подобного рода индивидов было обнаружено на территории Западной Европы, живших в нижнем и среднем плейстоцене. Находки эти сохраняли уникальность, поскольку с одной стороны, они обладали эректоидными характеристиками, а с другой, имели как сапиентные, так и неандерталоидные черты. Большинство антропологов конца прошлого столетия, так и не смогли четко дать этим находкам определенный таксономический статус, называя их в зависимости от морфологии то «пресапиенсами», то «пренеандертальцами».

Наиболее типичными «пресапиенсами» считались экземпляры из Штейнгейма (череп) (225 тыс. лет), Сванскомба (2 теменные и затылочная кости) (380–400 тыс. лет) и Фонтешевада (фрагмент черепа из двух теменных костей и части лобной) (200–400 тыс. лет). К когорте «пренеандертальцев» относили прежде всего останки из Монморен (нижняя челюсть) (200–300 тыс. лет), Кон-де-Л'Араго (череп и две нижние челюсти) (450 тыс. лет) и Бильцингслебена (фрагменты двух чере-

пов) (300–400 тыс. лет). Более того, среди западноевропейских находок вюрмского времени антропологи выделяли также атипичных неандертальцев. Представители данной группы гоминид – Саккопасторе (85–127 тыс. лет), Гибралтар (конец рисс-вюрмского интергляциала), Эрингсдорф (150–250 тыс. лет) – жили позднее «пренеандертальцев» и «пресапиенсов», однако отличались от классических неандертальцев отсутствием шиньонообразного затылка, более высоким сводом мозговой коробки и как следствие, менее скошенным лбом, положением затылочного отверстия и многим другим.

Ко второй половине XX века среди исследователей складывается мнение, что весь этот пласт среднеплейстоценовых западноевропейских прогрессивных эректоидных форм можно отнести к одному виду. И логотипом этого вида стал *Homo heidelbergensis*. А.А. Зубов в своей работе [Зубов, 2004] приводит ряд видовых характеристик гейдельбергского человека. Это объем мозговой коробки, который больше, чем у *Homo erectus*, но все же меньше, чем у *Homo sapiens*; высота свода относительно больше, а наклон чешуи лобной кости меньше, чем у эректусов; слабая выраженность или же отсутствие «скошенности» скуловых костей и скулового отростка верхней челюсти; невысокие орбиты; как правило, хорошо развитый сосцевидный отросток височной кости; тенденция к формированию клыковых ямок; округлая общая форма затылка; большая толщина костей; суженный посторбитальный отдел. В данном описании видовых параметров ярко подчеркивается мозаика видовых черт, причем главным образом эректоидных и сапиентных, при слабой выраженности неандерталоидного комплекса.

Видимо, *Homo heidelbergensis* – это наиболее подходящее видовое обозначение всей совокупности вышеперечисленных находок, поскольку нижняя челюсть из Мауэра также мозаична. Особенно, если признать, что верхнеплейстоценовые таксоны *Homo neanderthalensis* и *Homo sapiens* заслуживают видового отличия, и предположить близость гейдельбергского человека к возможному предку обоих вышеупомянутых видов.

В последнее время в связи с гейдельбергским человеком довольно часто упоминают и самые древние находки в Атапуэрке – это Гран Долина (780 тыс. лет), несмотря на то, что первооткрыватели местонахождения [Arsuaga et al., 1997] причислили останки к новому виду *Homo antecessor*. К самым первым поселенцам Европы также относят и экземпляр из Чепрано (800–900 тыс. лет).

Таким образом, заселение Европы человеком, включая возможное начало длительной колонизации по последним антропологическим данным приходится на конец верхнего виллафранка (около 1 млн лет назад). Об этом свидетельствуют почти синхронные находки, относящиеся к этому времени: Гран Долина (Испания) и Чепрано (Италия). Датировка этих экземпляров свидетельствует в пользу сторонников «долгой европейской хронологии» в споре о первоначальном заселении Европы.

Попытки «углубить» древность момента первого появления человека в Европе на базе исследования фрагмента черепа VM 0 (Venta Micena) до 1.6 млн. лет пока не увенчались успехом. Морфологический, фрактальный и биомолекулярный анализ этой находки дали противоречивые результаты. Модель так называемой «очень долгой хронологии» пока не может быть констатирована, хотя, в принципе, отдельные редкие посещения Европы человеком в этот период времени не исключаются, о чем свидетельствует прежде всего археологический материал [Зубов, Васильев, 2006].

Большинство исследователей на сегодняшний день признает существование представителей *Homo heidelbergensis* в нижнем и среднем плейстоцене на территории Западной Европы. Однако некоторые антропологи считают, что гейдельбергский человек жил также в Африке и Азии. Так, среди африканских гоминид плейстоцена есть индивиды, также обладающие морфологической мозаичностью. Это прежде всего череп из Бодо (Эфиопия) (550–640 тыс. лет). Имея эректоидно-сапиентные характеристики (большой надбровный валик, толстые кости свода, высокая чешуя височной кости, значительный изгиб основания черепа, намечающаяся клыковая ямка), находка разными исследователями относилась то к архаичному *Homo sapiens* [Brauer, 2000], то к *Homo heidelbergensis* [Rightmire, 1996]. Эту и другие на-

ходки из Восточной и Южной Африки – Ндуту (370–990 тыс. лет; дата неоднозначна), Брокен Хилл (130–300 тыс. лет), Салданья (400–700 тыс. лет), Эяси (130 тыс. лет) – многие исследователи предпочитают относить к эволюционному древу *Homo sapiens*. Однако находки из Эяси и Кабве довольно часто включают в неустоявшийся таксон *Homo rhodesiensis* [Arsuaga et al., 1997; McBrearty & Brooks, 2000]. Все вышеуказанные африканские среднеплейстоценовые экземпляры очень часто называют «ранними архаичными сапиенсами», что означает включение их в вид *Homo sapiens*. Вряд ли можно согласиться с этим предположением, поскольку оно нарушает основные принципы таксономии. Согласно этим правилам все переходные формы (читай формы, имеющие архаичные характеристики) должны относиться к виду предшественнику, а не последующему за ним. Это правило обусловлено последовательным во времени процессом видообразования, посредством формирования внутри вида подвидовых таксономических единиц.

Отдельного рассмотрения заслуживают находки из Северо-Западной Африки. Самые известные из них «атлантропы» из Тернифина (ныне Тигениф) (700 тыс. лет) и находки из местонахождения Томас I и III (450–500 тыс. лет). Хорошо знакомы антропологам также фрагменты нижних челюстей из грота Сиди Абдеррахман (470 тыс. лет), фрагменты черепа из Рабата (более 300 тыс. лет), фрагмент верхней челюсти ребенка из Мугарет-эль-Алия (60–90 тыс. лет), нижняя челюсть из Темара (60–90 тыс. лет) и человеческие останки нескольких индивидов из Джебель Ирхуд (около 200 тыс. лет). Все североафриканские находки за исключением последней имеют в той или иной степени неандерталоидные характеристики и могут считаться предковыми формами классических неандертальцев. Останки из Джебель Ирхуд большинство исследователей предпочитает видеть в качестве предковых современному человеку.

В среднем плейстоцене в Африке также выделяется группа более поздних гоминид, которые отличаются большей прогрессивностью в сравнении с предшественниками. Не случайно их по аналогии называют «поздними архаичными сапиенсами» или «человеком, анатомически сходным с современным». Это прежде всего экземпляры из Элие-Спрингс, Летоли 18 (около 200 тыс. лет), Омо 2, Флорисбад (260 тыс. лет), Бордер Кэйв, раскопки Мумбва и т.д. Ряд авторов выделяет эту группу гоминид в отдельный, на наш взгляд не совсем валидный, вид *Homo helmei* [McBrearty & Brooks, 2000]. Голотипом этого вида послужила находка из Флорисбада (ЮАР), сама по своей структуре довольно мозаичная, как, впро-

чем, и вся эта группа гоминид. Поэтому, следуя за Вудом и его соавтором, мы предпочитаем относить эти находки к таксону *Homo heidelbergensis* [Wood & Collard, 2000]. При этом, учитывая их более поздние датировки, с одной стороны, и большую долю сапиентных характеристик в морфологии черепа, с другой, мы предпочитаем выделять эти находки на уровне подвида *Homo heidelbergensis sapiens*.

А были ли в Азии подобного рода формы? Прежде всего, конечно же, нужно говорить о находках из наименее удаленной от Африки территории – Передней Азии. Это: Кафзех VI и IX (115–92 тыс. лет), Схул IV и V (100–70 тыс. лет), Табун I (120 тыс. лет), Амуд I (50–40 тыс. лет), Шанидар I и II (46 тыс. лет), Кебара (61–48 тыс. лет). Большинство экземпляров, как видно из датировок, довольно поздние, и, тем не менее, мы предпочитаем в силу их морфологической мозаичности (сочетание эректоидности с сапиентностью и/или неандерталоидностью) относить их к таксону *Homo heidelbergensis*.

Территория Передней Азии, по сути дела, постоянно находилась на пути миграций из Африки на восток и с востока в Европу. Вероятней всего, разновекторность миграционных процессов не позволяла в этом регионе формироваться симпатрическим путем новым видам Человека. Поэтому изначально *Homo ergaster*, а позднее и *Homo heidelbergensis*, имея в своей морфологии некоторые сапиентные и/или неандерталоидные характеристики, в Передней Азии формировали различные метисные варианты, максимально стабилизирующиеся только на подвидовом уровне. Именно эти соображения и заставляют нас описывать палестинских гоминид как формы неандерталоидно–сапиентного (Схул), эректоидно–неандерталоидного (Табун, Шанидар, Амуд) или эректоидно–сапиентного (Кафзех 6) происхождения, определяя их таксономический ранг по виду предшественнику. Думается, что практически во всех случаях, предшественником переднеазиатского палеолитического полиморфного населения был вид *Homo heidelbergensis* (один из представителей, наряду с *Homo erectus* и *Homo ergaster*, эректоидных форм) [Васильев, 2006].

Ряд исследователей полагает, что гейдельбергский человек проникал и на Дальний Восток. Об этом, по крайней мере, свидетельствуют два важнейших местонахождения в Китае – Дали (120–230 тыс. лет) и Цзиньнюшань (200–300 тыс. лет). Обе эти находки описываются как архаичные сапиенсы [Wu, 1981]. По мнению А.А. Зубова [Зубов, 2004], к гейдельбергскому человеку можно отнести два найденных черепа в округе Юнсян (китайская провинция Хубэй). Иногда, в связи с

Homo heidelbergensis рассматривают и находки из Нгандонга (примерно 100 тыс. лет).

Таким образом, можно констатировать, что вероятней всего, гейдельбергский человек в среднем плейстоцене заселил весь старый свет. А местом его происхождения видимо является Африка. Именно оттуда первые представители *Homo heidelbergensis* попали в Европу западным путем через Гибралтар и Сицилию примерно 1 млн. лет назад. Начиная со среднего плейстоцена, внутри вида начинают формироваться подвидовые таксоны аллопатрическим путем. Видообразование предполагает развитие репродуктивной изоляции и развитие новых способов существования. Самым простым и широко распространенным способом видообразования является пространственное (географическое) разделение. Такой способ видообразования и принято называть аллопатрическим. Если между популяциями длительное время существуют физические барьеры, вероятнее всего произойдет разделение этих популяций либо в результате дрейфа генов, либо вследствие адаптации к различным локальным условиям [Фоули, 1990].

По разработкам биологов в области эволюционной теории можно сделать как минимум несколько выводов. Один из них заключается в том, что в эволюции сначала происходит ароморфоз (формируются новые виды), а затем идиоадаптации (развивается внутривидовая изменчивость и образуются подвиды). Мы полностью согласны с Симпсоном в том, что виды возникают медленнее, чем подвиды. В связи с этим предположением мало понятной является классификация Кэмпбелла. Поскольку сначала должен сформироваться вид *Homo sapiens*, а затем уже внутри него могли бы получить свое развитие подвиды *Homo sapiens sapiens* и *Homo sapiens neanderthalensis*. Однако никто из исследователей так и не указал ни одной находки раннего *Homo sapiens*, от которого и произошли два эти подвида. С другой стороны, если принять точку зрения ряда антропологов, согласно которой предковой формой человека современного типа и неандертальца были представители гейдельбергского человека, то мы получим два подвида приведших к новым видам, которые согласно законам таксономии будут называться *Homo heidelbergensis sapiens* и *Homo heidelbergensis neanderthalensis*. Именно эти два подвида благодаря географической изоляции и преобразовались в два полноценных вида гоминид – *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis*.

Говоря о видообразовании в Европе, исследователи часто используют так называемую «накопительную» гипотезу или как еще ее называют «аккреционную модель эволюции» (Accretion Model) (Dean et al., 1998). Согласно этой модели у

европейских гоминид происходит постепенная «неандертализация». Здесь выделяется 4 стадии: 1. Ранние пренеандертальцы – Араго, Петралона, Мауэр, Вертешселлеш, Бильцингслебен; 2. Пренеандертальцы – Атапуэрка, Сванскомб, Штейнгейм; 3. Ранние неандертальцы – Эрингсдорф, Саккопасторе, Ла Шез, Бише, Лазаре; 4. Классические неандертальцы – Спи, Монте Чирчео, Ла Шапелль-О-Сен, Ля Феррасси, Ле Мустье, Ля Кина. Как видно, первые три стадии – это представители *Homo heidelbergensis*, внутри которого в связи с определенной изоляцией формируется новый подвид *Homo heidelbergensis neanderthalensis*. А четвертая стадия – это уже сформировавшийся вид *Homo neanderthalensis*.

Интересен вопрос с выделением так называемых прогрессивных неандертальцев группы Ортю, то есть о наличии в Европе смешанных неандерталоидно-сапиентных форм в период 35–30 тыс. лет тому назад (третий случай). Что касается Ортю IV и Охос, то фрагментарность этих останков не позволяет достаточно надежно диагностировать их видовую принадлежность. А так называемые трансформационные или метисные формы (Велика-Печина, Ханеферзанд и др.), вполне могут оказаться действительно метисами, но, скорее всего, того же порядка, что и в Передней Азии. Вряд ли мы могли здесь наблюдать результат межвидового скрещивания. Все-таки, учитывая биологические закономерности, мы можем сказать, что межвидовая метисация если и возможна, то едва ли она оставила бы после себя популяцию метисов. Такие межвидовые взаимоотношения, как правило, приводят к нежизнеспособному или бесплодному потомству. Скорее всего, в это время постоянные перемещения населения с Африки в Европу водным путем через Гибралтар и Сицилию в ряде популяций препятствуют аллопатрическому видообразованию, создавая пласт так называемых неандерталоидно-сапиентных метисов подвидового уровня.

Так кого же мы находим по всему средиземноморскому побережью в мустьерскую эпоху? Это находки (Ортю, Лагар Вельо, Охос, Шубайлук, Велика Печина, Виндия, Ханеферзанд и т.д.), в которых ряд авторов находят и сапиентные и неандерталоидные характеристики. Чаще всего, эти находки располагаются в зонах постоянных миграций. Мы уже писали о западном водном пути миграционных процессов.

Повторим, что разновекторность миграционных процессов не позволяла в этом регионе формироваться аллопатрическим путем новым видам Человека. Поэтому *Homo heidelbergensis*, имея в своей морфологии некоторые сапиентные и/или неандерталоидные характеристики, в Средизем-

номорье формировали различные метисные варианты, максимально стабилизирующиеся только на подвидовом уровне.

В связи с этим можно только добавить, что неандертальцы как вид и внутривидовые метисы гейдельбергского человека, скорее всего, не выдержали конкуренции как физической, так и экономической с качественно новыми пришельцами из Африки – *Homo sapiens*.

На территории Африканского континента, видимо, происходило симпатрическое видообразование через формирование в недрах таксона *Homo heidelbergensis* подвида *Homo heidelbergensis sapiens*. Этап перехода от материнского вида к виду потомку *Homo sapiens*, вероятнее всего, стоит связывать с выделяемым рядом исследователей таксоном *Homo helmei*. При симпатрическом видообразовании репродуктивная изоляция может иметь место даже в том случае, когда популяции занимают одну и ту же территорию. Биологические механизмы такой изоляции теоретически достаточно обоснованы. 1. Экологическая изоляция (популяции в различных экологических нишах). 2. Временная изоляция (спаривание в популяциях происходит в разное время дня или года). 3. Этологическая изоляция (разное репродуктивное поведение в популяциях). 4. Механическая изоляция (анатомические различия в популяциях). 5. Гаметическая изоляция (невозможность оплодотворения и формирования зиготы). Симпатрическое видообразование встречается довольно редко, хотя и описаны такие случаи, например, у низших обезьян [Хрисанфова, 1985].

Более наглядно описанные нами временные интервалы, связанные с формированием неандертальцев и современных людей в недрах вида *Homo heidelbergensis* можно представить себе в виде следующей схемы (рис. 1).

Вопрос о формировании нового вида или видов от материнского *Homo heidelbergensis* на Азиатском континенте остается открытым.

Благодарность

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Историко-культурное наследие и духовные ценности России».

Библиография

Васильев С.В. Проблемы таксономии переходных и метисных форм ископаемых гоминид Передней Азии / / Научный альманах кафедры антропологии. 2006. Вып. 5. М.: МГУ. С.147–159.

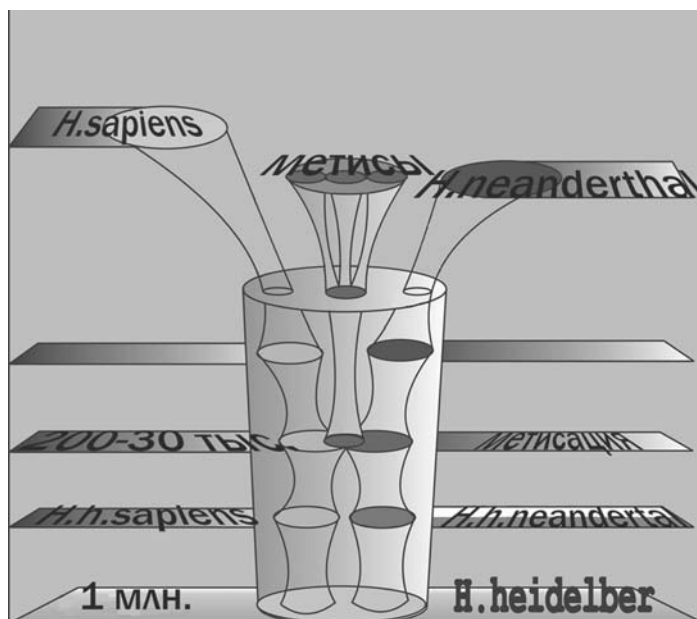


Рис. 1. Эволюционно-таксономическая схема заключительных этапов антропогенеза

Зубов А.А. Палеоантропологическая родословная. М.: Институт этнологии и антропологии РАН, 2004.

Зубов А.А., Васильев С.В. Первоначальное заселение Европы по данным антропологии // Доисторический человек: биологические и социальные аспекты. М.: 2006. С. 53–92.

Фоули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. М., 1990.

Хрисанфова Е.Н. Проблема неравномерности в эволюции Hominoidea. // Вопросы антропологии. 1985. Вып. 75. С. 34–48.

Arsuaga J.L., Bermudez de Castro J.M. et Carbonell E. The Sima de los Huesos hominid site // Journal of Human Evolution. 1997. Vol. 33. P. 105–121.

Brauer G. The «Out-of Africa» model and the question of regional continuity // Humanity from African naissance to coming millennia. 2000. P. 183–189.

Dean D., Hublin J.-J., Holloway R., Ziegler R. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen // J. of Human Evolution. 1998. Vol. 34. P. 485–508.

McBrearty S. & Brooks A.S. The revolution That wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior // J. of Human Evolution. 2000. Vol. 39. P. 453–563.

Rightmire G.Ph. The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene // J. of Human Evolution. 1996. Vol. 31. P. 21–39.

Wood B. & Collard M. Evolving interpretations of Homo // Humanity from African naissance to coming millennia. 2000. P. 141–149.

Wu X. A well-preserved cranium of the archaic type of early Homo sapiens from Dali, China // Scientia Sinica. 1981. Vol. 24. P. 530–539.

Контактная информация:

Васильев С.В. Тел.: (495) 938-59-74. e-mail: physanthrop@iea.ras.ru

ROLE OF HOMO HEIDELBERGENSIS IN HUMAN EVOLUTION

S.V. Vasiliev

Institute of Ethnology and Anthropology RAS, Moscow

The author supports the view point of some anthropologists that the ancestral forms for anatomically modern humans and Neanderthals were representatives of Homo heidelbergensis. According to this view two new subspecies in hominid systematics are introduced and taxonomically named Homo heidelbergensis sapiens and Homo heidelbergensis neanderthalensis. It is precisely these two species that due to geographical isolation lead and transformed to two good hominid species Homo sapiens and Homo neanderthalensis.

Key words: *hominids, Homo heidelbergensis, Neanderthals, Homo sapiens*

О НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМАХ И ЗАДАЧАХ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ АНТРОПОЛОГИИ

В.Ю. Бахолдина

Кафедра антропологии биологического факультета МГУ, Москва

*Современная эволюционная антропология переживает значимые изменения. Это требует всестороннего обсуждения ключевых проблем широким кругом специалистов, которые занимаются вопросами происхождения вида *Homo sapiens*. Возможность разных сценариев эволюции человека и признание того факта, что высокая степень биологического разнообразия свойственна всем эволюционным уровням, предполагает пересмотр и уточнение многих устоявшихся представлений антропологии. Наука об эволюции человека сама эволюционирует, и этот процесс заслуживает пристального внимания и специального изучения.*

Ключевые слова: эволюция, научная парадигма, полиморфизм, эволюционный пласт гоминид

Согласно широко распространенному взгляду на антропологию, теория эволюции является наиболее стабильной и неизменной составляющей науки о человеке как биологическом виде. Между тем именно эволюционная антропология переживает сейчас настолько значимые изменения, что всё содержательное наполнение концепции становления вида *Homo sapiens* трансформируется прямо на глазах современных исследователей и при их непосредственном участии. Вполне возможно, что мы являемся свидетелями всестороннего видоизменения современной научной парадигмы эволюционной антропологии, а может быть, и антропологии в целом.

Понятие научной парадигмы было предложено известным философом науки Томасом Куном. Согласно Т. Куну, научная парадигма – это система научных теорий, направлений, методов исследования, а также круг научных проблем, имеющих смысл и решение. Научная парадигма принимается научным сообществом каждой исторической эпохи, поэтому она имеет исторический характер и задает определенную научную матрицу, в рамках которой работают ученые и которая в значительной степени определяет трактовку новых фактов [Кун, 2009]. Научная парадигма не остается неизменной, она меняется вместе с развитием самой науки. Эти перемены могут носить как скачкообразный характер, так и постепенный, когда научная парадигма трансформируется по мере накопления новых фактов и появления новых гипотез и теорий.

Специфика нынешнего этапа развития эволюционной антропологии заключается в стремительном развитии и изменении ее научной парадигмы. Речь, по мнению автора, должна идти именно об эволюционных, а не о радикальных, революционных преобразованиях. Главная стержневая идея парадигмальной, центральной теории эволюционной антропологии, идея эволюции человека от древних догоминидных форм приматов через целый ряд гоминид к современному виду *Homo sapiens*, остается неизменной. Но теоретическое обрамление этой главной идеи, вся совокупность теорий, формирующих общую концепцию антропогенеза, претерпевает быстрые и существенные изменения.

Осознание, осмысление и обсуждение этого процесса представляются автору необходимыми составляющими научной деятельности современных исследователей, особенно тех из них, которые занимаются преподаванием или популяризаторской деятельностью. Антропология с самого момента своего возникновения занимала особое положение, привлекая интерес широких кругов общественности. Эта особенность антропологической науки сохраняется и поныне, возлагая на специалистов-антропологов своеобразную просветительскую миссию, которую они достойно несут уже более ста лет.

Подробный обзор всех проблем современной теории эволюции человека невозможен в рамках краткой журнальной статьи. Наиболее представительная на сегодняшний день монография А.А. Зу-

бова «Палеоантропологическая родословная человека» [Зубов, 2004] содержит подробное изложение истории многих открытий и находок, но автор этого капитального труда не ставил перед собой специальной задачи изучения трансформации представлений в области эволюционной антропологии. В качестве примера глубокого научного исторического анализа развития эволюционной теории в целом можно также привести относительно недавнюю книгу Н.Н. Воронцова «Развитие эволюционных идей в биологии» [Воронцов, 1999]. Подобное широкомасштабное исследование динамики теоретических представлений в антропологии пока не предпринято, его появлению должны предшествовать работы многих авторов по частным теоретическим вопросам, но само направление таких исследований становится все более актуальным.

В настоящей статье обозначаются лишь некоторые проблемы, которые, по мнению автора, являются значимыми вехами в развитии теории эволюционной антропологии. Любое изменение этих вех существенно меняет всю конфигурацию современной концепции антропогенеза, что, собственно, и происходит сегодня.

Прежде всего, это **проблема исходного звена эволюционного ряда гоминид** и связанная с ней **проблема возникновения прямохождения**.

Как известно, на роль непосредственного предка рода Homo, начиная с 20-х годов XX века, претендовали разные формы ископаемых гоминид. Вначале это был *Australopithecus africanus*, открытый и изученный Р. Дартом. Именно Р. Дарт, введя осторожный таксономический термин *Australopithecus*, не имея возможности использовать термин *Pithecanthropus*, уже зарезервированный Эженом Дюбуа для находки на Яве, тем не менее, саму находку трактовал как обезьяночеловека, «man-ape», [Dart, 1925]. После находки в Хадаре в 1974 г. скелета Люси в течение многих лет наиболее вероятным претендентом на место родоначальника прогрессивной эволюционной линии гоминид претендовал *Australopithecus afarensis*, афарский австралопитек, с датировками находок около 3.5–3.9 млн. лет [Johanson, Edey, 1981]. Но затем последовали находки *Australopithecus anamensis* древностью от 4.1 до 3.9 млн. лет и *Ardipithecus ramidus* с датировками от 5.6 до 4.4 млн. лет, в результате чего афарские австралопитеки в значительной степени утратили свой ореол уникальности.

По мере накопления сведений об австралопитеках трудовая теория антропогенеза Ф. Энгельса лишалась реальной фактологической основы,

а знаменитая триада «рука – мозг – прямохождение» утрачивала свою монолитность. Согласно находкам, в то время как прямохождение уже стало привычным способом передвижения древнейших гоминид, их мозг по объему не превосходил мозг шимпанзе, а способность руки к трудовым операциям вызывала определенные сомнения. Именно вследствие подобных сомнений Луис Лики в 1959 г. решительно отказал зинджантропу в авторстве на орудия, найденные вместе с ним.

В конце концов, только признаки прямохождения остались главным критерием принадлежности ископаемых находок к семейству гоминид [Хрисанфова, Перевозчиков, 1999].

Вскоре первые годы нового XXI века преподнесли антропологам еще две интереснейшие плиоценовые находки, *Sahelanthropus tchadensis* и *Orrorin tugenensis*, древностью 7 и 6 млн. лет, из Чада и Кении. И хотя принадлежность этих находок к гоминидам была небесспорной, специалисты вынуждены были признать, что прямохождение в древнейшей истории человеческого рода возникло около 6 млн. лет назад. Это окончательно заставляло забыть о трудовой теории и рассматривать иные гипотезы возможных причин появления бипедии – климатогеографические, энергетические, а также исходящие из прогрессивных перемен в репродуктивной стратегии [Lovejoy, 1980].

Однако с появлением находок восточноафриканских австралопитеков возник и совершенно новый аспект проблемы ранней бипедии – так называемая «функциональная дихотомия», при которой морфология нижних конечностей не оставляла сомнений в наземной двуногой локомоции, а в строении верхних конечностей сохранялись черты, свидетельствующие о приспособлении к древесному передвижению [Johanson, Edey, 1981; Leakey et al., 1995; Alemseged, 2006]. Эти данные требовали внесения корректив в реконструкцию древнейшей гоминидной локомоции и вызвали предположение о возможности «широкого локомоторного репертуара» гоминид [Хрисанфова, Перевозчиков, 1999] в условиях флуктуации климатических и экологических факторов окружающей среды.

Возможно и другое объяснение подобной морфологической двойственности: признаки, адаптивно нейтральные, к которым относятся и многие анатомические маркеры «древесности», могли сохраняться в посткраниальном скелете еще долгое время после прекращения реальной практики древесного способа передвижения.

И вот теперь, когда прямохождение древнейших гоминид, пусть даже с некоторыми специфиче-

ческими особенностями, признано, наконец, большинством исследователей, появляются новейшие данные по ардипитеку, которые вносят настоящую сумятицу и сумбур в только-только устоявшиеся представления.

Первые находки *Ardipithecus ramidus* из местонахождения Арамис в Эфиопии известны уже с 1992 года, а 2 октября 2009, в выпуске 326 журнала Science опубликовано 11 статей с подробным анализом скелета ардипитека ARA-VP-6/500 с датировкой 4.4 млн. лет (пользуясь случаем, благодарю С.В. Дробышевского за предоставленную возможность ознакомления с полным текстом статей).

В этих публикациях ардипитек реконструируется как гоминид, который вел преимущественно древесный образ жизни, медленно перемещаясь по ветвям деревьев с опорой на стопы и ладони. Что касается наземного двуногого передвижения, то оно, по мнению исследователей, носило «эпизодический характер» [White et al., 2009]. В скелете ардипитека обнаруживаются признаки адаптации к бипедии, но они выражены намного слабее, чем у *Australopithecus afarensis*. Статьи по морфологии верхних конечностей, таза и стопы ардипитека написаны Оуэном Лавджоем с соавто-

рами, в них содержатся фотографии находок и реконструкция скелета ардипитека [Lovejoy et al., 2009 a, b, c]. Несмотря на приданное ардипитеку выпрямленное положение тела, нельзя не обратить внимание на довольно узкие тазовые кости, которые формируют таз, намного более понгидный, чем у Люси (рис. 1).

Но самое поразительное – это стопа ардипитека с резко противопоставленным большим пальцем! Согласно графику, приведенному в одной из статей, противопоставление большого пальца стопы у этого гоминида даже больше, чем у шимпанзе [Lovejoy et al., 2009 a]. В связи с этим на память приходит стопа ореопитека из Южной Европы со сходной ориентацией первого луча. Очень трудно представить себе развитую бипедию у примата с такой конструкцией стопы. И хотя Оуэн Лавджой и выстраивает гипотетическую эволюционную последовательность от *Ardipithecus ramidus* к *Australopithecus afarensis*, представляется маловероятным, чтобы за промежуток времени в 500 тыс. лет крайне специализированная стопа ардипитека могла эволюционировать в стопу афарского австралопитека с ее сводчатостью и приведенным первым пальцем. Авторы описания считают, что ардипитек представляет собой некое

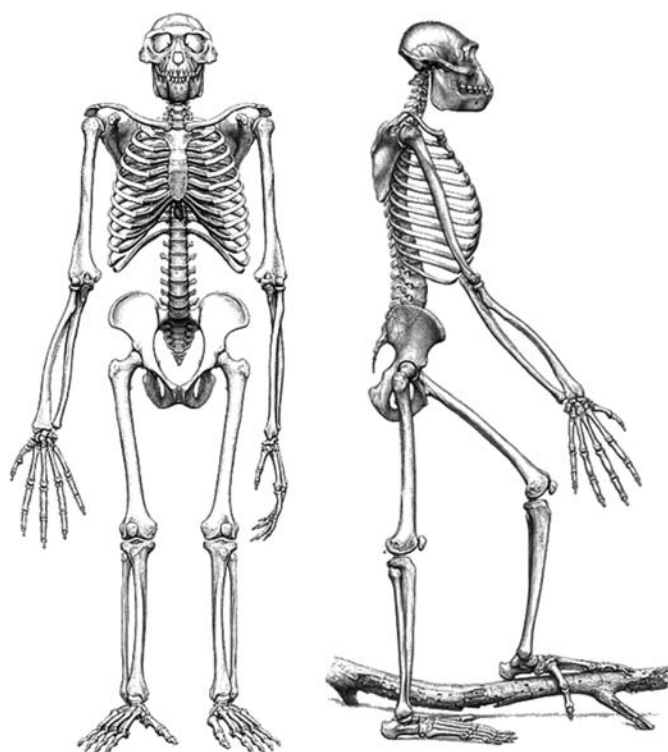


Рис. 1. Реконструкция скелета ардипитека [Lovejoy et al., 2009 b]

«адаптивное плато», исходное для всего более позднего рода *Australopithecus* [White et al., 2009], но это положение вызывает очень большие сомнения, поскольку «исходность» морфологии ардипитека представляется весьма спорной.

В статьях постоянно подчеркивается, что локомоция ардипитека не походила на локомоцию современных понгид, и делается заключение о том, что гоминоидный предок не был похож ни на одну из современных человекообразных обезьян. Но этот тезис был прекрасно сформулирован еще Е.Н. Хрисанфовой, которая писала: «Конечно, нельзя представлять себе понгидного предка гоминоид только как копию одного из известных современных антропоидов, будь то шимпанзе, орангутан или церкопитекоид. Мио-плиоценовые гоминоиды были очень своеобразными и вовсе не повторяли морфофенотипы каких-либо из ныне живущих форм приматов – этого ничтожного остатка, уцелевшего от мощной радиации человекообразных обезьян неогена» [Хрисанфова, Перевозчиков, 1999, с. 44].

С Оуэном Лавджоем, безусловно, можно согласиться лишь в том, что «для понимания процессов морфогенеза, лежащих в основе гоминоидной эволюции, сформировавшей *Ardipithecus ramidus*, могут потребоваться годы или даже десятилетия, и это повлечет за собой дальнейшие изменения наших представлений о биологической истории человеческого рода» [Lovejoy et al., 2009 b, p. 106].

Последнее подробное описание ардипитека, несомненно, радикально меняет одну из важнейших вех в теоретическом концепте современной эволюционной антропологии. Попытки включить ардипитека в существующие эволюционные схемы ставят исследователей еще перед одной проблемой эволюционной антропологии. Это **проблема теоретического выбора между анагенезом и кладогенезом, или градуализмом и пунктуализмом**, которую в общих границах современной эволюционной теории подробно анализирует Н.Н. Воронцов [Воронцов, 1999]. Он пишет, что классическая дарвиновская концепция понимает видообразование как постепенный, градуалистический процесс. Этот путь видообразования Н.Н. Воронцов называет «обычным», и наряду с ним предлагает концепцию пунктуалистского видообразования путем хромосомных перестроек. Генетиками получены данные о существовании внутривидового и даже внутривидового хромосомного полиморфизма у млекопитающих и показано, что «хромосомные мутации могут играть иницирующую роль в эволюционном процессе» [Воронцов, 1999, с. 552]. Для антропологов

особый интерес представляют данные о том, что вспышки хромосомной изменчивости у некоторых видов млекопитающих наблюдаются в сейсмически активных зонах – в Италии, на Балканах, в Турции, а также в зоне Восточно-Африканского рифта. Н.Н. Воронцов предполагает, что перестройки, обеспечившие переход от наиболее вероятного 48-хромосомного кариотипа древних гоминоидов к 46-хромосомному кариотипу первых гоминоид «происходили в сейсмически активной зоне Великого Африканского рифта» [Воронцов, 1999, с. 576].

С ключевой ролью ардипитека в гоминоидной эволюции можно согласиться лишь в том случае, если допустить, что эволюционный переход между ним и *Australopithecus afarensis* также сопровождался настолько серьезными перестройками генома, что они, в конце концов, могли привести к радикальным отличиям морфологии и локомоции предкового и дочернего вида.

Что касается внутривидового хромосомного полиморфизма, то в какой-то степени он присущ и человеку, проявляясь в патологических нарушениях кариотипа, некоторые из которых (синдром трисомии X-хромосомы, например) отличает высокая степень полиморфизма фенотипических проявлений [Шевченко и др., 2002].

Если же обратиться к градуалистической концепции эволюции, то нужно признать, что представление о градах, или эволюционных уровнях, оказывается весьма перспективным для понимания особенностей процесса антропогенеза. В свое время эта концепция вдохновила автора на написание статьи, в которой предлагался термин «гетерогенный эволюционный пласт гоминоид» для обозначения совокупности синхронных форм, репродуктивная изоляция которых не может быть ни доказана, ни опровергнута [Бахолдина, 1988]. По прошествии многих лет основные положения этой статьи представляются по-прежнему вполне актуальными, поэтому автор считает возможным их здесь повторить.

Традиционно принято искать конкретную форму (гоминоид), которая была бы реальным воплощением генеральной линии прогресса. Не исключено, однако, что поиски такой формы представляют собой заведомо ложный путь. Прогрессивные признаки могли быть рассеяны в пределах эволюционного пласта гоминоид, концентрируясь постепенно под действием отбора, по мере усиления процессов интеграции. При этом магистральная линия прогресса внутри эволюционного «конуса» может быть обозначена лишь в виде пунктира и только за его пределами – в виде сплошной линии, обозначая воплощение магист-



Рис. 2. Синхронные пласты гоминид и «эволюционный конус» (объяснение в тексте)

рали эволюции в реальной форме. Эта схема может быть совмещена и со схемой «ствола с боковыми ветвями» при условии реального существования ветвей в нижних эволюционных пластах и пунктирного, в виде тенденции, существования «ствола» и противоположной картины наверху – реального существования ствола без боковых ветвей (рис. 2).

Необходимо добавить, что одна из наиболее плодотворных идей современной эволюционной антропологии, идея магистральной линии прогресса, подробно разработана в трудах А.А. Зубова [Зубов, 1985; 1996; 2004].

Представление о полиморфных синхронных пластах гоминид в наибольшей степени соответствует нынешнему состоянию наших знаний об уровне палеоантропологической изменчивости. В отношении всех эволюционных этапов установлен факт высокого разнообразия одновременно существующих гоминидных вариантов. Поэтому еще одной актуальной проблемой является **решение вопроса об уровне таксономических различий и эволюционном потенциале каждого из синхронных вариантов**. Эта проблема существует и в отношении древнейших гоминид, и самых первых представителей рода *Homo*, и древнейших людей. В связи с этой проблемой ис-

следователи вновь обращаются к теме неандертальцев. В публикациях, посвященных этой теме, снова поднимается так и не решенный до конца вопрос о возможности смешений между неандертальцами и сапиенсами и в связи с этим – об их взаимном таксономическом статусе.

За последние десятилетия многое в представлениях о неандертальцах изменилось радикально. И главное изменение состоит в постепенном «дрейфе» неандертальцев от одного эволюционного уровня к другому – от уровня пусть спорной, но все же предковой формы, к уровню, занимаемому современным *Homo sapiens* (рис. 3, 4). Представленная на рисунках в схематическом виде трансформация современного видения неандертальской проблемы также не является окончательной. Дальнейшие уточнения и изменения зависят от того, в какой степени будет подтверждена или опровергнута гипотеза о смешениях между двумя вариантами древнего человечества. Решение этого вопроса зависит как от палеоантропологических данных, так и от результатов палеогенетических исследований.

Ископаемые находки, которые можно рассматривать в качестве морфологических подтверждений смешений между сапиенсами и неандер-

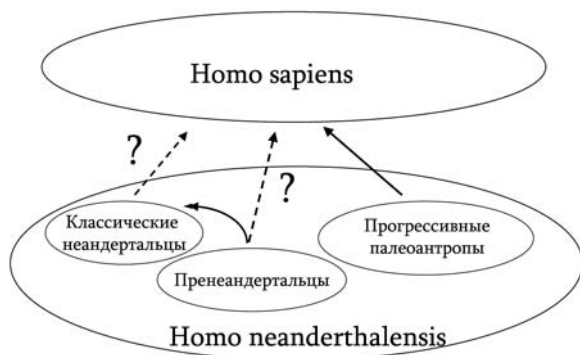


Рис. 3. Представления о соотношении таксонов *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis* в середине XX века

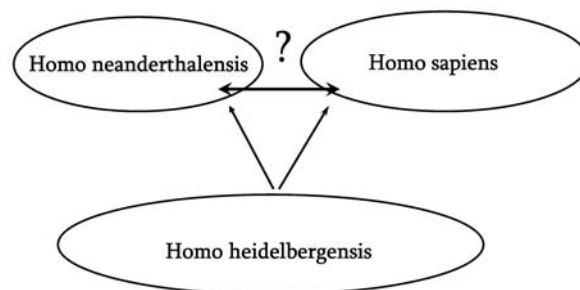


Рис. 4. Современные представления о соотношении таксонов *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis*

тальцами, представляют уже очень значительный массив данных. Это и известные находки с территории Передней Азии – Схул, Табун, Кафзех, Амуд, Кебара, и хорватское местонахождение Крапина, а также недавние находки с территории Испании и Португалии [Duarte et al., 1999; Schoenherr, 2008]. Находки из Румынии древностью 35–40 тыс. лет с мозаикой сапиентных и неандерталоидных особенностей также рассматриваются Эриком Тринкаузом с соавторами как несомненный аргумент в пользу возможной метисации [Trinkaus, 2007]. При этом справедливо отмечается, что возможный сценарий взаимодействия сапиенсов и неандертальцев представляется сложным и неоднозначным.

Данные по ДНК неандертальцев противоречивы и также не допускают их однозначного толкования. Сравнение ДНК неандертальцев и современных сапиенсов проводится в диапазоне изменчивости, который должен значительно отличаться от диапазона различий между неандертальцами и ранними представителями *Homo sapiens*. Более корректное сравнение, в котором бы фигурировали неандертальцы и современные им сапиенсы того же региона, пока остается задачей будущих исследований [Ovchinnikov et al., 2000]. Даже в тех публикациях, авторы которых отрицают возможность «обмена генетическим материалом между неандертальцами и современными людьми» [Ovchinnikov и др., 2009], все же отмечается ограниченность современных палеогенетических методов и неокончательный характер полученных результатов [Goodwin, Ovchinnikov, 2006]. При этом пока остаются не опровергнутыми результаты единичных работ, которые свидетельствуют о возможных генетических заим-

ствованиях от неандертальцев, причем речь идет о двух генах, весьма значимых для прогрессивной эволюции – гена *microcephalin*, который определяет рост головного мозга, и гена *FOXP2*, связанного с речью [Krause et al., 2007; Evans et al., 2006].

Если гипотеза о смешениях все же будет подтверждена, то придется признать, что неандертальцы и сапиенсы представляли собой не два разных вида, а две большие расы древнего человечества, и контакты между ними следует рассматривать не как межвидовые, а как межрасовые взаимоотношения. В этом случае современные сапиенсы оказываются потомками метисов между двумя верхнеплейстоценовыми расами человечества, что является еще одним ударом для сторонников «расовой чистоты», к которой, очевидно, наши предки были полностью равнодушны.

В связи с изменением представлений о месте неандертальцев в человеческой эволюции в значительной степени теряет смысл и давняя проблема моно- или полицентризма, поскольку главный предмет спора заключался в том, «произошел ли современный человек от одной группы неандерталоидов в одной области земли, или в разных местах, от различных локальных типов неандертальского человека» [Рогинский, Левин, 1978, с. 483]. Как выясняется, собственно «неандерталоиды» вообще не могли быть прямыми предками современных сапиенсов, происхождение которых сегодня обсуждается в русле двух основных гипотез – африканской и мультирегиональной. Африканская гипотеза предполагает последовательный исход с территории африканского континента нескольких миграционных волн, древнейшая из которых представлена архантропами,

а самая поздняя – ранними сапиенсами. Согласно мультирегиональной концепции, для эволюции человечества в планетарном масштабе оказалось вполне достаточно древнейшего исхода архантропов с территории африканского материка, после чего общность базового генофонда человечества поддерживалась благодаря сети локальных генных потоков. При этом сторонники обеих концепций едины во взглядах на происхождение неандертальцев и европейских сапиенсов – кромаignonцев. Очевидно, на современном этапе развития эволюционной антропологии необходимо признать, что спор между моно- и полицентристами представляет, скорее, исторический интерес. Каждая из этих концепций сегодня может рассматриваться как фрагмент африканской и мультирегиональной теорий в той их части, которая касается появления современного человека и его основных антропологических вариантов.

Таким образом, современная эволюционная антропология признает возможность разных сценариев эволюции человека, одновременное существование разных форм гоминид и тот факт, что высокое биологическое разнообразие человечества представляет собой его древнюю биологическую особенность, без которой, вероятно, вообще невозможно существование человека как вида.

Научная парадигма современной науки о человеке динамично развивается, и дискуссии на страницах антропологических журналов по поводу наиболее актуальных проблем антропогенеза могут внести свой конструктивный вклад в этот процесс

Подводя итог краткого обзора «проблемных мест» современной эволюционной антропологии, обзора, где многие вопросы лишь обозначены и, несомненно, требуют широкого обсуждения специалистами, можно признать, что представления о человеческой эволюции отнюдь не являются некой застывшей схемой, как это может показаться стороннему наблюдателю. История изучения биологического прошлого человечества насыщена драматическими событиями, неожиданными открытиями, борьбой мнений и мировоззрений. Современные представления об эволюции человека предполагают возможность дальнейших изменений и уточнений нашей общей генеалогии в зависимости от появления новых находок и развития современных методов исследования палеогенетического материала.

Библиография

- Бахолдина В.Ю. Гетерогенный пласт гоминид как объект общего эволюционного процесса // *Вопр. антропологии*. 1988. Вып. 81. С. 18–28.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, АБФ, 1999.
- Зубов А.А. Иерархия факторов антропогенеза // *Вестник антропологии*. 1996. Вып. 2. С. 195–206.
- Зубов А.А. Магистрилизация и демагистрализация в ходе эволюционного процесса // *Вопр. антропологии*. 1985. Вып. 75. С. 14–26.
- Зубов А.А. Палеоантропологическая родословная человека. М., 2004.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: АСТ, 2009.
- Овчинников И.В., Романова Г.П., Харитонов В.М., Гудвин В. Значение молекулярно-генетического исследования мезмайского неандертальца для палеоантропологии и генетики // *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология*. 2009. № 1. С. 66–72.
- Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М.: Высшая школа, 1978.
- Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В. Антропология. М.: Изд-во Московского университета, 1999.
- Шевченко В.А., Топорнина Н.А., Стволинская Н.С. Генетика человека. М.: Владос, 2002.
- Alemseged Z., Spoor F., Kimbel W.H., Bobe R., Geraads D., Reed D., Wynn J.G. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia // *Nature*. 2006. Vol. 443 N 7109. P. 296–301.
- Dart R.A. Australopithecus africanus: The Man-Ape of South Africa // *Nature*. 1925. Vol. 115. N 2884. P. 195–199.
- Duarte C., Mauricio J., Pettitt P.B., Souto P., Trinkaus E., van der Plicht H., Zilhão J. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia // *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1999. 96 (13). P. 7604–7609.
- Evans P.D., Mekel-Bobrov N., Vallender E.J., Hudson R.R., Lahn B.T. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene *microcephalin* introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006. 103 (48). P. 18178–18183.
- Johanson D., Maitland E. Lucy: The Beginnings of Humankind. New York: Simon and Schuster, 1981.
- Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R., Burbano H., Hublin J., Hänni C., Fortea J., Rasilla M. The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals // *Current Biology*. 2007. Vol. 17. N 21. P. 1908–1912.
- Leakey M.G., Feibel C.S., MacDougall I., Walker A. A New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya // *Nature*. 1995. Vol. 376 N 6541. P. 565–571.
- Lovejoy C.O. Hominid Origins: The role of bipedalism // *American Journal of Physical Anthropology*. 1980. Vol. 52. P. 250.
- Lovejoy C.O., Latimer B., Suwa G., Asfaw B., White T. Combining Prehension and Propulsion: The Foot of *Ardipithecus ramidus*. // *Science*. 2009. Vol. 326. P. 721–728.

- Lovejoy C.O., Suwa G., Simpson S.W., Matternes J.H., White T. The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes // *Science*. 2009. Vol. 326. P. 100–106.
- Lovejoy C.O., Suwa G., Spurlock L., Asfaw B., White T. The Pelvis and Femur of *Ardipithecus ramidus*: The Emergence of Upright Walking // *Science*. 2009. Vol. 326. P. 711–716.
- Schoenherr N. Late Neandertals and modern human contact in southeastern Iberia // *Washington University in St. Louis News & Information*. 2008, 10 Dec. P. 1.
- Trinkaus E. European early modern humans and the fate of the Neandertals // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007. Vol. 104 N 18. P. 7367–7372.
- White T., Asfaw B., Beyene Y., Haile-Selassie Y., Lovejoy C.O., Suwa G., WoldeGabriel G. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids // *Science*. 2009. Vol. 326. P. 75–86.

Контактная информация:

Бахолдина В.Ю. Тел.: (495) 939-27-08, e-mail: vyu@sumail.ru.

ABOUT SOME PROBLEMS AND PURPOSES OF MODERN EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY

V.Yu. Baholdina

Department of Anthropology, Biological Faculty, MSU, Moscow

Modern evolutionary anthropology undergoes significant changes, and it demands fundamental discussion of key problems by a wide range of experts dealing with the origin of Homo sapiens species. Possibility of different scenarios of human evolution and recognition of the fact that high biological variability is applicable to all evolutionary levels, assume a revision and specification of many fixed ideas in anthropology. The science about human evolution itself is evolving, and this process deserves great attention and a special study.

Key words: *evolution, a scientific paradigm, polymorphism, an evolutionary level of hominids*

ИНФОРМАЦИЯ ДЛЯ АВТОРОВ И ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ

Научно-исследовательский институт и Музей антропологии имени Д.Н. Анучина Федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» выпускает журнал «Вестник Московского университета. Серия XXIII. АНТРОПОЛОГИЯ».

Журнал издается с 2009 г.

В журнале публикуются статьи, посвященные различным аспектам биологической и исторической антропологии, методологии и методике антропологических исследований, обсуждаются современные проблемы смежных наук, тесно связанные с основной тематикой журнала. В каждом номере находят отражение хроника научной жизни, информация о конференциях, симпозиумах и семинарах, критика и библиография.

Журнал выходит 4 раза в год и является рецензируемым. Рецензенты журнала – ведущие специалисты в области биологической и исторической антропологии из различных российских научных учреждений. Сроки публикации – от 2 до 6 месяцев с момента подачи рукописи. Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается.

Категории статей

В журнале печатаются оригинальные статьи, обзоры, краткие сообщения, рецензии и другие виды публикаций.

Оригинальные статьи описывают результаты оригинальных научных исследований в вышперечисленных научных дисциплинах. Примерный объем, включая таблицы и рисунки, – до 1 п. л. (40 000 знаков).

В *Обзорных статьях* суммируются и анализируются проблемы первоочередной важности для современной антропологии. Основное требование, предъявляемое к таким статьям, – использование новейших литературных источников. Примерный объем, включая таблицы и рисунки, – до 1 п. л.

Краткие сообщения описывают результаты собственных исследований, а также новые методы и методики, технические изобретения и инновации. Примерный объем, включая таблицы и рисунки, – до 10 с.

Статья должна быть представлена в редакцию с сопроводительным письмом, в котором автор сообщает: 1) о категории, к которой относится статья; 2) о том, что материал ранее не публиковался и не сдан для публикации в другое издание.

Рукопись должна содержать титульную страницу, резюме на русском и английском яз., основной текст статьи, библиографию, таблицы, рисунки и подписи к рисункам.

Исследования, которые описаны в статье, должны быть проведены с учетом требований биоэтики.

Титульная страница состоит из заглавия и сведений об авторе/ах: Ф.И.О. (полностью); ученая степень; ученое звание; место работы и должность; почтовый адрес, e-mail, телефон.

Резюме на русском и английском языке должно быть представлено на отдельных страницах, содержать не более 200–300 слов. В резюме, также как и в названии, следует избегать сокращений. В конце резюме должно быть представлено 5–7 ключевых слов. Резюме на английском языке помимо текста и ключевых слов должно содержать перевод названия, фамилий и учреждений авторов.

Основной текст статьи должен начинаться с отдельной страницы. Оригинальные статьи и Краткие сообщения должны, как правило, состоять из следующих разделов: Вве-

дение, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение результатов, Выводы, или Заключение.

Во *Введении* характеризуются цели и задачи представленного исследования, определяется его новизна и отличия от ранее проведенных. *Материалы и методы*: дается характеристика использованных материалов; приводится четкое и подробное описание методов. *Результаты*: приводятся наиболее важные результаты исследования, которые подтверждаются таблицами и иллюстрируются рисунками. Следует избегать повторений одних и тех же данных в таблицах и рисунках. *Обсуждение результатов*: в этом разделе обсуждаются результаты исследования. Необходимо подчеркнуть новизну приведенных данных, их отличие от ранее полученных, обсудить их значение в контексте других исследований. *Выводы* должны содержать только те положения, которые подтверждаются проведенным исследованием. Цитируемая литература приводится в конце статьи под заголовком *Библиография*.

Материалы предоставляются в печатном виде (2 экз.) вместе с электронной версией («*.rtf») на CD/DVD-дисках и по электронной почте. Иллюстрации в журнале публикуются в черно-белом изображении. Место размещения иллюстраций и таблиц указывается в тексте рукописи. В объем текста входят библиография, таблицы и рисунки.

Статьи принимаются по адресу:

125009, Москва, Моховая ул., д. 11, НИИ и Музей антропологии МГУ. Заместителю главного редактора журнала «Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология» Харитонову Виталию Михайловичу. E-mail: 1605vit@rambler.ru.

Или ответственному секретарю журнала Суховой Алле Владимировне. E-mail: alla-sukhova@bk.ru.

Краткие требования к оформлению статей

- Редактор – Word, текстовый файл с расширением *.rtf.
- Шрифт – Times New Roman; размер шрифта – 12; интервал – 1,5; лист формата А4 с полями по 2 см с каждой стороны.

- В состав электронной версии статьи должны входить: файл, содержащий текст статьи, и файлы, содержащие иллюстрации.

- К комплекту файлов должна быть приложена опись (в виде файла), в которой обязательно должны быть указаны: имена файлов, название журнала, название статьи, фамилия, имя и отчество полностью автора(ов). Графические файлы должны быть поименованы таким образом, чтобы было понятно, к какой статье они принадлежат и порядок их расположения. Каждый файл должен содержать один рисунок.

- Все сокращения в тексте должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

- Во всех материалах, включая рисунки и надписи на фотографиях, должна соблюдаться единообразная система оформления всех символов, дефисов, тире, курсивов.

- Следует избегать смешанного употребления русских и латинских индексов в одной статье. Малораспространенные индексы подлежат расшифровке в тексте.

- Для фотографий и рисунков использовать формат TIFF с разрешением 600 dpi.

- Краткие библиографические ссылки даются в тексте в квадратных скобках, полные библиографические ссылки – в конце статьи в разделе «Библиография». Все ссылки даются на языке оригинала в алфавитном порядке, оформленные в соответствии с требованиями ГОСТ Р 7.0.5—2008. Названия на языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в латинской транскрипции.