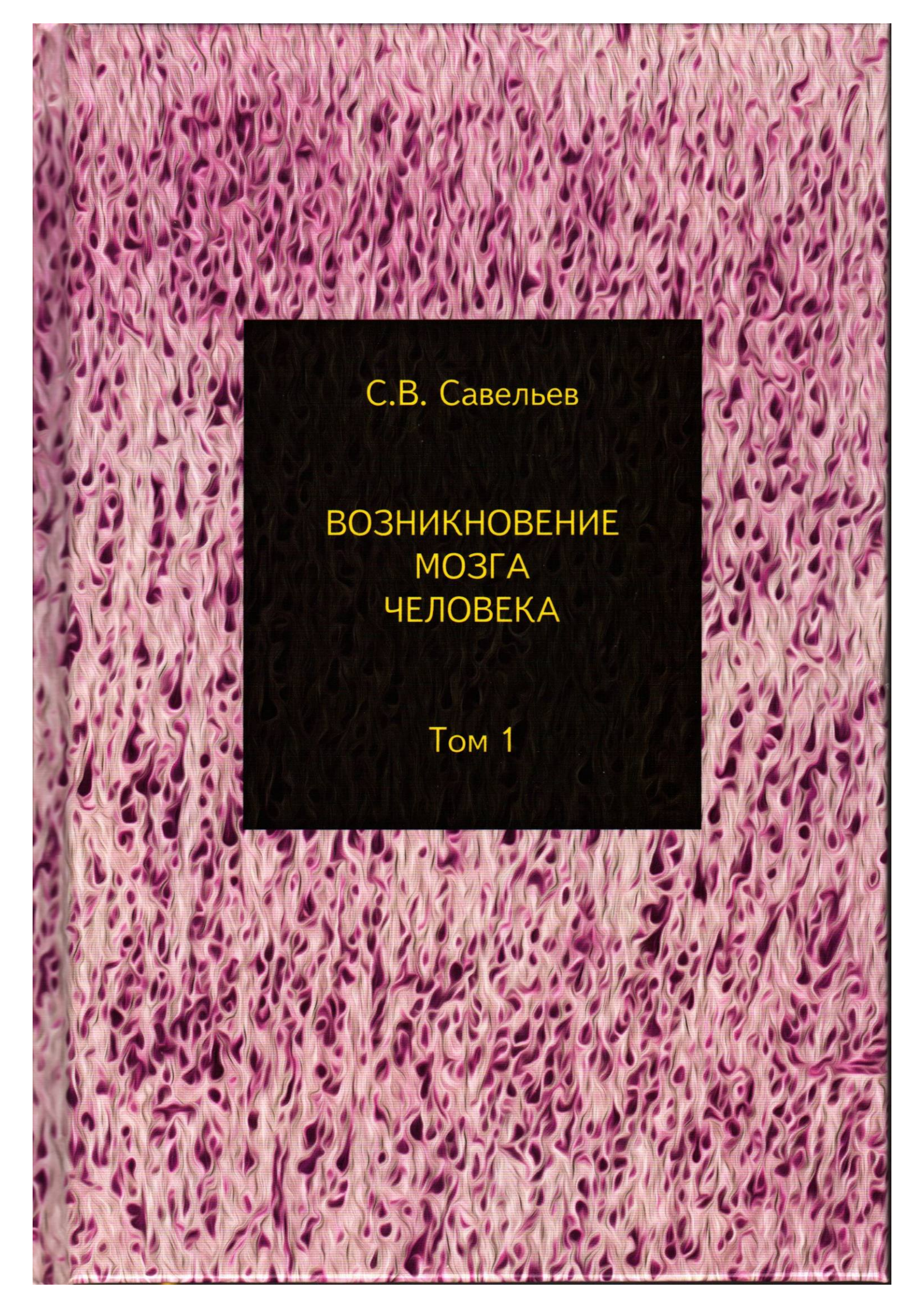
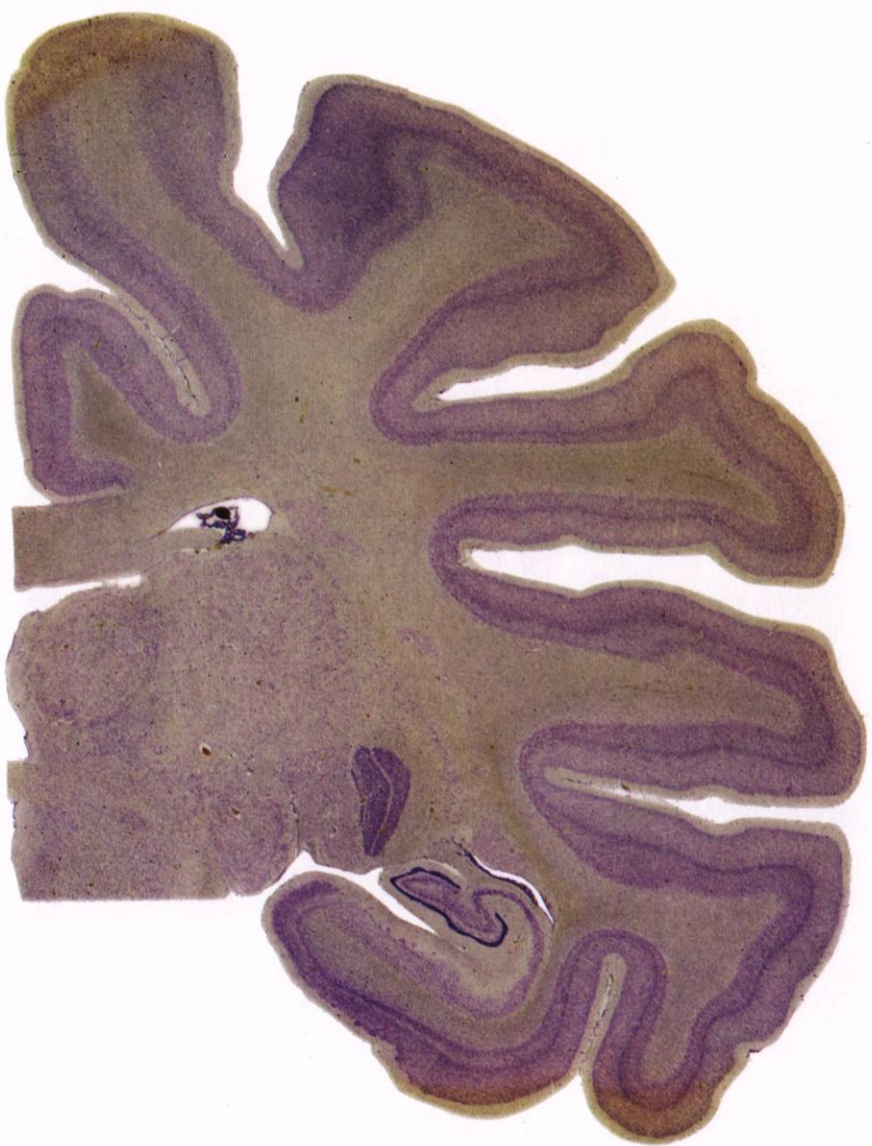




С.В. Савельев

ВОЗНИКНОВЕНИЕ
МОЗГА
ЧЕЛОВЕКА

Том 1



С.В. Савельев

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ
МОЗГА
ЧЕЛОВЕКА**

В двух томах

Том 1

УДК 572.1/.4
ББК 28.71
С12

Савельев С.В.

С12 Возникновение мозга человека: В 2 т.

С.В. Савельев.

ISBN 978-5-94624-056-7

Монография охватывает основные периоды возникновения головного мозга человека. Исследованы причины и эволюционные закономерности развития переднего мозга и неокортекса млекопитающих. Реконструированы морфофункциональные особенности ранней эволюции мозга приматов. Показаны возможные экологические условия и механизмы формирования архетипа организации мозга австралопитеков. Разработаны нейробиологические гипотезы возникновения бипедальности и развития социальных механизмов искусственного отбора головного мозга.

Монография предназначена для зоологов, антропологов, психологов, студентов биологических специальностей и всех, кто интересуется проблемами эволюции нервной системы человека.

УДК 572.1/.4
ББК 28.71

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Глава I. Мозг млекопитающих	7
I.1. Появление неокортекса	9
I.2. Общий план строения мозга приматов	37
I.3. Топология корковых структур	63
I.4. Цитоархитектонические поля	79
I.5. Обезьянья борозда	95
I.6. Изменчивость мозга приматов	105
I.7. Искусственный отбор	121
I.8. Мифология эволюции мозга	137
Глава II. От антропоидов к гоминидам	165
II.1. Ранние антропоиды	166
II.2. Ранние гоминоиды	169
II.3. Австралопитеки	179
II.4. Масса мозга австралопитеков	182
II.5. Специализация мозга австралопитеков	193
II.6. Условия возникновения бипедальности	199
Список литературы	227

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первое издание этой книги вышло в свет почти 10 лет назад. За это время разошёлся как первый тираж, так и повторное стереотипное издание этой работы, выпущенное в 2015 г. Успешная реализация двух тиражей вызвала желание подготовить третье, значительно обновлённое переиздание этой книги. Дело в том, что за прошедшие годы были сделаны многочисленные палеонтологические и археологические находки свидетельств затайливой эволюции человека. Они крайне интересны с научной точки зрения, поскольку существенно уточняют и дополняют наши представления о собственной эволюции. Этот позитивный процесс накопления сведений об анатомии и биологии наших предков приводит к постепенному изменению главных парадигм как антропологии, так и палеоневрологии. Смена доминирующих гипотез о нашей эволюции идёт крайне медленно, так как новые находки обычно не требуют радикального пересмотра уже существующих в научном мире представлений. Однако важные данные о происхождении человека постепенно накапливаются, что позволяет уточнить многие неясные события в эволюции головного мозга. К сожалению, довольно скромные археологические и молекулярно-генетические находки постоянно превращаются в шумный, но бесплодный аттракцион. В таком сомнительном шоу теряется ценность очередного открытия, а драгоценный здравый смысл исчезает в словесной пене многочисленных любителей-популяризаторов, дилетантов и околонуточных теоретиков.

За прошедшие 10 лет собрано довольно много данных, посвящённых происхождению человека. Найдены и описаны новые представители архантропов и палеоантропов, проведены многочисленные и оригинальные сравнительно-анатомические и молекулярно-биологические исследования. Эти работы не привели к радикальному пересмотру научных взглядов на эволюцию человека, но позволили уточнить детали множества интересных поворотов человеческой истории. Многие новые данные представляют большой интерес и влияют на наши представления о происхождении мозга гоминид. Другие сведения оказались мимолётным научным шумом, модными заблуждениями или откровенным обманом, который сосуществует с реальными достижениями современной науки.

Оценить достижения в изучении эволюции нервной системы человека немного труднее, чем в других разделах антропологии, что и побудило меня к существенной переработке книги. Значительные изменения затронули первую главу. Из неё убраны все разделы, ранее

рассмотренные в монографии «Происхождение мозга» 2005 г. издания. Вместо них более подробно рассмотрены причины возникновения неокортекса и проведена эволюционная оценка основных морфофункциональных приобретений мозга млекопитающих. Основное внимание в новом издании перенесено на особенности строения неокортекса приматов и причины его эволюционных изменений. В тех разделах, где мной предлагаются разные гипотезы эволюции мозга, неврологические данные дополнены деталями анатомических и физиологических перестроек организма приматов и человека.

В настоящем исследовании происхождение мозга человека рассматривается как результат биологических, а затем и социальных процессов. Используя нейробиологические подходы, я попытался разрешить наиболее спорные проблемы возникновения бипедальности, речи, причины формирования крупного мозга и становления рас. Очень многие вопросы пришлось рассматривать практически заново. Это связано с тем, что одни проблемы сравнительной организации мозга человека в антропологии столетиями игнорируются, а состояние других напоминает средневековую веру в «живое вещество». Изучение эволюции человека всегда вызывало социальную напряжённость и откровенное сопротивление даже со стороны выдающихся естествоиспытателей. Научным следствием подобных идей стали игнорирование результатов сравнительной цитоархитектоники и примитивизация антропометрических подходов в церебрологии. Невероятная оторванность палеоневрологии от реального состояния цитоархитектоники, нейрофизиологии и функциональной морфологии мозга побудила меня к подготовке глубоко изменённого третьего издания настоящей книги. По мере возможности мне хотелось рассмотреть хотя бы часть актуальных и нерешённых вопросов происхождения мозга человека.

В книге проанализированы специфические формы поведения приматов, связанные с пищевыми, репродуктивными и социальными отношениями. Рассмотрены биологические и социальные первопричины увеличения размеров мозга архантропов и палеоантропов. Разработаны нейробиологические основания и условия появления речи гоминид. Специальное внимание уделено механизмам искусственного отбора при увеличении размеров головного мозга как у архантропов, так и у палеоантропов. Показаны возможные метисационные механизмы формирования основных расовых отличий современных людей.

Монография охватывает весь период эволюции центральной нервной системы человека. Она разделена на две части. В первом томе рассмотрены особенности возникновения млекопитающих. Вполне естественно, что основное внимание уделено причинам эволюции переднего мозга. Исследованы возможные механизмы развития лимбической

системы, происхождения предшественников неокортекса и формирования ассоциативных центров головного мозга. Показаны экологические условия и нейробиологические основания появления архетипа организации мозга приматов и человека. При этом я старался избегать повторения описания деталей конкретных находок, которые интересны только узкому кругу специалистов. Такие занудные подробности обычно используют для имитации глубоких знаний плохо осведомлённого автора и для придания наукообразия бессмысленным текстам графоманов. По этой причине в первом томе рассмотрены только основные причины и биологический смысл происходивших в далёком прошлом преобразований нервной системы.

Значительный объём первого тома занимает анализ появления ранних антропоидов и австралопитеков. Это наименее исследованный период нашей эволюции, поскольку каждая находка, дошедшая до нашего времени, уникальна и требует скептического отношения. Тем не менее накопленный материал позволяет реконструировать некоторые ключевые события в эволюции мозга, социализации и формирования bipedalности. Редкие свидетельства столь давней эволюции вызывают многочисленные спекуляции и занимательные псевдонаучные фантазии. По этой причине популярные, но нелепые гипотезы, безграмотные методы исследований и антикварные представления об эволюции мозга человека пришлось вынести в отдельную главу. Эта глава называется «Мифология эволюции мозга». Она включает в себя как краткое изложение бесконечной вереницы завиральных теорий, так и небольшой анализ источников заблуждений их создателей.

Вполне понятно, что такого внимания удостоились только фантазии и рассуждения учёных, хоть когда-либо профессионально занимавшихся антропологическими или неврологическими проблемами. Рассуждения «научных» журналистов, полуграмотных популяризаторов собственного культа личности и доморощенных исследователей в книге никак не упоминаются. Мне приходится сожалеть о такой утрате, поскольку критическое обсуждение диких идей и безграмотных фантазий дилетантов заметно оживляет трудное чтение любой научной книги. Тем не менее я старался сделать изложение сложного неврологического материала более пригодным для читателей, далёких от проблем эволюции головного мозга человека. Остаётся только надеяться на то, что эту проблему научной литературы мне удалось решить. Книга никак не претендует на исчерпывающий анализ всех проблем антропогенеза. В ней изложены только личные представления автора о естественной истории и эволюции мозга человека.

Автор

Глава I. Мозг млекопитающих

Первые архаичные амниоты, видимо, сложились в палеозое к концу каменноугольного периода, около 300 млн лет назад. На протяжении примерно 30 млн лет до этого происходили события, приведшие к появлению столь успешной группы. Вполне правомерен вопрос о причинах появления амниот. Подходящей средой для формирования нервной системы рептилий стали хорошо известные гигантские каменноугольные завалы, состоящие преимущественно из плаунов (*Stigmaria*, *Sigillaria*), хвощей (*Calamites*) и папоротников (*Medullosa*, *Psaronius*). В прогнивших или полых стволах деревьев сложились идеальные условия для перехода к наземному образу жизни, возникновению амфибий и рептилий.

Современные залежи каменного угля прямо свидетельствуют о том, что такие скопления стволов деревьев были очень широко распространены и могли стать ключевой переходной средой для возникновения большей части наземных позвоночных. На это указывают размеры и форма тела наиболее древних амфибий, рептилий и млекопитающих. Самые архаичные представители этих групп в большинстве случаев были менее метра и имели вытянутую форму тела, которая хорошо подходит для нор или лабиринтов. Таким животным многометровые завалы из полых стволов деревьев предоставляли прекрасную среду обитания. Там можно было найти места для укрытий, безопасного размножения и охоты как на столь же сообразительных позвоночных, так и многочисленных беспозвоночных, которые намного раньше освоили столь уютные места обитания. Можно предположить, что в искусственном климате древесных завалов параллельно эволюционировали такие симбионты, как грибы и лишайники, которые дополняли пищевой рацион обитателей этой переходной среды. Чтобы воспользоваться такой прекрасной средой и не быть съеденным, требовалось приобрести несколько специфических свойств нервной системы.

Для выживания в трёхмерных лабиринтах необходимо уметь хорошо ориентироваться. Для первопоселенцев каменноугольных завалов — амфибий — это непростая задача, так как их мозжечок небольшой, а кожные механорецепторы довольно примитивны. Даже у специализированных древесных лягушек, являющихся тупиковой эволюционной ветвью, мозжечок намного меньше, чем у рептилий. Однако на этапе перехода из водной среды к наземному существованию этих качеств оказалось вполне достаточно (Савельев, 2005б). Переселение рыбообразных предков амфибий в водно-воздушные лабиринты прошло довольно легко, но для выхода амфибий из этой среды и перехода

к полноценному наземному существованию потребовалось ещё несколько десятков миллионов лет.

Будущие рептилии не торопились покинуть каменноугольные завалы и задержались в водно-воздушных лабиринтах ещё на несколько десятков миллионов лет. Только в пермском периоде они стали распространяться за пределы своей исторической родины. Почти сто миллионов лет было потрачено пермскими рептилиями на совершенствование нервной системы совсем не зря. Кроме развитого мозжечка, они приобрели совершенный вестибулярный аппарат, развитую соматическую чувствительность, усовершенствовали сетчатку глаза, мозговое представительство зрительной и слуховой системы и отличную координацию движений. Перечисленные приобретения стали возможны преимущественно за счёт головного мозга. Высокое развитие этих центров было бы невозможно без перехода к активной жизни в трёхмерной среде древесных завалов. Жестокая конкуренция в такой обширной, но всё же замкнутой среде позволяла довольно быстро отбирать любые свойства мозга, которые приносили самые минимальные биологические преимущества.

Трудно представить себе среду обитания, где бы постоянно возрастали требования к развитию зрения, слуха и обоняния. Обычно развитие слуха и обоняния сопровождается редукцией зрения, и наоборот. Однако в глубине нагромождения стволов деревьев или в самих стволах почти всегда были сумерки, а на поверхности день сменялся ночью. Эти условия одинаково влияли на развитие обоняния, зрения и других органов чувств. Деревья хорошо проводят звук и колебания, что стало прекрасным стимулом для развития соматической и слуховой чувствительности. Необходимо отметить, что в мозге с развитыми органами чувств впервые возникла необходимость формирования центра принятия решений. Эти функции рептилий были объединены в крыше среднего мозга, куда сходятся зрительные, слуховые, соматические и вестибулярные сигналы (Савельев, 2001, 2005б). Если ассоциативный центр рептилий сформировался в среднем мозге, то главным органом чувств стало обоняние.

Обоняние играло в жизни архаичных рептилий из карбоновых лесных завалов почти такую же роль, как и зрение у наземных дневных позвоночных. Действительно, в практически полной темноте дистантная ориентация, поиск пищи и половых партнёров невозможны без развитой хеморецепции. В безопасной глубине нагромождений стволов папоротников, плаунов и хвощей обоняние стало ведущей аналитической системой. Особое развитие обоняния связано у рептилий с яacobsonовым органом, или вомероназальной системой. Она впервые возникла в той же среде ещё у древних амфибий. Появление дополнительной обонятельной системы амфибий было обусловлено необходимостью одновременного анализа химических сигналов как в воде, так и в возду-

хе. Вомероназальная система является «наземным» хеморецепторным органом, играющим важную роль при выходе амфибий на сушу через почвенные или древесные лабиринты. Эти условия оказались оптимальными для одновременного развития дополнительного обонятельного анализатора, вестибулярной и слуховой системы.

1.1. Появление неокортекса

Неокортекс млекопитающих сформировался как вынужденная адаптация нервной системы к обитанию в очень необычных условиях лабиринтов. Если обратиться к простейшему сравнению анатомической организации нервной системы различных животных, то станет ясна динамика увеличения размеров полушарий переднего мозга  *рис. 1*. Большую часть поверхности переднего мозга занимают корковые структуры, которые возникли на основании совершенствования обонятельных систем. Надо отметить, что обоняние непосредственно не представлено в неокортексе современных млекопитающих. Вторичные и третичные центры обработки обонятельных сигналов локализованы в палео- и архикортексе, лежащих по краям неокортекса  *рис. 1–4*. Из этих древних обонятельных центров в неокортекс приходят волокна, где они образуют связи с нейронами, получающими сигналы из других сенсорных и сенсомоторных центров нервной системы. Следовательно, неокортекс сформировался как ассоциативная надстройка над рептилийной нервной системой. Этот процесс был очень продолжителен и сопровождался множественными морфофункциональными приобретениями организма будущих млекопитающих. Начнём рассмотрение этих событий с эволюционных преобразований обонятельной системы.

Став независимыми от размножения в водной среде, древние рептилии утратили необходимость рецепции веществ, растворённых в воде. Вомероназальная обонятельная система им стала не нужна. Казалось бы, такое эволюционное новообразование должно было редуцироваться и исчезнуть, но этого не произошло. За свою недолгую историю вомероназальный орган приобрёл одно дополнительное свойство, которое и решило его дальнейшую судьбу, — он стал специализированной системой половой хеморецепции. В условиях лабиринтов или многослойных лесных завалов роль полового обоняния трудно переоценить. Оно позволяет находить партнёра, заранее определять его готовность к спариванию, идентифицировать конкурирующих особей и следы других животных. Видимо, став органом полового обоняния, вомероназальная система не потеряла способности к анализу высокомолекулярных органических соединений. Это позволило архаичным рептилиям использовать её для поиска добычи, миграции и дополнительной пространственной ориентации.

Подобная двухэтапная контактная хеморецепция достигается у многих современных рептилий при помощи языка. На первом этапе его раздвоенный кончик сканирует по поверхности почвы и захватывает рецептируемые молекулы, которые прилипают к его поверхности. На втором этапе язык втягивается в рот, а его кончик заправляется в парные вомероназальные ямки, открытые в ротовую полость. Надо отметить, что половые феромоны представляют собой довольно тяжёлые молекулы, быстро оседающие на почву. Их надо как-то поднимать и анализировать, что и делает раздвоенный язык. Таким образом, вторая обонятельная система трансформировалась во вполне эффективный половой рецептор. В головном мозге параллельно формировался центр, способный к анализу высокомолекулярных соединений. Возникли реальные причины для развития дополнительной обонятельной луковицы и вторичных центров в переднем мозге. Весь комплекс вомероназальной системы возник в зачаточном виде ещё у амфибий, но окончательно сложился только у архаичных рептилий. Поскольку мозговое представительство вомероназального рецептора стало формироваться на базе уже имеющейся обонятельной системы, возникло несколько морфогенетических проблем, связанных со структурным разделением сходных функций.

В переднем мозге возникла парадоксальная ситуация. Сложилось два аналитических центра хеморецепции, которые выполняли разные функции. Их совмещение в одних и тех же структурах головного мозга было невозможно. По этой причине у архаичных рептилий стали развиваться дополнительные центры переднего мозга, обслуживающие вомероназальную систему. В этот процесс были включены как древние обонятельные ядра базальной части переднего мозга, так и структуры нового плаща (Савельев, 2001, 20056). Отдалённые последствия этих событий мы видим у современных рептилий. Особенность строения переднего мозга рептилий связана со структурами, отделёнными от прижелудочкового серого вещества прослойками волокон. Вынесенные к наружной стенке полушария переднего мозга нейроны образуют находящие друг на друга пластинки, расположенные на дорсальной стороне полушария (рис. 2, б). Они относятся к эволюционным приобретениям рептилий и являются прообразом коры большого мозга млекопитающих (рис. 2, 3). Слоистые поверхностные структуры переднего мозга разделяют по цитоархитектоническим признакам на пять основных зон: старую кору (архикортекс), межзаточную периа́рхикортикальную кору (периа́рхикортекс), новую кору (неокортекс), межзаточную перипалеокортикальную кору (перипалеокортекс) и древнюю кору (палеокортекс) (Филимонов, 1949, 1974).

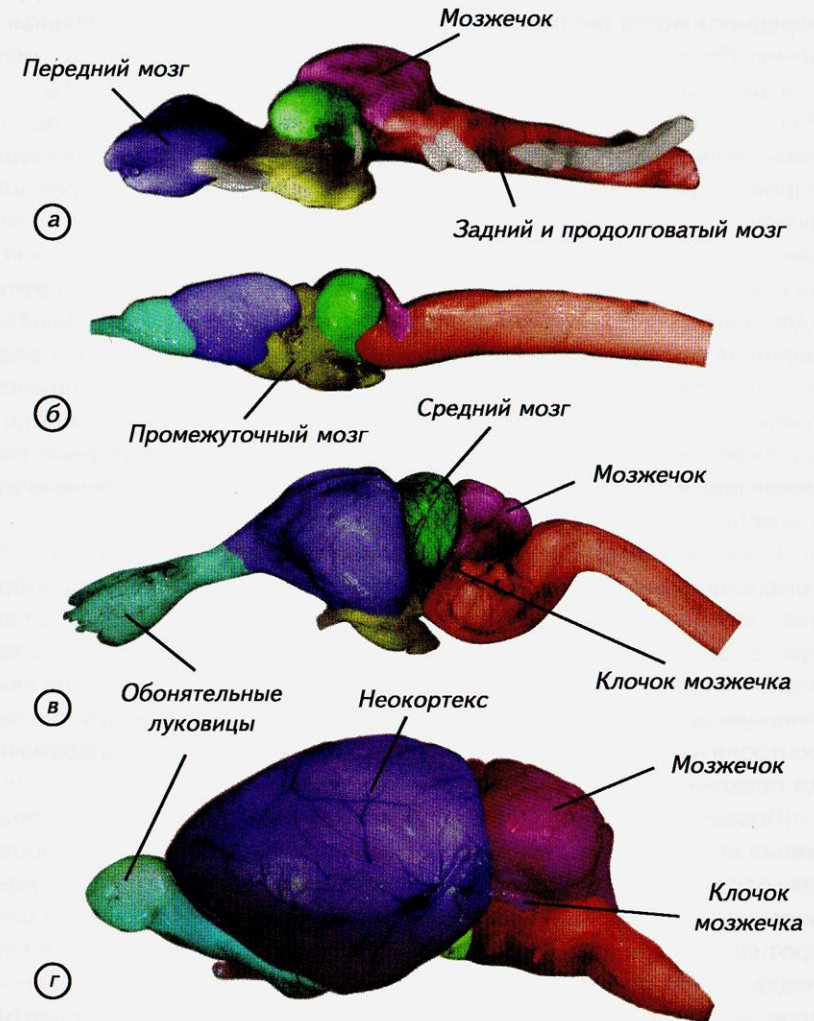


Рис. 1. Изменение размеров и формы мозга позвоночных.

а — акула-нянька (*Ginglymostoma cirratum*); б — лягушка (*Rana terrestris*); в — аллигатор (*Alligator mississippiensis*); г — каирская иглистая мышь (*Acomys cahirinus*). Современные позвоночные дают очень приблизительное представление об эволюции мозга в водно-воздушных лабиринтах. Увеличение роли обоняния и, как следствие, переднего мозга привело к появлению неокортекса. В нём были продублированы почти все функции сенсорных систем, анализаторов и впервые возникли ассоциативные поля.

Эволюционным источником возникновения кортикальных структур переднего мозга рептилий стали обонятельная и вомероназальная системы. Отростки клеток из основной и вомероназальной луковиц рептилий широко распределены между разными отделами переднего мозга. Различными методами установлены связи между дополнительной обонятельной луковицей вомероназальной системы, миндалевидным ядром и латеральной корой переднего мозга у большинства рептилий, включая змей (Lohman, Smeets, 1993; Lanuza, Halpern, 1997). Исследование этих связей неокортекса показало, что в скромных зачатках коры низших млекопитающих имеется представительство почти всех крупных ядер центральной нервной системы рептилий. Аксоны вставочных нейронов из сенсорных центров заднего мозга, мозжечка, крыши среднего мозга, тегмента, таламуса и нейроэндокринных центров промежуточного мозга оканчиваются в кортикальных структурах переднего мозга рептилий (Ułinski, 1986, 1990). Нисходящие эффекторные связи менее развиты, но они затрагивают в основном сенсомоторные центры и ассоциативные области среднего мозга.

Следовательно, специализированное половое представительство вомероназального органа переднего мозга превратилось в своеобразный центр сосредоточения информации от разнообразных органов чувств. Эффекторные сенсомоторные связи указывают на способность этой интегративной системы непосредственно воздействовать на двигательную активность. Такой эффективной неврологической системы контроля и ситуационной коррекции полового поведения у позвоночных до появления неокортекса не существовало.

Поведенческая ситуация становится неординарной, если для обнаружения полового партнёра необходимо использовать специализированный орган обоняния. Видимо, в условиях архаичных лабиринтов существовала жёсткая половая конкуренция, а поиск репродуктивной особи противоположного пола был очень затруднён. Такое предположение подкрепляется как значительным цитоархитектоническим развитием переднего мозга, так и нервными связями новообразованных центров. По сути дела, на базе системы управления половым поведением сложился интегративный комплекс, аналогичный среднему мозговому ассоциативному центру рептилий. Принципиальная разница состояла в том, что получателем информации от органов чувств являлись один или два слоя в крыше среднего мозга. Эта многослойная конструкция интегрировала все основные сигналы от разных органов чувств. В неокортексе реализован другой принцип. Каждый участок коры представлен отдельной сенсорной или двигательной системой, что позволяет практически бесконечно увеличивать размеры их неокортикального представительства.

Если среднему мозговому центру архаичных и современных рептилий решает в основном адаптивные задачи, связанные с реакцией на сигналы от органов чувств, то переднему мозговому — проблемы размножения. По этой причине поведение предков млекопитающих некоторое время находилось под контролем двух ассоциативных систем. Одна из них обслуживала повседневные проблемы добывания пищи и выживания, а другая, расположенная в переднем мозге, включалась в период размножения. Вполне понятно, что ассоциативные центры среднего мозга архаичных рептилий не могли долго конкурировать с половыми интегративными центрами переднего мозга будущих млекопитающих.

Половое поведение поддерживается гормонами, которые могут легко подчинить себе работу всего мозга. Влияние гормонов всегда генерализованное, их воздействию подчиняется не только мозг, но и другие системы органов. В репродуктивный период животное может довольно долго игнорировать пищу и обычные формы поведения, поэтому в период размножения роль основного интегративного центра переходит от крыши среднего мозга к зачаточной коре переднего мозга рептилий. Маловероятно, чтобы в условиях карбоновых завалов была заметна смена времён года или действовал другой сезонный механизм регуляции половой активности. Архаичные рептилии могли размножаться в любое время, за исключением периода созревания.

Последствия такой половой стратегии сказались на приоритетах развития ассоциативных центров головного мозга. Ассоциативное доминирование половых переднемозговых центров становилось не периодическим, а постоянным. Средний мозг стал использоваться как вторичный ассоциативный центр, а затем как носитель видоспецифического инстинктивного поведения. Ассоциативные функции постепенно полностью перешли к переднему мозгу, что привело к появлению млекопитающих. У архаичных рептилий основы «рассудочной» деятельности имели шанс возникнуть на базе среднего мозга. Этого не произошло, а мышление птиц и млекопитающих сформировалось на основе древних половых центров.

Таким образом, в древесных завалах сложилась среда для появления архаичных рептилий, а затем и млекопитающих. Подходящие условия для становления мозга архаичных млекопитающих сочетались с очень жёсткими условиями выживания, которые становились инструментами направленного отбора. Видимо, объектами питания древних амниот были в основном различные беспозвоночные, небольшие амфибии и сами древние рептилии. Часть древнейших млекопитающих специализировалась на растительной пище, но наибольшего прогресса следовало ожидать от мозга всеядных или хищников. Древесные завалы

или иные лабиринты стали своеобразным полем бескомпромиссной битвы за выживание, на котором первые млекопитающие оттачивали своё мастерство на протяжении десятков миллионов лет. В таких условиях вполне вероятно жесточайшая конкуренция, без которой невозможно представить столь быструю эволюцию мозга. Финал этого драматического периода истории позвоночных начался тогда, когда совершенные по тем временам хищники стали распространяться из среды своего становления.

На первом этапе из лабиринтной эволюционной зоны вышли рептилии с двумя ассоциативными центрами в переднем и среднем мозге. Это было значительное событие в эволюции нервной системы. Именно головной мозг архаичных рептилий стал структурной основой для появления и процветания динозавров, а также возникновения птиц. Оставшиеся в лабиринтах архаичные рептилии продолжали эволюционировать и в конечном итоге привели к появлению млекопитающих. Путь каждой группы определялся реализацией потенциальных возможностей одного из элементов универсальной конструкции рептилийного мозга. Эволюционный путь мозга млекопитающих был обусловлен передне-мозговым ассоциативным центром рептилий. Следует напомнить, что первичным источником возникновения этого центра является необходимость координации поведения в период размножения. Появление ассоциативных связей на базе обонятельного полового центра заложило основы возникновения корковых структур.

Неокортекс является самой латеральной частью стенки переднего мозга (латеральная кора), а его основные афферентные волокна через вторичные центры приходят из обонятельных и вомероназальных луковиц. У современных рептилий зачаток неокортекса получает вторичные обонятельные проекции из нескольких источников. Большая часть волокон приходит из переднего обонятельного ядра, связанного и с основной, и с добавочной (вомероназальной) обонятельной луковицей. Прямые проекции из основной и добавочной обонятельных луковиц немногочисленны, но в расположенном рядом с неокортикальным зачатком миндалевидном ядре заканчивается до 80% волокон добавочной луковицы. По-видимому, у архаичных рептилий прямые проекции вомероназальной системы были намного мощнее.

Следует отметить, что уже у рептилий существуют прямые связи между передним обонятельным ядром и латеральным зачатком коры переднего мозга, расположенным в противоположном полушарии. Итак, имеется опосредованная межполушарная интеграция корковых зачатков, которая стала прообразом мозолистого тела млекопитающих (Lohman, Smeets, 1993). Латеральная кора рептилий обладает всеми свойствами

Рептилии

Млекопитающие

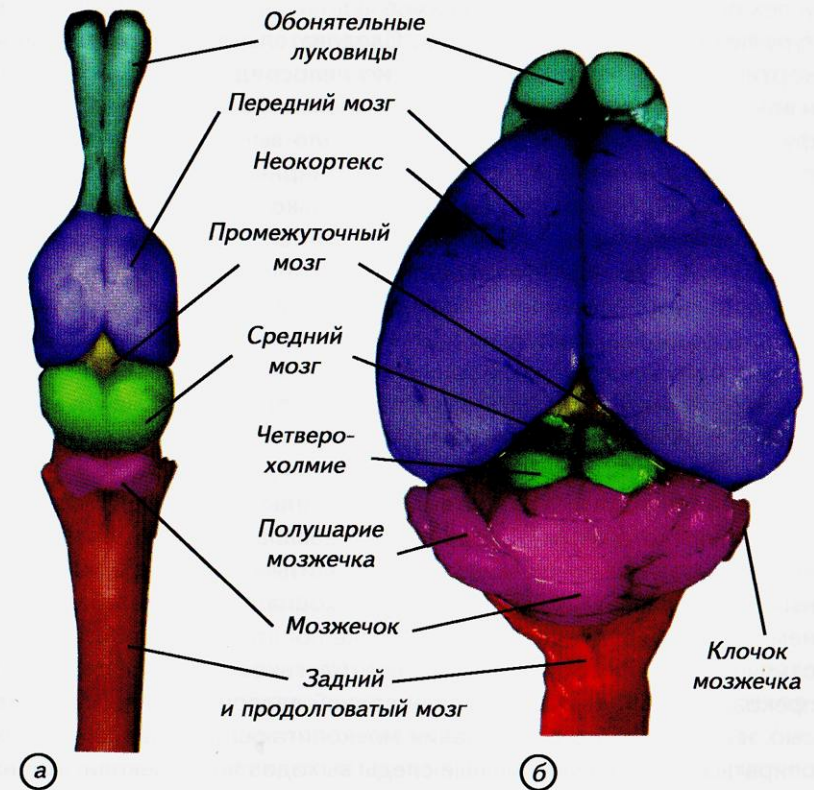


Рис. 2. Эволюционные приобретения мозга млекопитающих по сравнению с рептилиями. Для сопоставления использованы животные примерно с одинаковой массой тела. Основные неврологические преимущества млекопитающих получены за счёт переднего мозга и мозжечка с парными полушариями. Мозг с дорсальной поверхности, одинаковые структуры окрашены в сходные цвета.

а — мозг геккона (*Chondrodactylus turneri*); б — мозг мыши (*Mus musculus*).

интегративного центра. Она расположена на пересечении связей переднего мозга и служит своеобразной надстройкой над другими специализированными отделами.

Преобладающими источниками афферентных связей зачаточного неокортекса являются обонятельный и вомероназальный центры. Связи с отдалёнными отделами нервной системы гарантируют быструю адаптацию полового поведения к изменяющимся условиям внешней среды. Это поведенческое преимущество предопределило репродукционный успех рептилий, но заложило самое чудовищное противоречие в структуру поведения млекопитающих. Следовательно, возникновение неокортикального зачатка обусловлено непосредственно обонятельной и вомероназальной системами. В дальнейшем основные аналитические функции вомероназальной системы стало выполнять миндалевидное ядро, которое связано с древними стриарными структурами и гипоталамусом. Эти связи сохранились не только у современных рептилий, но и у млекопитающих (Martinez-Garsia et al., 2002). Однако рептилии не воспользовались потенциалом кортикальных структур переднего мозга, так как дальнейшее совершенствование вомероназальной системы прекратилось. Неокортикальный зачаток стал активно развиваться только у млекопитающих (Nieuwenhuys, 1998).

Небольшие предки млекопитающих сформировались и совершенствовали свой мозг в лабиринтных системах очень долгое время. Судя по всему, процесс выделения линии рептилий, приведших к появлению млекопитающих, начался ещё в каменноугольный период, а завершился в конце юрского периода. В древесных завалах раннего каменноугольного периода появились животные с развитым обонянием, вестибулярным аппаратом, неважным зрением и ассоциативными центрами в среднем мозге. Эти существа начали вполне понятный эволюционный путь, отмеченный очень скромными палеонтологическими следами. Было бы прекрасно, если бы мы обладали полной палеонтологической летописью эволюционного становления млекопитающих. Однако мы можем опираться лишь на уникальные следы выходов полумлекопитающих из каменноугольных завалов в попытке освоения новых пищевых ресурсов.

По-видимому, попытки покинуть историческую родину возникали неоднократно в истории млекопитающих. Несколько раз это происходило около 300–280 млн лет назад, а затем спустя ещё через 50–70 млн лет. Первый героический период выплзания из переходной среды лабиринтов закончился неудачно во время пермского вымирания около 250 млн лет назад. Популярной причиной массового исчезновения популяций архаичных позвоночных считается чрезмерная вулканическая активность на территории Сибири. Широко распространена точка зре-

ния о том, что геологические катаклизмы привели к гибели 95% видового состава животных и значительной части растений. Во время массового вымирания исчезли прогрессивные рептилии, которые уже обладали некоторыми признаками млекопитающих. Конечно, речь идёт не о деталях анатомического строения, а о дошедшей до нас специализации зубной системы, которая лучше всего сохраняется в палеонтологической летописи. Тем не менее исчезнувшие во время пермского вымирания животные были по многим анатомическим признакам заметно прогрессивнее более поздних рептилий.

Следует отметить, что по минералогическим признакам образования некоторых геологических формаций эпохи катастроф высказано достоверное предположение об изменении концентрации кислорода в атмосфере Земли. Пермское вымирание сопровождалось повышением температуры и падением концентрации кислорода в атмосфере с 30 до 10%. Если геологи не ошибаются, то эти события могли стать причиной выживания только тех животных, которые обладали системой интенсификации лёгочного дыхания. По-видимому, у сохранившихся в лабиринтах наземных обитателей проблема недостатка кислорода решалась разными способами. Амфибии выжили благодаря кожному дыханию и совершенствованию подъязычного аппарата, увеличивающему движение воздуха в лёгких. Крупные рептилии по большей части погибли, а мелкие лабиринтные формы справились с проблемой прогрессивной вентиляцией лёгких при помощи рёберного дыхания. Самыми успешными оказались предки млекопитающих, которые к передовому рёберному дыханию добавили эффективную работу диафрагмы. Это привело к изменению строения рёбер и перспективе замены «гликолитической» мускулатуры рептилий на красные «миоглобиновые» мышцы современных млекопитающих.

Последствия перестройки дыхания будущих млекопитающих после пермской катастрофы трудно переоценить. Эволюционируя в переходной среде лабиринтов, они продолжали адаптироваться к темноте. Увеличение значимости обеих обонятельных систем привело к повышению роли неокортекса в регуляции как полового, так и повседневного поведения. Он стал местом интеграции информации от разных органов чувств как привычных для рептилий, так и совершенно новых. Речь идёт о таком эволюционном новообразовании, как соматическая чувствительность, усиленная образованием волос. Причиной эволюционного возникновения предшественников волос и перьев трудно считать острую необходимость согреться или загадочное желание полетать. Этим наивным представлениям XIX в. давно найдены более рациональные объяснения.

Ни у кого не вызывает сомнения, что волосы и перья являются дериватами чешуйчатых кожных образований рептилий и имеют общее происхождение (Di-Poi, Milinkovitch, 2016). Эти покровные структуры возникли в результате длительных преобразований кожных чешуй, которые сворачивались и погружались в дерму (Савельев, Алифанов, 2014; Alifanov et al., 2014). Первичной биологической задачей, решаемой при помощи удлинённых щетинковых чешуй, было усиление соматической чувствительности. Вполне понятно, что соматосенсорная механорецепция необходима в условиях контактных взаимодействий с окружающей средой и представителями своего вида. При возможности воспользоваться зрением таких проблем обычно не возникает. Следовательно, щетинковая чешуя возникла и сформировалась как рецепторная система в темноте лабиринтов. В этом случае роль соматической чувствительности высока, как ни в каком другом месте.

Новая и высокочувствительная система кожной рецепции, усиленная длинными щетинками, потребовала и совершенного аналитического аппарата. Специализированным центром обработки столь сложной механосенсорной информации от всего тела стал неокортекс. Именно по этой причине мы видим даже у самых примитивных млекопитающих очень крупные соматосенсорные поля, прекрасно сохранившиеся у человека. В условиях отсутствия света механосенсорная система, максимально удалённая от тела животного, давала дополнительные шансы на выживание. Надо отметить, что кожная соматическая чувствительность топологически представлена в крыше среднего мозга рептилий. Это говорит о дублировании гомологичных функций в неокортексе (Савельев, 2001, 2005б). Вполне понятно, что такое приобретение, как волосообразные щетинки, пригодилось и для решения других проблем, которые не заставили себя долго ждать.

Рецепторная система удлинённых выростов покровов проста и понятна. Любая щетинка или волос является длинным механическим рычагом, повышающим чувствительность нервных окончаний в своём основании. Возле волосяного фолликула оканчиваются свободные нервные окончания, которые воспринимают охлаждение, нагревание, боль, зуд и механорецепцию. Адаптация этих сенсорных модальностей очень медленная, что даёт возможность животному быть всегда настороже. Вокруг волосяного фолликула обычно формируется спиралевидное нервное волокно, позволяющее почувствовать лёгкое прикосновение и вибрацию. По сути дела, это очень чувствительный детектор скорости, обладающий быстрой адаптацией.

Все сигналы передаются в спинной мозг и по восходящим задним, или дорсальным столбам спинного мозга поступают в ствол мозга, таламус и кору. Необходимо уточнить, что задние восходящие столбы впер-

вые в эволюции появляются только у рептилий, а становятся ключевым сенсомоторным путём уже у млекопитающих. В мозге млекопитающих рецепторная соматическая система формирует уникальное топографическое представительство. Это означает, что все участки поверхности тела представлены определённой зоной коры. Наиболее функционально важные функции контролируются специализированными полями. Так, каждая вибрисса на усатой мордочке мыши представлена в коре небольшим полем нейронов, которые обрабатывают её механорецепторные сигналы. Аналогичным образом в коре локализованы не только пальцы лапки енота, но и все подушечки на каждом пальце. Из приведённых примеров понятно, что сенсорная информация имеет для млекопитающих огромное биологическое значение. Этот вывод подтверждается появлением у млекопитающих парных полушарий мозжечка, которые участвуют в соматосенсорном анализе поступающей информации.

Судя по всему, лабиринтные системы происхождения наземных позвоночных не всегда были тропическим колизеем для эволюционных битв. По-видимому, со временем, часть лабиринтных мест обитания будущих млекопитающих оказывалась в довольно прохладных регионах с выраженной сменой сезонов. Холодные зимние сезоны возникли постепенно, что позволило произойти отбору предковых форм как по теплокровности, так и по наличию полезных дериватов, сохраняющих тепло. Если у рептилий основное хранилище драгоценного метаболического жира спрятано в хвосте, то у млекопитающих он распределён в подкожной клетчатке. При этом интенсивность обмена у рептилий ниже, а теплопроводность выше, чем у млекопитающих сравнимых размеров. Распределённый под кожей жир выполняет функции термоизолятора, инструмента защиты и запасных пищевых ресурсов. Следует отметить, что у млекопитающих, в отличие от рептилий, появляется особая активная ткань — бурый жир. Бурый жир присутствует у большинства детёнышей млекопитающих и у всех зимнеспящих животных. Его количество может достигать у новорождённых 4–5% массы тела. Основным свойством бурого жира является высокая теплопродукция, которая обусловлена его чувствительностью к выработке норадреналина. Термогенная реакция прямо пропорциональна количеству бурого жира, находящегося в организме. Бурый жир окисляется и вырабатывает тепло как под действием норадреналина, так и под влиянием симпатических нервных окончаний. По этой причине холодовая дрожь может запускаться нервными реакциями, что останавливает охлаждение животного.

В лабиринтах с сезонным охлаждением наличие щетинкового, а затем и волосяного покрова стало играть большую практическую роль. Гомойотермные (с постоянной температурой тела) животные сохраняют

активность круглый год и получают дополнительные пищевые преимущества. Дело в том, что в холодный период года пойкилотермные (с непостоянной температурой тела) насекомые, амфибии и рептилии являются прекрасной консервированной пищей. Необходимо только научиться её эффективно отыскивать. Лабиринтные системы представляли чудесную среду для переживания холодных сезонов в состоянии анабиоза. Укромные места зимовок всегда были в большом недостатке, что делало лабиринты привлекательными укрытиями для холодолюбивых. Спрятавшиеся в лабиринтах животные прекрасно сохранялись, а развитое обоняние эндотермных (умевших поддерживать температуру тела за счёт внутренних источников) млекопитающих гарантировало успешность поисков естественных консервов. Иначе говоря, неокортикальная аналитическая система оказалась очень востребована для поиска пищи, что вновь послужило поводом для её эволюционного развития. Вполне понятно, что сложный поиск пищи, половых партнёров и холодные сезоны изменили метаболизм и стратегии размножения будущих млекопитающих. Уменьшение числа потомков в сочетании с постоянной заботой об их выживании привело к внутриутробному развитию плодов и выкармливанию детёнышей молоком.

Приобретение млекопитающими гомойотермности стало не только результатом перераспределения подкожного жира и появления волос. Эти внешние анатомические изменения сопровождались глубокими перестройками головного мозга. Центр терморегуляции позвоночных находится в гипоталамусе. Он координирует периферические рефлексy и активирует гормональную стимуляцию метаболизма ещё до понижения температуры. А раз так, то похолодание надо бы как-то предсказать. По этой причине архаичные, но проницательные млекопитающие выживали, а бестолковые сами становились изысканной закуской для каннибалов. Надо отметить, что ресурсы адаптации к понижению температуры у больших животных меньше, чем у маленьких. Так, кошка теряет сознание при температуре гипоталамуса 25–27 °С, а последние рефлексy исчезают при 16 °С. Крыса поустойчивее и прекращает движения при температуре гипоталамуса 21 °С, а сердце останавливается при 8 °С. При этом постепенная акклиматизация к холоду заметно понижает указанные пороги выживаемости у гомойотермных животных. Эти данные объясняют мелкие размеры архаичных млекопитающих и подтверждают предположение о возможности эволюции в холодных лабиринтах.

В таких условиях естественный отбор прекрасно сказывался на эволюции мозга, размножая наблюдательных и сообразительных и навсегда усыпляя простодушных балбесов. На существование эпохи холодового лабиринтного отбора указывают исключительно вытянутые черепа

и удлинённые носы древних млекопитающих. В специальных работах давно доказано, что у животных с длинным носовым ходом конденсация влаги и поверхностный теплообмен позволяют сохранять воду и тепло при дыхании (Jackson, Schmidt-Nielsen, 1964). Кроме того, теплокровность привела к метаболическим изменениям. Они заключаются в появлении норадреналинового калоригенного воздействия, которое сочетается с повышением активности щитовидной железы и через гипофиз стимулирует выработку адренокортикотропного гормона коры надпочечников.

Необходимо подчеркнуть, что в связи с гомойотермностью млекопитающих появились и специальные терморцепторные системы и аналитические церебральные центры. Постепенно в коже и сосудах сформировались тепловые и холодовые рецепторы. Первые работают в температурном диапазоне от 20 до 48 °С, а вторые — от 10 до 40 °С. Информация передаётся в мозг при помощи увеличения частоты разрядов. Однако и сама центральная нервная система млекопитающих способна воспринимать перепады температуры. У грызунов, копытных, хищных и приматов в прямых экспериментах обнаружена способность воспринимать температурные изменения спинным мозгом, задней частью гипоталамуса и супрахиазматическим ядром. Это означает, что при возникновении млекопитающих роль терморегуляции была так высока, что специализации подверглись даже консервативные центры спинного и промежуточного мозга.

Холодовая или сезонная эпоха эволюции млекопитающих привела к заметным морфологическим изменениям. В таких условиях различных соматических придатков становится меньше, ноги короче, метаболизм выше, а детёнышей меньше. Следы существования описанной среды подтверждаются и в индивидуальном развитии грызунов. Так, новорождённые лабораторные мышата пойкилотермны, а мелкие дикие виды сохраняют это состояние до недели после рождения. Наиболее примитивные однополовые млекопитающие обладают неустойчивой гомойотермностью. При температуре воздуха 5 °С ехидна снижает температуру тела до 5,7 °С и впадает в оцепенение на срок до 10 дней. Это показывает примерный механизм борьбы архаичных млекопитающих с кратковременным переохлаждением.

Следовательно, млекопитающие выжили в сезонных лабиринтах, приобретя много соматических и церебральных приспособлений. Обобщённый образ такого замечательного животного будет иметь много сходств с современным тенреком, если его немного вытянуть в длину, для удобства обитания в норах. Нам больше всего подходит лохматенькое крысовидное всеядное существо с вытянутой мордочкой,

короткими лапками, развитым обонянием, прекрасной соматической чувствительностью и слабым зрением. На появление такого существа ушло несколько десятков миллионов лет, следы которых отчасти сохранились в палеонтологической летописи. В настоящее время известно довольно немного останков представителей архаичных млекопитающих, похожих на наше гипотетическое существо.

Наиболее древними представителями млекопитающих можно считать мегазостродона (*Megazostrodon*) и трилодонта (*Tritylodon longaevus*). Эти архаичные триасовые существа возрастом от 240 до 212 млн лет очень похожи на современных насекомоядных или грызунов. Мегазостродон из Южной Африки был размером около 13 см, а трилодонт мог достигать метровой длины (Watabe et al., 2007; Ruta et al., 2013; Matsuoka et al., 2016; Averianov et al., 2017). Оба млекопитающих полностью соответствуют нашим представлениям об удлинённых норно-лабиринтных существах с развитым обонянием, короткими конечностями и неважным зрением. За последующие 150–160 млн лет внешний вид нашего дальнего родственника менялся мало. Находки хищных триконодонтов (*Triconodontia*) из поздней юры, альфадона (*Alphadon*) из Северной Америки и азиатской землеройки заламбадестеса (*Zalambadestes*), датируемые поздним мелом, подтверждают высказанную выше идею о преимущественно внутренних, а не внешних морфологических преобразованиях будущих плацентарных млекопитающих. За несколько десятков миллионов лет произошли события, приведшие к формированию стратифицированного неокортекса переднего мозга, теплокровности, плацентарному развитию, кормлению детёнышей молоком и развитию способности к индивидуальному научению (Kermack D., Kermack K., 1984; Matsuoka et al., 2016). Тем не менее только триконодонты (*Megazostrodon*) из позднего триаса могут считаться древними, но вполне сложившимися млекопитающими.

Попробуем оценить изменения нервной системы, приведшие к длительному процветанию триконодонтов. Карбоновые предки млекопитающих обладали качествами, свойственными большинству рептилий того периода. Для того чтобы стать млекопитающими, им надо было оказаться в такой среде, где их морфофункциональные особенности дали бы максимальные биологические преимущества.

Большинство современных млекопитающих обладают развитым обонянием. Оно вторично утрачено у зубатых китов и мало используется хоботными, летучими мышами и приматами. В остальных случаях млекопитающие широко используют как основной орган обоняния, так и вомероназальную систему. Для наиболее примитивных млекопитающих обоняние играет ведущую роль, а представительство хеморецепторных

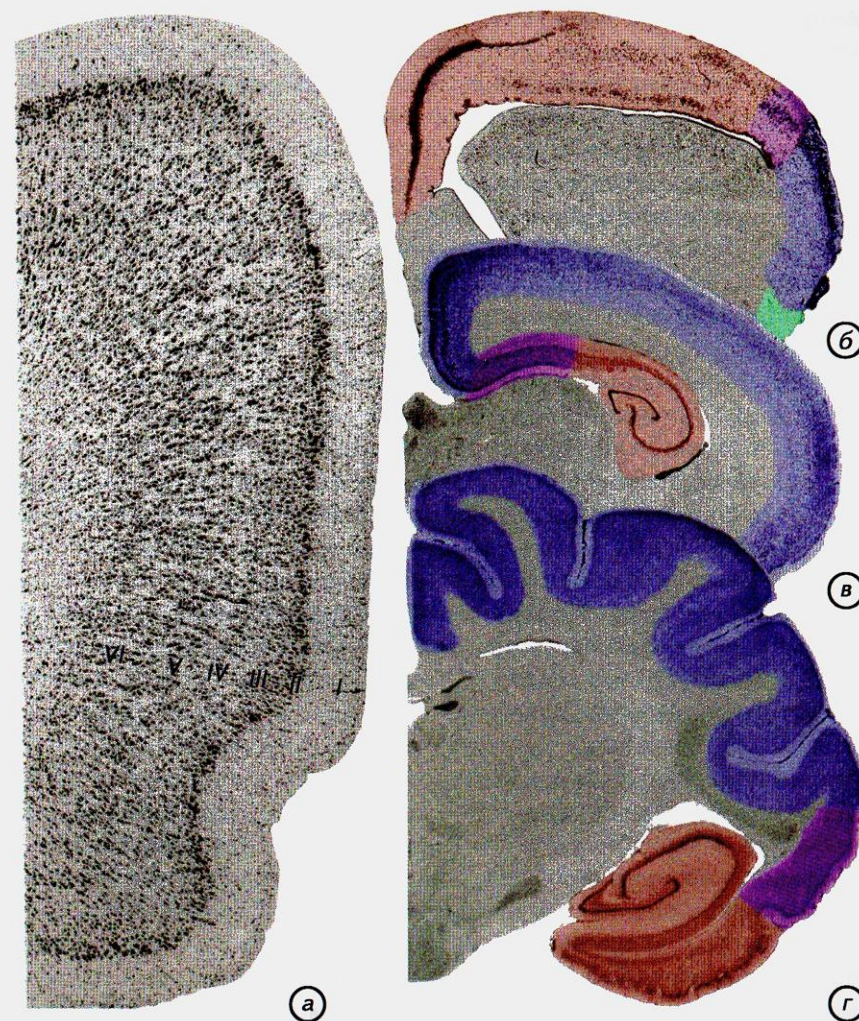


Рис. 3. Гистологическая организация неокортекса (а) и правого полушария переднего мозга рептилий и млекопитающих (б–г).

а — фрагмент неокортекса медведя (*Ursus arctos*); б — прыткая ящерица (*Lacerta agilis*); в — бобр (*Castor fiber*); г — чёрный хорёк (*Mustela putorius*). Зачаток неокортекса рептилий сложился как центр обработки обонятельных сигналов. У млекопитающих кора полушарий стала основной анатомической структурой мозга и ведущей анализаторно-ассоциативной системой. Синим цветом отмечен неокортекс, красным — архикортекс, зелёным и фиолетовым — переходные области коры.

центров в переднем мозге может превышать все остальные структуры, вместе взятые. Очевидно, что в лабиринтной среде обоняние играло у млекопитающих основную роль. Это послужило причиной преимущественного развития полушарий переднего мозга. Следствием интеграции сенсорной информации от обонятельной системы с сенсомоторными центрами и другими анализаторами стал передний мозг. Парные полушария млекопитающих по объёму обычно больше других структур нервной системы, какой бы специализацией ни обладал конкретный вид *рис. 2* .

Становление обоняния и переднего мозга стало первым крупным неврологическим событием в истории этой группы. Можно допустить, что предки млекопитающих использовали обоняние в качестве ведущей системы афферентации. В каких условиях это могло произойти? Очевидная ситуация — ночная активность архаичных млекопитающих, но для ночной охоты можно успешно применять слух, зрение, осязание и терморецепторы. В лабиринтной среде предки млекопитающих использовали обоняние, хотя и остальные органы чувств не подверглись существенной редукции. По-видимому, в очередной раз покидая лабиринтную среду обитания, триконодонты обладали мозгом, похожим на современных лиссэнцефальных представителей насекомоядных, грызунов и зайцеобразных *рис. 2* .

Развитый неокортекс триконодонтов позволял успешно заниматься поиском пищи и половых партнёров, ориентируясь в пространстве при помощи обоняния, развитой соматической чувствительности и слуха. Такова точка зрения большинства авторов, занимавшихся проблемами эволюции (Ułinski, 1986). На этом этапе эволюции архаичные млекопитающие стали интенсивно использовать корковое представительство всех анализаторов в неокортексе как место для интеграции получаемой информации о внешнем мире. На основании межкорковых связей в неокортексе сформировались специализированные области, которые не были связаны с конкретными анализаторами или сенсомоторными функциями. Эти поля занимались исключительно сравнением разнообразной информации, представляющей хоть какую-либо биологическую ценность. Для этих целей подходило всё, включая зрительную систему и цветное зрение, которое было почти бесполезно в лабиринтах, но стало важнейшим дистантным анализатором вне этой необычной среды обитания.

В таком состоянии архаичные млекопитающие пребывали довольно долго. Времени вполне хватило для создания интегративных связей между корковыми центрами полового обоняния, сенсорными системами и моторными областями других отделов мозга. На базе скромного кор-

кового зачатка рептилийной системы интеграции полового поведения возник новый центр принятия решений. В его задачи первоначально входило глубокое изменение стратегии поведения в период размножения, а затем и ассоциативное принятие решений в межрепродуктивный период.

Возникает вполне естественный вопрос о дальнейшей судьбе этих существ. Обычно предполагается, что мелкие предки млекопитающих по ночам вынюхивали свою добычу в подстилке лесов, а днём скрывались в норах или среди корней деревьев. Это вполне справедливое предположение, хотя оно объясняет только возможность развития обоняния. Однако при таком образе жизни никаких дополнительных стимулов для развития неокортекса и тем более полушарий мозжечка обнаружить невозможно. Наоборот, сумеречные норные животные обладают более чем скромным мозжечком. Для решения проблемы появления полушарий мозжечка необходимо поставить ближайших потомков триконодонтов в необычную среду обитания. В этой среде должны были соблюдаться два условия. С одной стороны, должно быть востребовано умение быстро накапливать сложные моторные навыки, которые будут автоматически закрепляться в памяти. При этом новые двигательные алгоритмы должны довольно быстро переходить из неокортекса в какое-либо более надёжное и простое хранилище, где будет обеспечен их соматотопический анализ. С другой стороны, требуется наличие жестокости и бескомпромиссного естественного отбора, который смог бы отобрать животных с предполагаемыми свойствами мозга.

Следовательно, для быстрой эволюции сенсомоторных корковых центров и мозжечка требовалась невероятно сложная и довольно суровая трёхмерная среда, которая ранее позвоночным никогда не встречалась. В поисках таких условий эволюционирования млекопитающих значительную помощь может оказать анализ уже упоминавшейся рецепторной системы, которую трудно переоценить, — соматической чувствительности. Покровы млекопитающих приобрели удивительный набор механорецепторов разных типов. Они специализированы для восприятия различных видов вибраций, давления, прикосновения, нагревания и охлаждения. Почвенным обитателям столь разнообразные кожные рецепторы абсолютно не нужны, тем более что у современных норных млекопитающих редуцируется даже волосяной покров (голые землекопы).

По-видимому, рептилийные предки млекопитающих, покинув карбоновые завалы, переместились в кроны деревьев. Вертикальная «миграция» из плохо освещённых растительных буреломов в сумеречный мир крон деревьев выглядит вполне естественной. Этот переход не был

радикальным изменением биологии триконодонт. Быстрее всего они двигались из лабиринтов в кроны деревьев вслед за беспозвоночными, как основным источником пищи. Сохранилась аналогичная лабиринтам трёхмерная жизненная среда, но возросло значение уже хорошо развитого вестибулярного аппарата. Вполне вероятно, что переход из лабиринтов лесных завалов в крону деревьев происходил неоднократно, но с разными результатами. Только после появления первичной специализации головного мозга рептилий по обонятельному типу смогли сложиться необходимые предпосылки для формирования «древесной» группы архаичных млекопитающих. В сумеречных кронах деревьев необходимы именно те нейросенсорные, аналитические и репродуктивные приобретения, которые известны у современных млекопитающих. Жизнь макросматиков в кронах деревьев практически исключала размножение в гнёздах или дуплах. Для небольших животных с развитым обонянием чужая кладка яиц была и остаётся идеальной и доступной пищей, поэтому доставшееся от лабиринтного периода эволюции живорождение получило дальнейшее развитие. В пространстве крон деревьев уязвимость потомства всегда выше, чем в укромных лабиринтах. Эти условия вынуждают максимально продлевать защищённый период внутриутробного развития эмбриона. Дополнительные преимущества живорождения максимально сформированных потомков были связаны с возможностью масштабных миграций, которые не затрудняли размножение. Мать перемещалась за пищей вместе с детёнышем, что повышало вероятность их выживания.

Наиболее простой способ увеличения продолжительности внутриутробного развития связан с отказом от питания эмбриона за счёт желтка. Запасы желтка нельзя бесконечно увеличивать в матке. Намного эффективнее использовать простой диффузионный обмен кислорода, воды и метаболитов между стенкой желточного мешка и маткой. По-видимому, этим способом и была решена проблема внутриутробного развития архаичных млекопитающих. Древесные предки млекопитающих были весьма некрупными животными. Это позволяло им при помощи желтковой плаценты дорастивать эмбрионы до вполне жизнеспособных размеров. Похожую репродуктивную стратегию используют современные сумчатые. Однако их желтковая плацента позволяет вырастить только небольшой эмбрион, который надо переводить в сумку с молочными железами. Поскольку архаичные млекопитающие были небольшими, необходимость в сумочном дорастивании эмбрионов, наверное, отсутствовала. Только с увеличением размеров животных могли возникнуть трудности с выращиванием крупных зародышей. Низшие звери решили этот вопрос при помощи сумки, а высшие млекопитающие — при помощи сложной плаценты (Jameson, 1988).

Следовательно, исходя из конструкции мозга, строения соматосенсорной системы и стратегии размножения можно допустить, что триконоднты или похожие на них существа могли перейти от обитания в лабиринтах к жизни в кронах деревьев. В кронах деревьев нагрузка на вестибулярный аппарат в несколько раз выше, чем даже в водной трёхмерной среде. Если рыба и совершает ошибочное движение при плавании, то это не приводит к фатальным последствиям. Опора на воду сохраняется в любой ситуации и позволяет исправить моторную ошибку. Для первичноводных позвоночных требования к сенсомоторной системе намного менее критичны, чем для животных, обитающих на ветвях деревьев и не умеющих летать. Сенсомоторные ошибки в кронах могут приводить к фатальным последствиям. Гравитация планеты стала жестоким экзаменатором для предков млекопитающих, переместившихся из древесных лабиринтов в верхний ярус леса. Она наложила ограничение и на размер тела предков млекопитающих. Большие животные просто не могли бы пережить ошибок становления совершенного вестибулярного аппарата и сенсомоторной системы. Падение крупных животных со значительной высоты почти всегда приводит к гибели или некомпенсируемым повреждениям, поэтому линейный размер предков млекопитающих не мог превышать нескольких десятков сантиметров. Небольшое и подвижное животное должно было быстро приобрести не только совершенный вестибулярный аппарат, но и развитую соматическую чувствительность. Этот сенсорный комплекс параллельно и очень широко представлен в полушариях мозжечка и неокортексе млекопитающих.

На древесный период эволюции триконодонт указывает многообразие рецепторов покровов, приспособленных к различным типам вибрации. Разнообразные и специализированные вибрационные рецепторы кожи были бы абсолютно не нужны, если бы предки позвоночных искали добычу на земле и в подстилке из опавших листьев. Наоборот, ветви и стволы деревьев идеально передают любые колебания, которые могут содержать информацию о добыче, животном противоположного пола или о приближении опасного хищника. Такие сигналы надо было научиться отличать от безопасных колебаний самих деревьев. На первом этапе эволюции рептилийных предков млекопитающих в лабиринтной среде чувствительность механорецепторов покровов могла быть далеко не столь совершенной, как у современных животных. Этот недостаток был компенсирован развитием специализированных чувствительных образований. Однако такие сложные капсулированные рецепторы, как тельца Руффини, Пачини, Мейсснера или концевые колбы Краузе, не могли возникнуть мгновенно для выполнения своих специализированных функций. Для их становления потребовалось много времени и биологическая востребованность.

Уже упомянутый первый этап развития соматической чувствительности происходил ещё в лабиринтной среде, где были использованы хорошо развитые у всех позвоночных свободные нервные окончания. Вместе с тем они обладают ограниченными сенсорными возможностями, поэтому простое увеличение количества свободных нервных окончаний в дерме не смогло бы решить сложных соматосенсорных проблем при переходе к обитанию в древесных кронах. Повышение соматической чувствительности было обеспечено с помощью волос, ставших своеобразными усилителями механических сигналов ещё в лабиринтной среде. Действительно, проще всего усилить механический сигнал, создав неравноплечий архимедов рычаг: длинное плечо станет механическим детектором, а короткое — ассоциированным со свободным нервным окончанием рецептором (Spearman, Riley, 1980).

Понятно, что чувствительность такой системы будет определяться формой, размером и массой рычага, его жёсткостью и чувствительностью нервного окончания. Если подобных рецепторов много, то дифференцированность соматической информации по направлению, силе и частоте будет гарантирована. Как было описано выше, развитие такой щетинковой рецепторной системы привело к возникновению рецепторного волосяного покрова. При изменении климатических циклов лабиринтных систем он стал использоваться для сохранения тепла, что замаскировало его первичную функцию. На рецепторное происхождение указывает и развитие мышечного аппарата волос. Тонкая регуляция теплообмена может осуществляться многими физиологическими способами, но для динамического изменения чувствительности механорецепторов, оплетающих волосяную сумку, другого способа нет. По этой причине в случае опасности волосы многих животных рефлекторно поднимаются дыбом. Так рефлекторно увеличивается механочувствительность волосяного покрова в результате напряжения рецепторного «рычага».

В далёком прошлом напряжение рецепторных волосков повышало точность соматосенсорной информации, позволяя выбрать адекватную форму поведения в ответ на возникшую ситуацию. Судя по неврологическому обеспечению, этот механизм повышения соматической чувствительности возник задолго до триконодентов. Он сохранился до настоящего времени как произвольная реакция на любое неожиданное возбуждение. Следовательно, первичная соматическая чувствительность предков млекопитающих сложилась на основе свободных нервных окончаний, ассоциированных с рецепторным щетинковым, а затем и волосяным покровом. Косвенным свидетельством в пользу этой точки зрения является развитая иннервация стержней волос и волосяных фолликулов. У некоторых животных вокруг основания волоса может

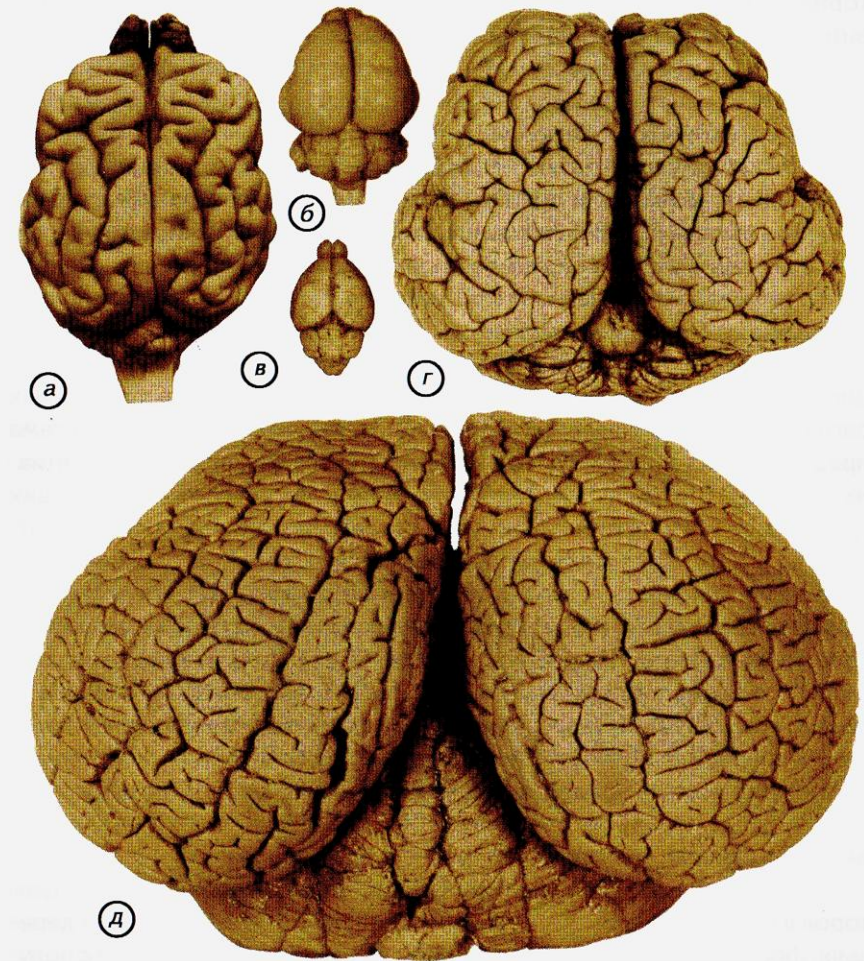


Рис. 4. Разнообразие строения головного мозга млекопитающих.

а — тигр (*Panthera tigris*); б — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*); в — каирская иглистая мышь (*Acomys cahirinus*); г — морж (*Odobenus rosmarus*); д — дельфин (*Tursiops truncatus*). В рамках общего архетипа головной мозг может быть вытянут как в ростокаудальном (тигр), так и в латеральном направлении (дельфин). Полушария мозжечка и переднего мозга всегда хорошо выражены. Последние могут обладать развитыми бороздами и извилинами (а, г, д) или быть лиссэнцефальными (б, в).

группироваться до 20 сенсорных нервных волокон. Эта механорецепторная система обладает самым низким порогом возбуждения и чувствительна к вибрациям частотой около 35 Гц.

Обеспечив повышение соматической чувствительности максимально примитивным способом, предки млекопитающих заложили фундамент для долговременной эволюции совершенных капсулированных рецепторов. Они станут эффективнее свободных нервных и ассоциированных окончаний только спустя миллионы лет. Побочным результатом становления первичной соматосенсорной системы стал примитивный волосяной покров. Его дальнейшее развитие уже как термоизоляционного слоя, по-видимому, началось ещё в лабиринтах, а завершилось у приматов только с появлением человека.

Вместе с периферическим чувствительным аппаратом развивались центральные механизмы анализа соматических и проприоцептивных сигналов. Именно соматическая чувствительность и моторная система представлены обширными полями в неокортексе наиболее примитивных лиссэнцефальных (лишённых борозд и извилин) млекопитающих  *рис. 5, 6*. По-видимому, необходимость развития коркового контроля за этими двумя системами стала одной из основных причин быстрого увеличения переднего мозга ещё в лабиринтах. На это указывает параллельное развитие неостриатума (базальных ядер) млекопитающих. Таких крупных специализированных новообразований в вентральной части переднего мозга у других позвоночных ранее не возникало (Reiner et al., 1984). Интересно отметить, что эти огромные ядерные центры обеспечивают обработку сенсомоторной и кинестетической информации, поступающей от других отделов головного мозга. Они избавляют сенсомоторную кору от контроля за произвольными движениями, но делают их очень точными и воспроизводимыми.

Параллельно с расширением представительства соматических рецепторов в неокортексе млекопитающих, перешедших к обитанию на деревьях, формировались опосредованные связи кожных рецепторов с полушариями мозжечка. Парные полушария мозжечка встречаются только у млекопитающих в связи с развитием феноменальной соматической чувствительности и координации сложных движений *рис. 2* . Такое развитие мозжечка не может быть связано ни с какими стандартными условиями в истории позвоночных до появления млекопитающих.

«Маммальный» мозжечок триконодентов сформировался всего за 30–40 млн лет. Причину его появления следует искать в кронах высоких деревьев, где от эффективности анализа соматических сигналов и координации движений тела зависит жизнь любого животного. У млекопитающих вся поверхность мозжечка занята сложно организованной корой, состоящей из специализированных нейронов. Каждая рецептор-

ная поверхность тела представлена строго определённым участком коры полушарий мозжечка. Соматотопическое представительство всего тела привело к тому, что площадь поверхности корковых структур мозжечка млекопитающих возросла в тысячи раз даже по сравнению с мозжечком рептилий  *рис. 5, 6*. Собственно говоря, в результате латерального расширения центрального представительства вторичных рецепторных проекций и появились парные полушария мозжечка.

Следствием развития межполушарных мозжечковых связей стало формирование моста заднего мозга млекопитающих, которого у рептилий и птиц нет. Причиной формирования моста была необходимость постоянного оперативного сравнения соматической информации, поступающей от правой и левой половины тела, и его постоянная моторная коррекция. Выживание архаичных млекопитающих в кронах деревьев непосредственно зависело от развития аналитического аппарата соматической, сенсомоторной и вестибулярной рецепции. Мозжечок стал своеобразным кинестетическим автоматом, который интегрировал соматические, сенсомоторные и вестибулярные сигналы. Выполняя эти функции, он позволял предкам млекопитающих неосознанно решать проблемы перемещения в сложной трёхмерной среде.

Необходимо отметить, что в кронах деревьев получило дальнейшее эволюционное развитие центральное представительство вестибулярной системы. Дело в том, что самыми архаичными образованиями, лежащими с обеих сторон червя мозжечка, являются не полушария, а флоккулы, или клочки *рис. 1, 2* . Оригинальное название клочка имеет небольшой парный боковой вырост мозжечка, куда приходят волокна от вестибулярной системы. Этот интегративный центр вестибулярной системы эволюционировал на протяжении многих миллионов лет. Его морфологические предшественники заметны даже у первичноводных животных. Это неудивительно, поскольку они обитали в трёхмерной среде, где вестибулярный аппарат играет очень большую роль. Вместе с тем даже у водных обитателей уровень развития вестибулярного представительства в мозжечке был ниже, чем у архаичных млекопитающих. О его развитии довольно легко судить, поскольку он частично окружён костными стенками, хорошо сохраняющимися в палеонтологической летописи. Максимального развития клочок мозжечка достигает у древних млекопитающих, но даже у низших приматов он становится вдвое больше. Клочок мозжечка как бы морфологически удваивается, что говорит о значительном расширении его функций.

Сложная трёхмерная среда потребовала от упрощённого зрения предков млекопитающих совершенно новых способов оценки окружающего пространства. Надо было не просто увидеть предмет, а предельно точно определить расстояние до него и оценить его свойства. Ошибочная

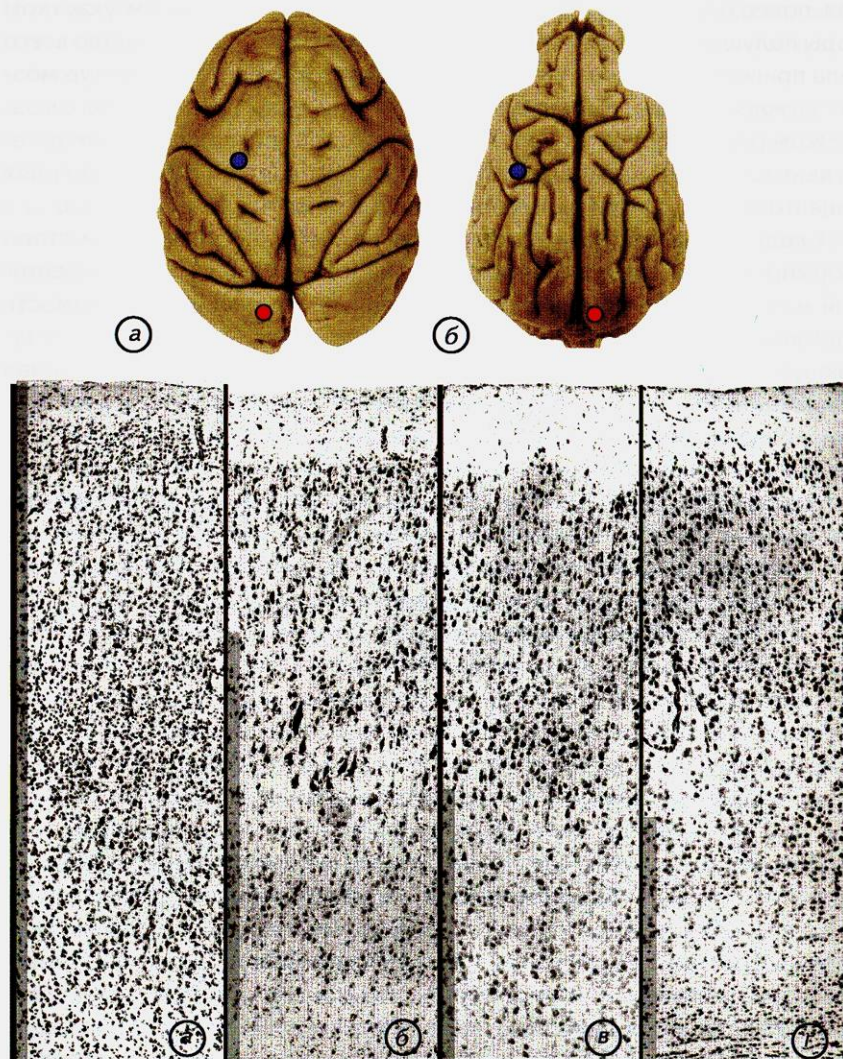


Рис. 5. Головной мозг и цитоархитектоника моторной области неокортекса (синяя метка) макаки резуса (*Macaca rhesus*, а), домашней собаки (*Canis lupus familiaris*, б), кролика (*Oryctolagus cuniculus*, в) и морской свинки (*Cavia porcellus*, г).

Несмотря на сходство двигательных функций, хорошо заметны различия в размерах и плотности расположения клеток, выраженности слоёв, количестве нейронов и окружающей их нейроглии. У приматов неокортекс шире, а нейронов намного больше, чем у грызунов и хищников.

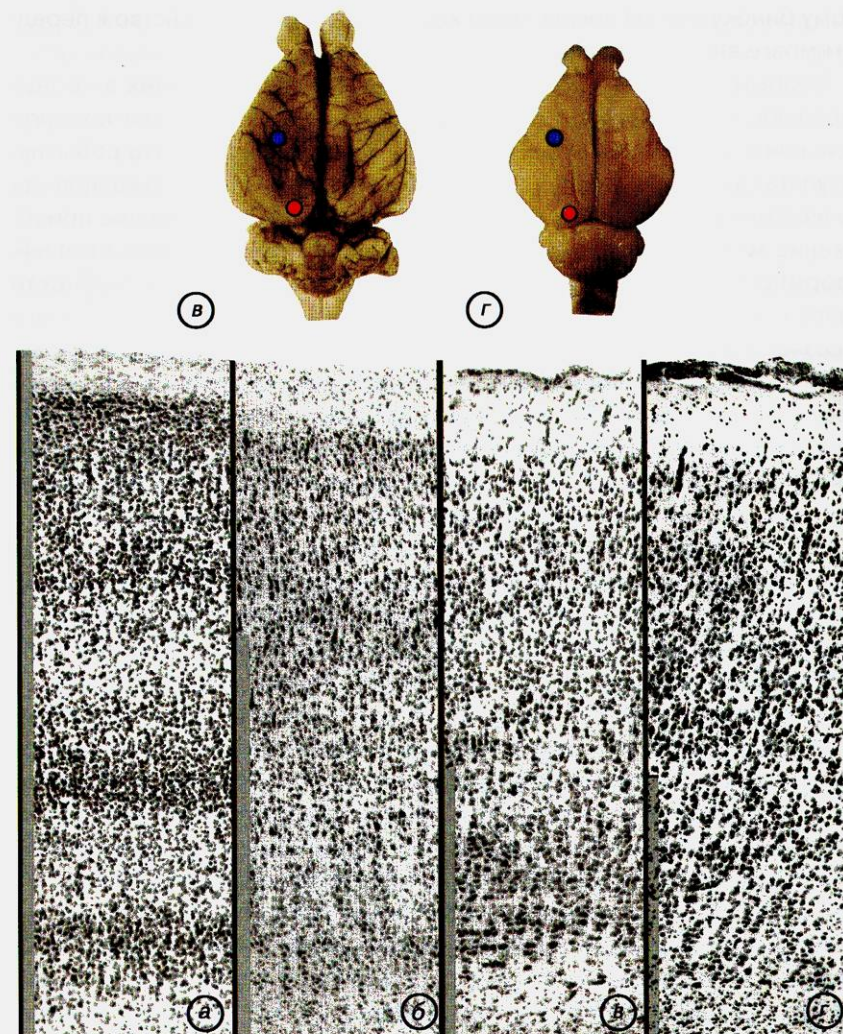


Рис. 6. Головной мозг и цитоархитектоника первичного зрительного поля (17) неокортекса (красная метка). Обозначения те же, что на рис. 5.

На срезах неокортекса видны различия в размерах и плотности расположения клеток, выраженности слоёв, количестве нейронов и окружающей их нейроглии. У приматов неокортекс намного шире и имеет чёткое разделение IV слоя на 3 подслоя, что и дало название слоистой зрительной коре — *area striata*. Серые метки показывают реальную толщину коры, красные и синие — расположение зон мозга, из которых сделаны срезы.

оценка расстояния до ветки в кроне деревьев обычно стоит жизни, поэтому бинокулярное зрение и его корковое представительство в переднем мозге вполне оправданны.

Особым достижением мозга млекопитающих, обитавших в кронах деревьев, стала способность к прогнозированию, зачатки которой появились ещё у архаичных рептилий. Умение предугадать событие, результат движения, последствия охоты или внутривидового конфликта отличает и современных млекопитающих. Это неврологическое приобретение млекопитающих основано на переизбытке нейронов и связей, сформировавшихся в неокортексе. Видоспецифичные способности мозга млекопитающих весьма различны. Обладатели примитивного лиссэнцефального мозга обычно пользуются инстинктивно-гормональными способами принятия решений, а удачливые владельцы сложного и большого мозга адаптируют индивидуальный опыт к решению повседневных задач. По этой причине мы видим значительные видовые различия как в толщине шестислойной коры, так и в клеточном составе специфической организации слоёв неокортекса *рис. 5, 6* .

Иначе говоря, неокортекс стал своеобразной надстройкой над всей существовавшей до его появления нервной системой. Действительно, у рептилийных предков уже существовали прекрасно развитые зрительные, слуховые, вестибулярные, соматосенсорные и двигательные центры мозга. Казалось бы, этого вполне достаточно для эффективного управления организмом. Однако необходимость интеграции репродуктивного поведения, опосредованного обонянием, привела к формированию неокортекса. Новая нейроморфологическая структура оказалась не просто ещё одним мозговым представительством органа чувств, а интегративным центром с огромным потенциалом к увеличению размеров. Эти возможности даёт слоистая структура расположения нейронов в неокортексе. Морфофункциональная стратификация нейронов всегда появляется в эволюции, когда возникает необходимость в обработке сложной информации. Так, у карпообразных представительство блуждающего (X) нерва формирует слоистые структуры в заднем мозге. У амфибий и рептилий в крыше среднего мозга возникает от 10 до 17 специализированных слоёв нейронов, а в грибовидных телах головных ганглиев насекомых такие структуры могут достигать ещё большей сложности. Попробуем разобраться в причинах возникновения слоистых нейрональных образований для решения наиболее сложных поведенческих задач. Слоистые, или стратифицированные образования имеют одно крайне важное эволюционное преимущество по сравнению с любыми анаморфными комплексами расположения тел нейронов ядерного типа. Дело в том, что любой участок коры очень похож на

соседний, даже если они принадлежат к разным функциональным полям *рис. 5, 6* . Такое сходство заложено в вертикальной упорядоченности неокортекса, которая укладывается в его шестислойную конструкцию. Это единство плана строения в сочетании с высокой индивидуальной изменчивостью коры позволяет довольно быстро наращивать количество нейронов, вовлечённых в неврологическое обеспечение той или иной функции. Если отбор работает на выживание обладателей мозга с индивидуально увеличенными полями, то наследуется именно востребованная функция. При этом возрастание размеров мозга может происходить быстро за счёт простого увеличения числа нейронов и гирификации неокортекса.

О значительных преимуществах анатомического развития переднего мозга млекопитающих свидетельствует хорошо заметный полиморфизм строения *рис. 4* . Головной мозг млекопитающих может иметь массу от нескольких сотен миллиграмм до 12 кг. Эта огромная изменчивость по массе дополняется особенностями строения поверхности коры. С одной стороны, полушария могут быть лиссэнцефальными, как у насекомых, грызунов и зайцеобразных. С другой стороны, они могут быть покрыты бороздами и извилинами, как у копытных, хищных и приматов *рис. 4–6* . Вместе с тем извилины бывают развиты по-разному даже в пределах одного отряда. Мозг низших приматов практически лишён борозд и извилин, а у высших приматов они сходны с извилинами мозга человека. С увеличением размеров полушарий непосредственно связано появление мозолистого тела — обширной зоны волокон, соединяющих левое и правое полушария. Это образование свойственно мозгу высших млекопитающих, но отсутствует в мозге однопроходных и сумчатых.

Слоистые корковые образования могут практически бесконечно увеличивать свои размеры, повторяя уже сложившуюся локальную структуру *рис. 4–6* . Следствием становится возможность довольно быстрых адаптивных перестроек мозга. Как только возникает биологический смысл в отборе особей с определёнными свойствами, неокортекс предоставлял такую возможность. Этот феномен усиливается тем, что неокортекс архаичных млекопитающих был эволюционным новообразованием, а значит, и наиболее изменчивой частью мозга. Сочетание полиморфизма с возможностью быстро увеличивать число клеток, вовлечённых в нужную функцию, дало неокортексу видимые сегодня у млекопитающих преимущества.

Надо отметить, что неокортекс оказался в привилегированной ситуации. Он практически не выполняет никаких автоматических функций по управлению организмом. Их вместо него осуществляют подкорковые

структуры, которые достались млекопитающим от рептилий. Самым простейшим примером являются важнейшие двигательные функции. Они отлично осуществляются у рыб, амфибий и рептилий без какого-либо участия стратифицированного неокортекса. Тем не менее в коре больших полушарий млекопитающих двигательные центры мозжечка и ствола мозга очень широко представлены. Более того, даже у насекомых и сумчатых прослеживается соматотопическое представительство сенсомоторных функций в коре. Это означает, что как двигательный, так и сенсорный компонент каждого мышечного комплекса представлен собственным небольшим участком в коре. Попробуем разобраться в этих странных механизмах дублирования одинаковых функций. Дело в том, что автономные функции движения контролируются древними центрами, лежащими на уровне спинного мозга, ствола, мозжечка, ядер и крыши среднего мозга. Зато произвольные движения уже находятся под контролем коры. Млекопитающие контролируют осмысленные произвольные движения тела при помощи развитого неокортекса, что делает их точными и наиболее эффективными. Точность произвольных движений, осознанный анализ зрительных, слуховых и соматосенсорных сигналов дали млекопитающим колоссальное биологическое преимущество. Дополнительные адаптивные возможности заложены в конструкции полушарий переднего мозга, которые построены на локализации функций и специализированной стратификации неокортекса.



1.2. Общий план строения мозга приматов

На заре своего формирования приматы приобретали весьма выгодные для обитания в лесу качества. Эта переходная среда стала первой, но далеко не последней в естественной истории происхождения мозга человека. Она способствовала нескольким глубоким изменениям в нервной системе, ограничившим дальнейший эволюционный путь приматов довольно жесткими структурными рамками. Архаичные обезьяны были специализированной древесной группой млекопитающих, обречённой на скромную роль в биоценозе планеты. Адаптация к жизни на деревьях привела не только к неврологическим приобретениям, но и к потерям. Для реконструкции основных эволюционных тенденций становления приматов следует рассмотреть особенности строения мозга и основных органов чувств при древесно-наземном образе жизни.

В кронах деревьев доминируют животные, обладающие хорошим зрением, слухом, высокочастотной эхолокацией, соматической чувствительностью и развитым вестибулярным аппаратом. Многие лесные обитатели умеют летать, планировать или лазить по ветвям. Приматы не летают и не способны к эхолокации, как летучие мыши. Обезьяны передвигаются в кроне деревьев при помощи универсальных конечностей и используют относительно небольшой набор специализированных органов чувств. Все приматы отличаются хорошим бинокулярным зрением, прекрасным вестибулярным аппаратом и развитой соматической чувствительностью. Эти сенсорные приобретения компенсируют посредственный слух и плохое обоняние. Вместе с тем всех приматов объединяет относительно крупный мозг. Даже у лиссэнцефальных видов (с гладким, а не гирифицированным мозгом) полушария переднего мозга закрывают практически все базальные отделы мозга и мозжечок

рис. 7.

Линейные размеры и масса мозга приматов изменяются в широких пределах (табл. 1). Максимальной массой мозга обладают гориллы и человек, а минимальной — мышинный микроцебус (его мозг в 200–250 раз меньше, чем у шимпанзе и гориллы). Такая внутриотрядная изменчивость массы мозга в сочетании с различными масштабами гирификации позволяет довольно подробно реконструировать основные этапы эволюции головного мозга приматов. Сохранившиеся до нашего времени примитивные приматы являются в неврологическом отношении своеобразными «эволюционными консервами». Эти группы, безусловно, вторично специализированы, что отчасти маскирует первичное состояние их нервной системы. Однако любая специализация в рамках одной

Таблица 1. Масса мозга и тела приматов (по Stephan et al., 1981)

Вид	Масса тела, г	Масса мозга, г
<i>Microcebus murinus</i>	53,0	1,81
<i>Galago senegalensis</i>	161,0	4,43
<i>Tarsius spectrum</i>	175,0	4,65
<i>Loris tardigradus</i>	267,1	6,67
<i>Cheirogaleus major</i>	437,3	6,90
<i>Saguinus oedipus</i>	302,0	9,68
<i>Perodicticus potto</i>	932,8	13,23
<i>Callicebus moloch</i>	669,0	15,95
<i>Aotus trivirgatus</i>	706,5	16,69
<i>Lemur catta</i>	1 780,3	21,99
<i>Saimiri sciureus</i>	446,6	22,12
<i>Lemur mongoz</i>	1 653,8	23,68
<i>Miopithecus talapoin</i>	1 040,3	39,70
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	2 203,5	44,05
<i>Cercopithecus aethiops</i>	3 226,6	67,69
<i>Macaca fascicularis</i>	4 332,8	69,72
<i>Cebus capucinus</i>	2 340,0	72,51
<i>Procolobus badius</i>	6 581,2	77,33
<i>Hylobates agilis</i>	5 890,0	90,20
<i>Macaca mulatta</i>	5 688,2	91,40
<i>Hylobates moloch</i>	5 915,1	93,37
<i>Erythrocebus patas</i>	5 350,0	97,33
<i>Cercocebus albigena</i>	7 064,3	99,76
<i>Hylobates lar</i>	5 698,4	102,16
<i>Macaca nemestrinus</i>	6 567,0	103,64
<i>Ateles geoffroyi</i>	7 944,8	108,98
<i>Hylobates syndactylus</i>	11 684,5	132,63
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	18 294,5	175,27
<i>Papio hamadryas hamadryas</i>	13 833,3	175,67
<i>Papio hamadryas anubis</i>	24 780,0	196,20
<i>Pongo pygmaeus</i>	52 140,4	346,46
<i>Pan troglodytes</i>	41 250,6	378,00
<i>Gorilla gorilla</i>	95 095,0	454,11
<i>Homo sapiens</i>	62 777,2	1 334,41

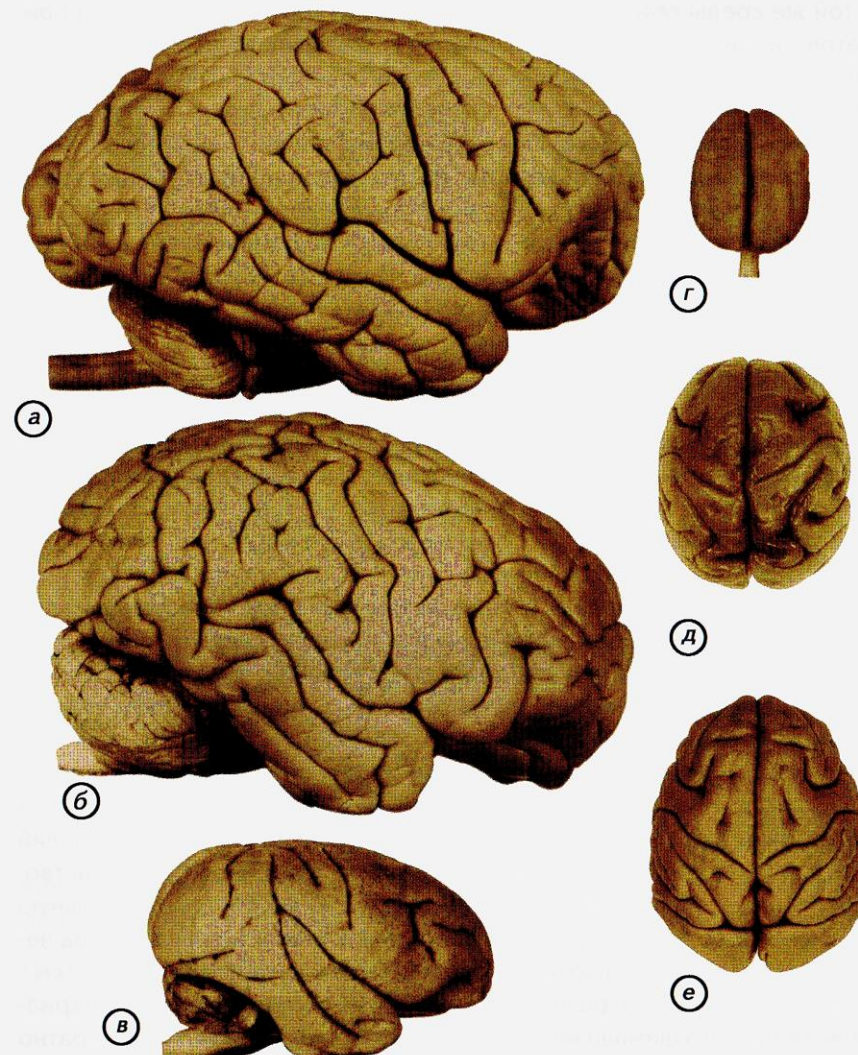


Рис. 7. Разнообразие строения латеральной и дорсальной поверхности головного мозга современных приматов.

а — орангутан (*Pongo pygmaeus pygmaeus*); б — шимпанзе (*Pan troglodytes*); в — капуцин белогорлый (*Cebus hypoleucus*); г — игрунка обыкновенная (*Callithrix jacchus*); д — павиан гамадрил (*Papio hamadryas*); е — макака резус (*Macaca rhesus*). Головному мозгу приматов свойствен широкий полиморфизм. Полушария переднего мозга могут обладать развитыми бороздами и извилинами или быть лиссэнцефальными.

и той же среды обитания не радикальна. Собственно говоря, для приматов, остановившихся в эволюционном развитии из-за глубокой специализации, ничего принципиального не случилось. Они продолжали обитать в кроне деревьев, иногда спускаясь на поверхность земли. Вся специализация свелась к выбору наиболее доступных источников питания и размножения. Вполне понятно, что каких-либо глубоких изменений в строении тела и биологии питания не произошло. Все случаи адаптаций приматов хорошо известны. Это длиннорукие гиббоны (*Hylobates lar*), с гипертрофированными глазами, ночная, или совиная, обезьяна (*Aotus trivirgatus*), потто (*Perodicticus potto*), с редуцированным вторым пальцем кисти. Такие изменения скелета и биологии, безусловно, значительны, но не требуют принципиальной перестройки мозга. Отделив от современной конструкции мозга особенности поздних специализаций, мы сможем вычленить следы древних эволюционных событий. Очевидным путём первичного рассмотрения нервной системы является анализ массы мозга приматов.

Приведённые в табл. 1 абсолютные данные о массе тела и мозга приматов отражают только отдельные случаи. Вполне понятно, что существует значительная половая и индивидуальная изменчивость размеров мозга и тела. Примером могут служить многочисленные соматологические исследования человекообразных обезьян. В ряде исследований головной мозг приматов не взвешивали, а измеряли объём черепа, поэтому многие данные существенно отличаются от средних величин. Специальные исследования, проведённые для стандартизации данных, показали, что масса мозговых оболочек у человекообразных обезьян может быть в пределах 19,7–32,1 г, что зависит от возраста и условий обитания животных. Мозговые желудочки и паутинное пространство, заполненное спинномозговой жидкостью, могут внести дополнительную ошибку от 9 до 14 г. Массу мозга легко вычислить, исходя из объёма черепа, если учесть, что плотность нервной ткани составляет 1,087 г/см³. С учётом возможных ошибок можно приблизительно оценить вариативность мозга шимпанзе, горилл и орангутанов, которую многократно исследовали разные авторы. К сожалению, данные по головному мозгу горилл и орангутанов весьма спорны, так как обычно достоверно неизвестно, с каким видом имел дело исследователь. Очевидно, сведения о мозге орангутанов в равной степени относятся к виду, обитающему как на острове Суматра (*Pongo pygmaeus abelii*), так и на острове Борнео (*Pongo pygmaeus pygmaeus*). Аналогичная ситуация сложилась и с гориллами. В старых работах не разделяли береговых (*Gorilla gorilla*) и горных горилл (*Gorilla gorilla beringei*), несколько различающихся размерами. Ещё меньше внятных сведений об анатомии восточной длин-

Таблица 2. Масса мозга человекообразных приматов (по данным разных авторов)

Вид	Масса мозга, г
<i>Pongo pygmaeus sp.</i>	300, 350, 354, 360, 377, 385, 435, 448, 500
<i>Pan troglodytes</i>	350, 355, 379, 393, 402, 415, 417, 442, 550
<i>Gorilla gorilla sp.</i>	400, 416, 438, 456, 472, 491, 503, 600, 771

ной гориллы (*Gorilla gorilla grauri et manyema*), хотя многие авторы выделяют её в самостоятельный подвид, обитающий в низменных местах излучины реки Конго и на севере озера Танганьика. В связи с этим масса мозга приматов даёт весьма относительное представление об индивидуальной изменчивости. В табл. 2 приведены достоверные результаты случаев взвешивания мозга и измерения объёмов черепа, переведённые в весовые показатели.

Надо отметить, что половые различия отмечают у всех приматов, а не только у человека. Многочисленные измерения ёмкости черепов высших приматов показали, что масса мозга самок существенно меньше, чем у самцов. Эти различия не полностью компенсируются меньшей массой тела самок и сохраняются неизменными в течение жизни (табл. 3).

Специфичность мозга приматов не исчерпывается масштабами гирификации и вариативностью размеров, тем более что излюбленный параметр эволюционной антропологии прошлого — степень гирификации, выглядит весьма сомнительно (Шевченко, 1971). В этом выводе легко убедиться, сравнив мозг дельфина с мозгом человека, шимпанзе или орангутана рис. 4. У дельфина, имеющего примерно равные с человеком размеры тела, борозд и извилин почти в 2 раза больше. К сожалению, это не свидетельствует об особом интеллекте, хотя дельфины

Таблица 3. Половые различия объёма черепа взрослых приматов (по данным разных авторов)

Вид	Объём черепа, см ³	
	самки	самцы
<i>Pongo pygmaeus sp.</i>	300, 335, 350, 354, 378, 395, 425, 472, 580	385, 390, 410, 433, 448, 478, 480, 500, 531
<i>Pan troglodytes</i>	350, 355, 370, 387, 425	382, 390, 410, 417, 442, 482, 550
<i>Gorilla gorilla sp.</i>	370, 385, 391, 400, 423, 438, 490	424, 491, 475, 503, 535, 600, 623

и являются одними из наиболее развитых млекопитающих. Число борозд и извилин не показывает интеллектуальные способности мозга. У тех же дельфинов кора в 2 раза тоньше, чем у приматов и человека, поэтому объём неокортекса у человека и дельфинов с равной массой тела примерно одинаков. Толщина неокортекса больших полушарий головного мозга приматов является очень полезным показателем, но бесполезным без других морфологических характеристик. Так, у бобра неокортекс в лобной доле почти вдвое превышает толщину коры человека и высших приматов. При этом мозг бобра не имеет ни одной извилины, а в поведении преобладают инстинкты (Савельев, 1998, 2001, 20056). Говоря о головном мозге приматов, следует придерживаться комплекса показателей, а не вырывать из общей структуры один-единственный признак. По отдельности все самые надёжные «человеческие» признаки мозга приматов превзойдены грызунами, дельфинами, летучими мышами и кошками, поэтому имеет смысл не увлекаться поисками уникальных свойств приматов, а обратить внимание на интегральные особенности их головного мозга.

Общая для всех приматов характеристика — развитие новой коры, или неокортекса. Как говорилось выше, новая кора увеличивается у приматов до таких размеров, что закрывает мозжечок *рис. 7*. У других млекопитающих неокортекс намного меньше *рис. 4*. Увеличению мозга в отряде приматов соответствует и рост площади поверхности всей коры полушария. Если у игрунки площадь поверхности полушария составляет 1 850 мм², то у человека — 78 000 мм². При этом давно отмечено, что с увеличением размеров мозга возрастает и масса белого вещества за счёт ассоциативных связей (Станкевич, 1960). Эта тривиальная закономерность в последнее время возбуждает необычный интерес исследователей эволюции мозга млекопитающих (Allman, 1990; Northcutt, Kaas, 1995). Тот факт, что белое вещество мозга млекопитающих увеличивается быстрее, чем объём серого вещества, никакого удивления не вызывает. Число связей между нейронами возрастает в несколько раз быстрее, чем количество тел нейронов. В связи с этим мозг человека и большинства приматов растёт после рождения. У исследованных приматов новые клетки после рождения не появляются, а объём мозга растёт в результате формирования связей между нейронами, увеличения размеров нейронов и глии, развития капиллярной сети и гидратации. Такое нарастание числа связей вместе с ростом мозга является нейробиологической закономерностью, но не абсолютным законом. На самом деле никаких конструктивных ограничений в увеличении размеров мозга приматов нет и никогда не было. Размеры мозга могут лимитироваться только уровнем общего метаболизма, который зависит от тем-

пературы тела, скорости кровотока и величины сосудистой сети в нервной системе. Если уровень метаболизма позволит, то мозг млекопитающего легко может достигнуть $1/15$ массы тела, что типично для мелких насекомоядных и грызунов (Савельев, 20056). Следовательно, реальных ограничений для увеличения размеров мозга приматов и человека в обозримом будущем не возникнет.

Особенности приматов проявляются на уровне анатомического строения больших полушарий переднего мозга. Если не учитывать борозды и извилины, мозг приматов и других млекопитающих различается только размерами и формой полушарий *рис. 4–6*. Однако даже в лиссэнцефальном мозге можно найти признаки, специфичные для отряда приматов. У приматов, как и у всех млекопитающих, обонятельный мозг отделён от неокортекса обонятельной, или ринальной бороздой *рис. 8*. У приматов эта борозда плохо заметна на вентральной поверхности мозга. Обонятельная борозда значительно уменьшается в относительных размерах в результате увеличения неокортекса и практически исчезает за выпячиванием полулунной извилины (*gyrus semilunaris*) височной доли. Такая вентральная экспансия височной доли неокортекса встречается в основном у приматов. Надо отметить, что только у орангутана, шимпанзе, гориллы и человека ринальная борозда становится недоступной непосредственному обзору с вентральной поверхности мозга.

Среди наиболее примитивных лиссэнцефальных родственных приматам групп отмечают тупай. В настоящее время тупай выделили в отдельный отряд *Scandentia*. Это было сделано для прекращения бесконечных споров о систематическом положении и родственных связях этой группы (Tattersall, 1984). Тупайеобразных (*Tupaiaidae*) в недавнем прошлом включали в отряд как приматов, так и насекомоядных. С приматами тупай сближает костный выступ на латеральном крае орбиты, что типично для всех современных приматов. Вместе с тем мозг у тупай и насекомоядных имеет очень сходные очертания, хотя на этом аналогия заканчивается. Тупайи не являются макросматиками, как большинство насекомоядных. Их обонятельные луковицы по отношению к величине мозга намного меньше, чем у крота, бурозубки или землеройки. Сравнение неокортекса тупайи и землеройки демонстрирует явные различия, хотя в обоих случаях мозг лиссэнцефален, а обонятельная борозда выходит на вентролатеральную поверхность мозга *рис. 8*. Плотность клеточных элементов и сложность организации отдельных неокортикальных слоёв у тупайи намного выше, чем у насекомоядных, а выявленные у них особенности строения неокортекса обычны для приматов. Различия в строении неокортекса тупай и насекомоядных

находятся на уровне отряда, а между тупайями и приматами — на уровне семейства. Это позволяет по нейроморфологическим признакам сблизить тупай с отрядом приматов.

Неокортекс занимает в полушариях переднего мозга у различных видов тупай разные площади поверхности. Перохвостые тупайи (*Ptilocercus lowii*) намного примитивнее малой тупайи (*Tupaia minor*) по уровню организации мозга (Clark, 1924, 1926). У малой тупайи в лобной области выделены двигательные поля 4 и 6. Гранулярные поля, отражающие существование ассоциативных зон, отсутствуют. Сенсомоторное поле 1 хорошо выражено и имеет ясный гранулярный слой. Височная область отделяется от теменных долей полем 22. У малой тупайи лучше всего выражены зрительные затылочные поля 17 и 18. Они граничат с теменным ассоциативным полем 7, являющимся основным аналитическим центром неокортекса тупайи. Тупайи обладают приматными чертами, что подтверждает развитие теменного ассоциативного центра, височных и затылочных долей. Наблюдение за поведением показало, что ведущими анализаторами у тупай являются зрение и слух, как у большинства приматов. Обоняние у них играет важную, но второстепенную роль. При решении интеллектуальных задач тупайи демонстрируют несомненное сходство с приматами, а не с насекомоядными или грызунами. По-видимому, тупай можно рассматривать как наиболее примитивных родственников архаичных приматов, отделившихся от основного эволюционного ствола на заре биологического обособления предков обезьян.

Неокортекс тупайи лиссэнцефален, а у большинства приматов образует борозды и извилины. Пространственная организация борозд и извилин настолько специфична, что получила собственное название — «приматный тип организации». Рассмотрим принципы гирификации мозга приматов и основные тенденции анатомической эволюции неокортекса. В качестве наглядного примера лучше всего использовать относительно просто устроенный мозг мартышки (*Cercopithecus callithricus*) и сложный мозг орангутана (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) (рис. 9–11). Особенности строения мозга приматов легко выявить у мартышки, а мозг орангутана является удобным объектом для дальнейших реконструкций архаичных антропоидов.

Самой примитивной и древней бороздой мозга приматов является ринальная борозда (sulcus rhinalis) (рис. 8). Она хорошо выражена у насекомоядных, грызунов, рукокрылых и тупай. Эта постоянная борозда присутствует у всех млекопитающих и ограничивает обонятельный мозг (rhinencephalon) от неокортекса. В гирифицированном мозге приматов эта борозда плохо заметна, хотя на медиальных сечениях

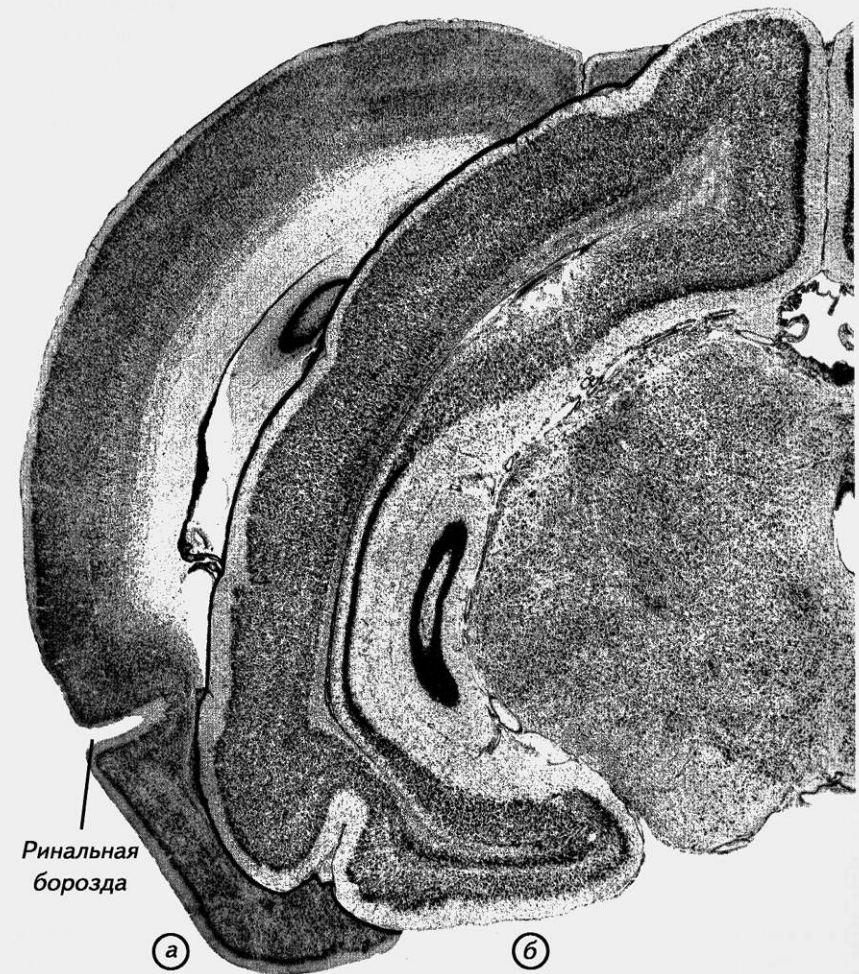


Рис. 8. Цитоархитектонические срезы через полушарие переднего мозга тупайи (*Tupaia minor*, а) и бурозубки (*Sorex araneus*, б).

Между лиссэнцефальным мозгом насекомоядных и самых примитивных приматов существует анатомическое сходство. В обоих случаях заметна только ринальная борозда, отделяющая неокортекс от аллокортекса. Основным отличием мозга приматов является цитоархитектоническое строение неокортекса. Количество клеток нейроглии и пространственная упорядоченность нервных элементов в неокортексе приматов сложнее, чем у других групп млекопитающих.

- 1 передняя центральная извилина..... *gyrus centralis anterior*
- 2 верхняя предцентральная борозда *sulcus precentralis superior*
- 3 нижняя предцентральная борозда *sulcus precentralis inferior*
- 4 средняя лобная извилина *gyrus frontalis medialis*
- 5 нижняя лобная борозда *sulcus frontalis inferior*
- 6 нижняя лобная извилина *gyrus frontalis inferior*
- 7 лобно-глазничная борозда *sulcus frontoorbitalis*
- 8 передняя нижнецентральная борозда *sulcus subcentralis anterior*
- 9 латеральная, или силвиева борозда *sulcus cerebri lateralis (Sylvii)*
- 10 верхняя височная извилина *gyrus temporalis superior*
- 11 верхняя височная борозда *sulcus temporalis superior*
- 12 средняя височная извилина *gyrus temporalis medialis*
- 13 нижняя затылочная борозда *sulcus occipitalis inferior*
- 14 затылочная доля (покрышка) *operculum occipitalis*
- 15 верхняя затылочная борозда *sulcus occipitalis superior*
- 16 «обезьянья» борозда *sulcus simialis*
- 17 угловая извилина *gyrus angularis*
- 18 надкраевая извилина *gyrus supramarginalis*
- 19 внутритеменная борозда *sulcus intraparietalis*
- 20 верхняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis superior*
- 21 нижняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis inferior*
- 22 постцентральная извилина *gyrus postcentralis*
- 23 центральная борозда *sulcus centralis*
- 24 верхняя лобная извилина *gyrus frontalis superior*
- 25 поясная борозда *sulcus cinguli*
- 26 поясная извилина *gyrus cinguli*
- 27 борозда мозолистого тела *sulcus corporis callosi*
- 28 вырезка поясной борозды *incisura sulcus cinguli*
- 29 подтеменная борозда *sulcus subparietalis*
- 30 предклинье *precuneus*
- 31 теменно-затылочная борозда *sulcus parietooccipitalis*
- 32 клин *cuneus*
- 33 верхняя ветвь (шпорной борозды) *ramus superior (sulcus calcarinus)*
- 34 нижняя ветвь (шпорной борозды) *ramus inferior (sulcus calcarinus)*
- 35 шпорная борозда *sulcus calcarinus*
- 36 зрительный бугор (таламус) *thalamus (opticus)*
- 37 затылочно-височная борозда *sulcus occipitotemporalis*
- 38 язычная борозда *sulcus lingualis*
- 39 ринальная борозда *sulcus rhinalis*
- 40 крючок гиппокампа *uncus hippocampi*
- 41 прямая извилина *gyrus rectus*
- 42 передняя борозда *sulcus rostralis*
- 43 колено мозолистого тела *genu corporis callosi*
- 44 прозрачная перегородка *septum pellucidum*
- 45 мозолистое тело *corpus callosum*
- 46 валик мозолистого тела *splenum corporis callosi*

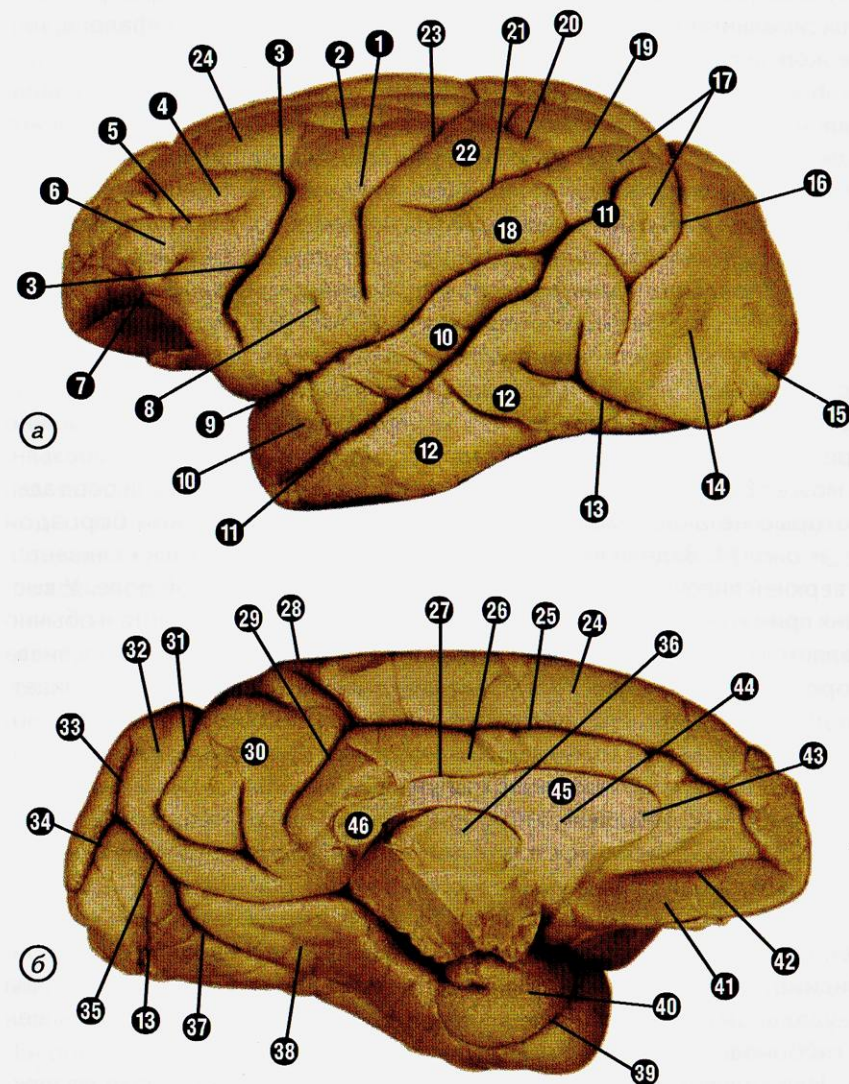


Рис. 9. Борозды и извилины на латеральной (а) и медиальной (б) поверхности головного мозга зелёной мартышки (*Cercopithecus callithricus*).

определяется как у мартышки, так и у орангутана *рис. 9*. Строение переднего мозга приматов связано с организацией обоняния и хорошо изучено (Филимонов, 1974). Наибольшие трудности и одновременно максимальный научный интерес вызывает область неонцефалона, или неокортекса, приматов.

Ключевым образованием полушарий приматов является латеральная, или сильвиева борозда *рис. 9*. Этой значимой борозды нет у лиссэнцефалов, но у игрунки она уже есть. В гирифицированном мозге приматов сильвиева борозда объединяет целый комплекс анатомических образований. Сильвиева борозда является ростродорсальным краем покрышки (*operculum*), закрывающей несколько извилин островка. Максимальное развитие островковой оперкуляризации достигается в мозге антропоморфных обезьян и человека. Сильвиева борозда выполняет также функцию анатомической границы: она отделяет вентральный край теменной доли от височной *рис. 11*. Восходящие передние ветви сильвиевой борозды хорошо выражены у человека, скромно представлены у высших приматов и отсутствуют у остальных обезьян. В мозге орангутана заметны две восходящие ветви сильвиевой борозды, которые не анастомозируют с нижней предцентральной бороздой *рис. 11*. Задняя ветвь сильвиевой борозды у мартышки сливается с верхней височной бороздой и заканчивается в теменной доле. У высших приматов задняя ветвь сильвиевой борозды сильно извита и обычно является границей между височной и теменной долями мозга. Сильвиева борозда у высших приматов и человека обычно каудально заканчивается двумя расходящимися ветвями: одна ветвь поднимается дорсально, а вторая опускается в направлении мозжечка. Дорсальная ветвь у орангутана завершается небольшой бифуркацией в височной доле, как у мартышки. Самый каудальный край вентральной ветви сильвиевой борозды часто анастомозирует с верхней височной и даже с «обезьяньей» бороздой, как в представленном случае *рис. 10, 11*. Существует довольно много старых споров о том, какая именно из каудальных ветвей сильвиевой борозды является первичной, а какая — вторичной. Видимо, дорсальная ветвь была исторически первичной и гомологична каудальному теменному окончанию сильвиевой борозды мартышек и гиббонов.

Над сильвиевой бороздой у приматов расположена вторая по важности — центральная, или роландова борозда, разделяющая переднюю центральную (предцентральною) и постцентральною извилины. Вокруг центральной борозды сосредоточены сенсомоторные центры. Ростральнее центральной борозды лежат моторные области лобной доли, а каудальнее — сенсомоторные зоны теменной доли. Именно

у приматов передняя стенка и передняя губа центральной борозды полностью совпадают с локализацией гигантоклеточного поля. Оно характеризуется чрезвычайным развитием V слоя неокортекса, который разделяется на 3 подслоя. В них находятся крупные пирамидные двигательные нейроны — клетки Беца. Таким образом, центральная борозда как у мартышки, так и у орангутана разделяет лобную и теменную доли неонцефалона. У человека и высших приматов вентральный край центральной борозды обычно достигает сильвиевой борозды, а у других обезьян такого слияния, как правило, не бывает *рис. 10, 11*. Центральная борозда у обезьян не даёт вторичных ответвлений и имеет извитый вид. У человека она обычно извита несильно, но образует множество боковых бороздок. В мозге орангутана центральная борозда прорезает дорсальный край полушария и заходит на его медиальную поверхность, у мартышки такого перехода нет.

Ростральнее центральной борозды у приматов расположена лобная доля (*lobus frontalis*). У зелёной мартышки и орангутана она начинается передней центральной извилиной, идущей от дорсального края полушария до сильвиевой борозды *рис. 10, 11*. Передняя граница этой извилины маркируется у орангутана верхним и нижним отрезками предцентральной борозды. В дорсальной области полушария эти бороздки могут располагаться параллельно, как и в представленном случае *рис. 11*. Верхняя предцентральная борозда короткая и занимает у орангутана примерно $\frac{1}{3}$ полушария. Нижняя предцентральная борозда намного длиннее и идёт параллельно центральной борозде почти до сильвиевой борозды. Нижняя предцентральная борозда может образовывать анастомозы с лобными бороздами.

В целом предцентральные борозды человека и орангутана очень похожи, хотя у человека верхний и нижний отрезки находятся на одной линии или объединены. Совершенно иное строение предцентральной борозды у мартышки. Верхний отрезок предцентральной борозды выражен очень слабо *рис. 9*. Он только намечен небольшой складкой, не параллельной, а почти перпендикулярной центральной борозде. У мартышки лучше выражена нижняя предцентральная борозда, которую у приматов называют дугообразной бороздой (*sulcus arcuatus*). Её обычно гомологизируют с предсильвиевой бороздой хищных (*fissura presylvia*). Вертикальная ветвь дугообразной борозды топологически совпадает с предцентральной бороздой высших приматов и человека. Ростральная ветвь дугообразной борозды мартышки разделяет верхнюю и среднюю лобные извилины *рис. 9*, поэтому её можно считать гомологом верхней лобной борозды (*sulcus frontalis superior*). Ростральнее угла, образованного дугообразной бороздой мозга мартышки,

- 1 передняя центральная извилина *gyrus centralis anterior*
- 2 предцентральная борозда *sulcus precentralis*
- 3 дугообразная борозда *sulcus arcuata*
- 4 средняя лобная извилина *gyrus frontalis medialis*
- 5 нижняя лобная борозда *sulcus frontalis inferior*
- 6 нижняя лобная извилина *gyrus frontalis inferior*
- 7 лобно-глазничная борозда *sulcus frontoorbitalis*
- 8 медиальная глазничная борозда *sulcus orbitalis medialis*
- 9 верхняя лобная извилина *gyrus frontalis superior*
- 10 силвиева борозда *sulcus Sylvii*
- 11 верхняя височная борозда *sulcus temporalis superior*
- 12 латеральная глазничная борозда *sulcus orbitalis lateralis*
- 13 нижняя затылочная борозда *sulcus occipitalis inferior*
- 14 затылочная доля (покрышка) *operculum occipitalis*
- 15 верхняя затылочная борозда *sulcus occipitalis superior*
- 16 «обезьянья» борозда *sulcus simialis*
- 17 угловая извилина *gyrus angularis*
- 18 надкраевая извилина *gyrus supramarginalis*
- 19 внутритеменная борозда *sulcus intraparietalis*
- 20 верхняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis superior*
- 21 нижняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis inferior*
- 22 постцентральная извилина *gyrus postcentralis*
- 23 центральная борозда *sulcus centralis*
- 24 медиальная лобная борозда *sulcus frontalis medialis*
- 25 глазничная извилина *gyrus orbitalis*
- 26 обонятельный тракт *tractus olfactorius*
- 27 перекрёст зрительных нервов (хиазма) *chiasma opticum*
- 28 вырезка поясной борозды *incisura sulcus cinguli*
- 29 подтеменная борозда *sulcus subparietalis*
- 30 предклинье *precuneus*
- 31 теменно-затылочная борозда *sulcus parietooccipitalis*
- 32 клин *cuneus*
- 33 верхняя ветвь (шпорной борозды) *ramus superior (sulcus calcarinus)*
- 34 нижняя ветвь (шпорной борозды) *ramus inferior (sulcus calcarinus)*
- 35 шпорная борозда *sulcus calcarinus*
- 36 латеральная затылочно-височная извилина *gyrus occipitotemporalis lateralis*
- 37 затылочно-височная борозда *sulcus occipitotemporalis*
- 38 язычная борозда *sulcus lingualis*
- 39 ринальная борозда *sulcus rhinalis*
- 40 крючок гиппокампа *uncus hippocampi*
- 41 прямая извилина *gyrus rectus*
- 42 медиальная затылочно-височная извилина (язычная) *gyrus occipitotemporalis lateralis (lingualis)*
- 43 нижняя височная борозда *sulcus temporalis inferior*
- 44 средняя височная извилина *gyrus temporalis medialis*

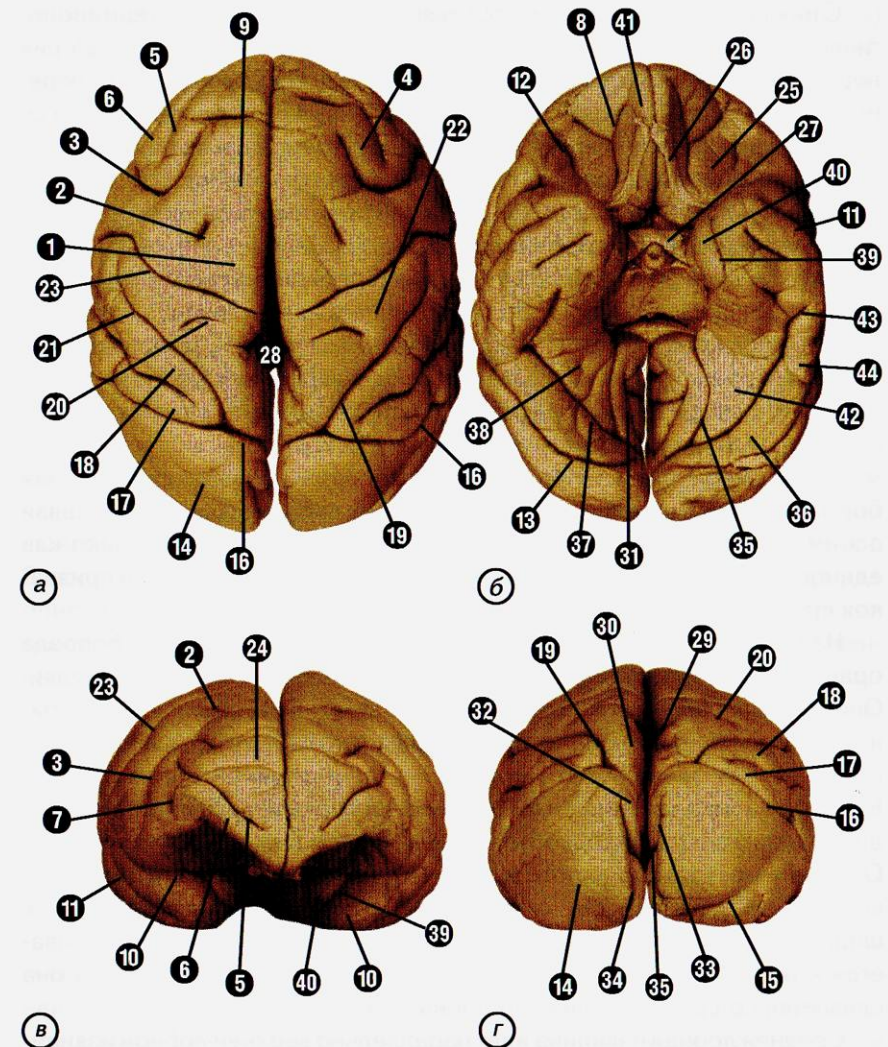


Рис. 10. Борозды и извилины головного мозга зелёной мартышки (*Cercopithecus callithricus*).

Поверхность: а — дорсальная; б — вентральная; в — роstralная (лобная доля); г — каудальная (затылочная доля).

расположена нижняя лобная борозда (*sulcus frontalis inferior*). Она гомологична нижней лобной борозде orangутана и отделяет среднюю лобную извилину от нижней *рис. 9, 10* .

С нижней лобной бороздой обезьян связана постоянная терминологическая путаница, начавшаяся ещё в XIX в. и сохранившаяся до сих пор (Шевченко, 1971; Flatau, Jacobson, 1899). Эту борозду часто переименовывали (*sulcus rostralis*, *sulcus frontalis*, *sulcus principalis*, *sulcus frontomarginalis*) и не затруднялись гомологизировать как у приматов, так и у человека. Постепенно сложилось впечатление, что это какая-то особая, «обезьянья» борозда. Цитоархитектоническое исследование показывает, что нижняя лобная борозда одинаково организована у всех приматов с гирифицированным мозгом. В лобной доле высших приматов достаточно часто встречается средняя лобная борозда (*sulcus frontalis medius*), которой в мозге мартышки и человека нет (Савельев, 1996, 2005а). На представленном препарате средняя лобная борозда выглядит как ветвь нижней лобной борозды. Вместе с тем в 70% случаев эта глубокая прямая борозда расположена между верхней и нижней лобными бороздами. Принято считать, что даже выраженная средняя лобная борозда не нарушает целостности средней лобной извилины. В связи с этим извилины, расположенные выше и ниже неё, рассматривают как единое образование — среднюю лобную извилину. У мартышки признаков средней лобной борозды нет.

Над средней лобной извилиной проходят верхняя лобная борозда orangутана и горизонтальная ветвь дугообразной борозды мартышки. Они являются вентральной границей верхней лобной извилины. У верхней лобной извилины приматов существует несколько названий. Её часто называют первой лобной, верхней или первичной (*gyrus primus*). Верхняя лобная извилина расположена на границе полушария и выходит как на латеральную, так и на медиальную поверхность *рис. 9, 10* .

Она идёт ростральнo вплоть до лобного полюса, часто загибаясь на вентральную поверхность мозга. У приматов эта извилина начинается широкой полосой от предцентральной борозды и постепенно суживается к ростральному полюсу. Недалеко от переднего края мозга она сливается со средней и нижней лобными извилинами.

Средняя лобная извилина идёт параллельно верхней лобной извилине и сходна по строению у всех приматов с гирифицированным мозгом. Её идентификация никогда не вызывала затруднений, о чём свидетельствует отсутствие большого числа синонимов. У приматов эту извилину иногда называют второй лобной (*gyrus secundus*).

Нижняя лобная извилина хорошо выражена у большинства приматов и имеет два дополнительных названия: *gyrus infimus*, *gyrus tertius*.

Она располагается ростральнее нижней предцентральной борозды и выходит на глазничную поверхность полушария. У мартышки эта извилина однородна на всём протяжении. В мозге orangутана и шимпанзе её подразделяют на покрышечную (оперкулярную, *pars opercularis*) и треугольную (*pars triangularis*) области. Оперкулярная область прилежит к силвиевой борозде и нижнему краю предцентральной извилины. Треугольная область расположена ростральнее оперкулярной. У человека к этим частям добавляется глазничная часть (*pars orbitalis*). В мозге человека части нижней лобной извилины рассматривают как самостоятельные извилины (Савельев, 1996, 2005а).

Вентральнее нижней лобной борозды у мартышки расположена небольшая лобно-глазничная борозда, которая встречается у всех приматов, а у человека сливается с нижней лобной бороздой. На вентральной поверхности лобной области у всех приматов с гирифицированным мозгом располагается комплекс глазничных борозд и извилин, гомологичность которых не вызывает сомнения *рис. 9, 10* .

Позади от центральной борозды приматов расположена теменная доля (*lobus parietalis*). У приматов она каудально ограничена «обезьяньей» бороздой, а вентрально — силвиевой бороздой. Морфологическое строение теменной доли приматов требует некоторых пояснений. В настоящее время принято использовать два основных подхода для описания морфологии теменной доли. В наиболее простом случае теменная доля описывается как комплекс борозд и извилин, свойственных животным или человеку (Савельев, 2005а). Этого вполне достаточно для изучения анатомического строения мозга. Вместе с тем при сравнительном описании мозга следует учитывать как анатомические, так и цитоархитектонические особенности строения мозга приматов, поэтому привлечение цитоархитектонической дифференцировки теменной доли вполне оправданно. Используя оба подхода, можно предложить наиболее внятное описание теменной доли приматов с самым разным уровнем гирификации мозга.

Теменная доля высших приматов и человека состоит из трёх основных структурных элементов: постцентральной извилины, нижней и верхней теменных долек. Постцентральная извилина лежит вдоль каудального края центральной борозды. На медиальной поверхности полушария постцентральная извилина огибает центральную борозду и сливается с предцентральной извилиной. Этот участок соединения двух извилин носит название парацентральной извилины  *рис. 11*. Постцентральная извилина каудально ограничена верхней и нижней постцентральными бороздами. У мартышки верхняя постцентральная борозда выражена слабо, а у orangутана она почти не отличается от

- 1 передняя центральная извилина *gyrus centralis anterior*
- 2 верхняя предцентральная борозда *sulcus precentralis superior*
- 3 нижняя предцентральная борозда *sulcus precentralis inferior*
- 4 средняя лобная извилина *gyrus frontalis medialis*
- 5 нижняя лобная извилина *gyrus frontalis inferior*
- 6 верхняя лобная борозда *sulcus frontalis superior*
- 7 лобно-глазничная борозда *sulcus frontoorbitalis*
- 8 средняя лобная борозда *sulcus frontalis medialis*
- 9 латеральная, или силвиева борозда *sulcus cerebri lateralis (Sylvii)*
- 10 верхняя височная извилина *gyrus temporalis superior*
- 11 верхняя височная борозда *sulcus temporalis superior*
- 12 средняя височная извилина *gyrus temporalis medialis*
- 13 нижняя затылочная борозда *sulcus occipitalis inferior*
- 14 средняя височная борозда *sulcus temporalis medialis*
- 15 верхняя затылочная борозда *sulcus occipitalis superior*
- 16 «обезьянья» борозда *sulcus simialis*
- 17 угловая извилина *gyrus angularis*
- 18 надкраевая извилина *gyrus supramarginalis*
- 19 внутритеменная борозда *sulcus intraparietalis*
- 20 верхняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis superior*
- 21 нижняя постцентральная борозда *sulcus postcentralis inferior*
- 22 постцентральная извилина *gyrus postcentralis*
- 23 центральная борозда *sulcus centralis*
- 24 восходящая ветвь силвиевой борозды *ramus ascendens sulci Sylvii*
- 25 верхняя лобная извилина *gyrus frontalis superior*
- 26 задняя подцентральная борозда *sulcus subcentralis posterior*
- 27 борозда мозолистого тела *sulcus corporis callosi*
- 28 вырезка поясной борозды *incisura sulcus cinguli*
- 29 нижняя лобная борозда *sulcus frontalis inferior*
- 30 нижняя затылочная извилина *gyrus occipitalis inferior*
- 31 верхняя затылочная извилина *gyrus occipitalis superior*
- 32 верхняя теменная извилина *gyrus parietalis superior*
- 33 верхняя ветвь (шпорной борозды) *ramus superior (sulcus calcarinus)*
- 34 нижняя ветвь (шпорной борозды) *ramus inferior (sulcus calcarinus)*
- 35 шпорная борозда *sulcus calcarinus*
- 36 нижняя теменная извилина *gyrus parietalis inferior*
- 37 поясная борозда *sulcus cinguli*
- 38 язычная извилина *gyrus lingualis*
- 39 ринальная борозда *sulcus rhinalis*
- 40 крючок гиппокампа *uncus hippocampi*
- 41 клин *cuneus*
- 42 передняя борозда *sulcus rostralis*
- 43 мозолистое тело *corpus callosum*
- 44 предклинье *precuneus*
- 45 поясная извилина *gyrus cinguli*
- 46 парацентральная извилина *gyrus paracentralis*
- 47 теменно-затылочная борозда *sulcus parietooccipitalis*

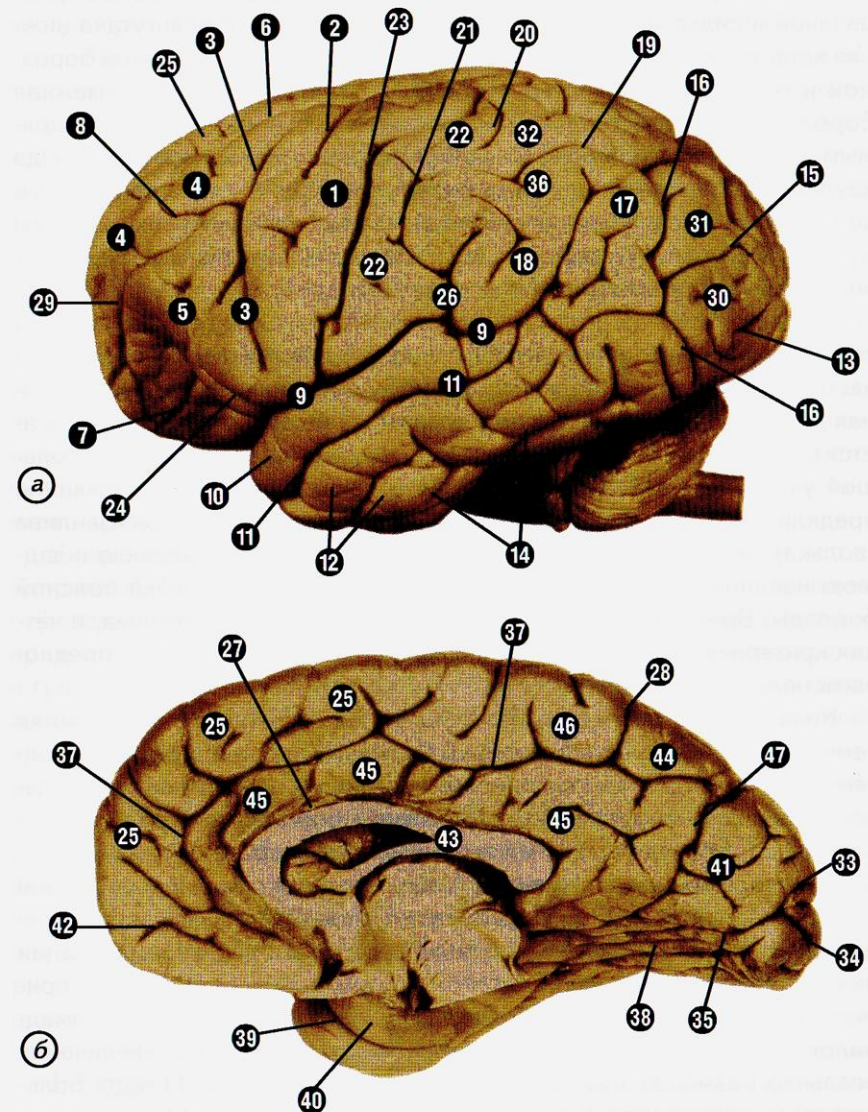


Рис. 11. Борозды и извилины на латеральной (а) и медиальной (б) поверхности головного мозга орангутана (*Pongo pygmaeus pygmaeus*).

гомологичной борозды мозга человека *рис. 9–11*. Нижняя постцентральная борозда у мартышки, не меняя направления, переходит в межтеменную борозду. Никаких анастомозов между нижней постцентральной и сильвиевой бороздами у мартышки нет. У орангутана нижняя ветвь постцентральной борозды объединяется с сильвиевой бороздой и образует множество вторичных ответвлений. Межтеменная борозда орангутана входит в постцентральную борозду почти под прямым углом. Как у орангутана, так и у мартышки межтеменная борозда каудально соединяется с «обезьяньей» бороздой. У человека такого соединения нет, а трудности гомологизации «обезьяньей» борозды будут рассмотрены в конце раздела. Межтеменная борозда разделяет верхнюю и нижнюю теменные доли.

Верхняя теменная доля (*lobulus parietalis superior*), или верхняя теменная извилина (*gyrus parietalis superior*), занимает всю дорсальную часть теменной доли позади постцентральной извилины. Верхняя теменная доля переходит через дорсальный край полушария и располагается на медиальной поверхности мозга. У приматов этот довольно большой участок медиальной поверхности неокортекса носит название предклинья (*precuneus*). У высших приматов верхняя теменная извилина (долька) часто считается составной. В ней выделяют переднюю и заднюю извилины, а границей между ними считается вырезка поясной борозды. Вместе с тем межтеменная борозда очень изменчива, и четких критериев такого разделения верхней теменной извилины предложить нельзя.

Нижняя теменная доля (*lobulus parietalis inferior*), или нижняя теменная извилина (*gyrus parietalis inferior*), расположена под межтеменной бороздой. Рострально она ограничена нижней постцентральной извилиной, каудально — «обезьяньей» бороздой, а вентрально — сильвиевой бороздой. Нижняя теменная доля состоит из двух извилин. Расположенная ростральнее извилина носит название надкраевой (*gyrus supramarginalis*), а каудальнее — угловой (*gyrus angularis*). Следует отметить значительные морфологические различия в организации нижней теменной доли у высших и низших приматов. У высших приматов она в несколько раз больше, чем у мартышек, гиббонов и гамадрилов. Поверхностные различия не полностью отражают увеличение реальных размеров этой области теменной доли *рис. 9, 11*. Большая часть нижней теменной доли высших приматов и человека скрыта в глубине борозд. Интрасулькарный компонент (поверхность коры, скрытая в бороздах) у низших приматов составляет около 15–20%, у орангутана и шимпанзе — 45–55%, у человека — около 70% поверхности нижней теменной доли. Эта доля в ряду приматов различается

как количественно, так и качественно. У высших приматов угловую извилину обычно разделяют на передний и задний компоненты. Оба компонента у орангутана хорошо выражены и поделены третичной бороздкой *рис. 11*. У мартышки и высших приматов угловая извилина сходна по строению и располагается вокруг каудальной ветви верхней височной борозды. У высших приматов угловая извилина часто бывает отделена от височной доли продолжением верхней височной борозды, которая сливается с «обезьяньей» бороздой. В представленном препарате мозга орангутана такое отделение есть, но оно осуществлено ветвью сильвиевой борозды. У низших приматов надкраевая извилина выражена намного хуже, чем у высших приматов и человека. Как правило, в мозге мартышек надкраевая извилина огибает каудальную ветвь сильвиевой борозды, но в данном случае сильвиева борозда слилась с верхней височной бороздой *рис. 9, 10*. В связи с этим только условно можно отнести каудальный фрагмент верхней височной извилины к надкраевой извилине. Надо подчеркнуть, что борозды и извилины теменной доли довольно изменчивы и для их уверенной идентификации следует ознакомиться с индивидуальной вариабельностью мозга приматов каждого конкретного вида.

Ниже теменной доли у приматов расположена височная доля (*lobus temporalis*). Её дорсальной границей у мартышки является сильвиева борозда, а каудальной — «обезьянья» и нижняя затылочная. У высших приматов височная доля четко ограничена лишь в переднем отделе, а границы с теменной и затылочной долями выявляются только цитоархитектонически. Височная доля, по сути, оперкуляризирует нижний край лобной и теменной долей. Она имеет вид толстого языка, который надвигается на латеральную поверхность мозга и скрывает комплекс борозд, называемых островком. В связи с этим значительная часть височной доли скрыта в глубине сильвиевой борозды. Большой участок неокортекса лежит за верхней губой сильвиевой борозды, отделяясь от островка только круговой бороздой (*sulcus circularis*). На внутренней поверхности височной доли высших приматов и человека обычно расположены 2–3 диагональные бороздки, которые сходятся к вершине сильвиевой борозды. У низших приматов височная оперкуляризация намного ниже, чем у орангутана, гориллы, шимпанзе и человека.

На наружной поверхности височной доли в гирифицированном мозге приматов лучше всего заметна верхняя височная извилина (*gyrus temporalis superior*), являющаяся нижней губой сильвиевой борозды *рис. 9–11*. Как правило, она тянется вдоль всей височной доли. Как у мартышки, так и у орангутана большая часть этой извилины скрыта в глубине верхней височной борозды (*sulcus temporalis superior*). Эта борозда

начинается вблизи височного полюса и проходит вдоль всей височной доли параллельно сильвиевой борозде. В каудальном участке эта борозда у высших приматов весьма изменчива. Обычно она даёт небольшую вентральную ветвь и заканчивается перед «обезьяньей» бороздой. В рассматриваемом случае она сливается с сильвиевой бороздой, затем отходит от неё и делится на две ветви. Верхняя ветвь сливается с «обезьяньей» бороздой, а нижняя заканчивается свободно в средней височной извилине. Из данных литературы известно, что анастомозы верхней височной борозды с «обезьяньей» бороздой встречаются чаще, чем с сильвиевой. В представленном случае видны оба варианта анастомозов. С латеральной височно-затылочной бороздой анастомозы возникают намного реже. У мартышки верхняя височная борозда заходит каудальным концом в теменную долю и анастомозирует с сильвиевой бороздой.

Ниже верхней височной борозды расположена средняя височная извилина (*gyrus temporalis medius*). У мартышки она сопоставима по размерам с верхней височной извилиной, а у орангутана почти в 2 раза больше последней. Интрасулькарный компонент средней височной извилины у орангутана намного меньше, чем в верхней височной извилине, а у мартышки почти отсутствует. Границей средней височной извилины у приматов является средняя височная борозда (*sulcus temporalis medius*). У высших приматов и человека она обычно хорошо видна на латеральной поверхности мозга *рис. 11*. У мартышки средняя височная борозда может не выходить на латеральную поверхность, как в представленном случае *рис. 9, 10*. Средняя височная извилина мозга мартышки лежит на вентральной поверхности височной доли и без видимой границы переходит в латеральную затылочно-височную извилину (*gyrus occipitotemporalis lateralis*). Высшим приматам свойственна лежащая ниже средней височной борозды нижняя височная извилина, переходящая на вентральную поверхность полушария мозга. У мартышки такой извилины нет. Средняя височная борозда примерно в 50% случаев отсутствует в мозге мартышек и в 15% случаев — в мозге высших приматов. Она стабильно выявляется только в мозге человека (Савельев, 1996, 2005а). Отличием высших приматов являются поперечные борозды височной доли, пересекающие верхнюю и среднюю височные извилины. У мартышки такие бороздки единичны, у большинства низших приматов они отсутствуют.

С теменной и височной граничит затылочная доля (*lobus occipitalis*), отделённая от них «обезьяньей» бороздой (*sulcus simialis*). «Обезьянья» борозда является передним краем оперкулярной крышки, прикрывающим невидимые снаружи бороздки затылочной доли. У мартышки

затылочная доля почти лишена борозд и имеет традиционный для приматов вид *рис. 9, 10*. Только на самом полюсе видна небольшая верхняя затылочная борозда (*sulcus occipitalis superior*), продолжающая ветви шпорной борозды (*sulcus calcarinus*). В затылочной доле на вентральной и латеральной сторонах расположена нижняя (латеральная) затылочная борозда (*sulcus occipitalis inferior*). У мартышки она выходит на латеральную поверхность полушария и образует две ветви, проникающие в височную долю. На наружной поверхности полушария мартышки в затылочной доле извилин не выделяют.

Несколько иная ситуация с затылочной долей у высших приматов. «Обезьянья» борозда орангутана, как и у мартышки, покрывает 2–3 переходные затылочно-теменные извилины, скрытые с наружной поверхности. Однако и сама поверхность покрывки гирифицирована. На латеральной поверхности затылочной доли мозга орангутана расположены верхняя и нижняя затылочные борозды (*sulcus occipitalis superior et inferior*). Постоянно встречается у высших приматов только верхняя затылочная борозда. Нижняя затылочная борозда часто отсутствует даже у шимпанзе и орангутанов. Затылочные бороздки являются границами верхней и нижней затылочных извилин (*gyrus occipitalis superior et inferior*) *рис. 11*. Верхняя затылочная извилина ограничена вентрально верхней затылочной бороздой, дорсально — краем полушария, рострально — «обезьяньей» бороздой, а каудально подходит к затылочному полюсу полушария. Эта извилина имеет треугольную форму и может пронизываться непостоянными мелкими бороздками. Расположенная вентральнее верхней затылочной борозды, нижняя затылочная извилина намного уже, чем верхняя, и обычно ничем не отделена от средней височной извилины. В представленном случае она имеет чёткую ростральную границу в виде длинной вентральной ветви «обезьяньей» борозды.

Основные компоненты затылочной доли расположены на медиальной поверхности полушария. Передним краем затылочной доли на медиальной поверхности полушария является теменно-затылочная борозда (*sulcus parietooccipitalis*). Эта глубокая постоянная борозда разделяет предклинье (*precuneus*) и клин (*cuneus*). Предклинье представляет собой четырёхугольную извилину теменной доли, а клин — ростральную извилину затылочной доли *рис. 9–11*. Клин у низших приматов не содержит внутренних бороздок и обычно похож на узкую полоску, расположенную над шпорной бороздой (*sulcus calcarinus*). У высших приматов и человека клин похож на равнобедренный квадрат, который прорезывается парой сагиттальных бороздок клина (*sulcus cunei sagittales*), соединённых вертикальным анастомозом. Клин каудально и вентрально граничит со шпорной бороздой. Эта глубокая

борозда рострально начинается почти от гиппокамповой борозды (*sulcus hippocampi*). Считается, что у высших приматов шпорная борозда никогда не сливается с бороздой гиппокампа, но у мартышки и низших приматов такой анастомоз вполне обычен. Ростральный участок шпорной борозды очень изменчив. Он часто формирует анастомозы с затылочно-височной бороздой и у орангутана, и у мартышки. Каудальный отрезок шпорной борозды имеет у приматов стабильную организацию и практически всегда формирует две ветви шпорной борозды — дорсальную и вентральную (*ramus superior sulcus calcarinus*, *ramus inferior sulcus calcarinus*). У высших приматов эти ветви могут иногда выходить на внешнюю поверхность затылочного полюса.

Консервативность шпорной борозды определяется её огромным интрасулькарным компонентом, невидимым с медиальной поверхности. В дне шпорной борозды у высших приматов и человека формируются 2–3 переходные извилины, которые увеличивают площадь поверхности неокортекса этой области в несколько раз. Даже у мартышки интрасулькарный компонент очень велик и содержит скрытые переходные извилины. По сути дела у низших приматов происходит частичная оперкуляризация язычной извилины (*gyrus lingualis*), но у высших приматов и человека она остаётся на свободной поверхности полушария.

Лобная, теменная и затылочные доли переходят через край полушария и формируют медиальную, или внутреннюю, поверхность мозга *рис. 9–11*. Медиальная поверхность мозга у высших приматов и человека более гирифицирована, чем у низших. Сравнение двух различных вариантов гирификации позволяет лучше понять основные принципы организации борозд и извилин на медиальной поверхности. Описание этой области мозга принято начинать от мозолистого тела.

Над мозолистым телом расположена борозда мозолистого тела (*sulcus corporis callosi*). Она всегда хорошо выражена, даже у обезьян с лиссэнцефальным мозгом. В ростральном отделе полушария эта борозда практически исчезает из-за уменьшения её глубины. В этом случае поверхность лежащей выше поясной извилины (*gyrus cinguli*) не отделяется бороздой от мозолистого тела. Описанное ростральное сглаживание борозды мозолистого тела встречается у человека, но более типично для мозга приматов. У большинства приматов борозда мозолистого тела не заходит под колено мозолистого тела *рис. 9–11*. Исключение составляют высшие приматы, но этот признак нестабилен. В представленном на *рис. 11* мозге орангутана борозда заходит под колено мозолистого тела, хотя это скорее исключение из общего правила.

От борозды мозолистого тела в дорсокаудальном направлении у всех приматов отходят небольшие бороздки. У высших приматов они могут

начинаться от колена мозолистого тела, а у мартышки только в зоне валика *рис. 9–11*. Иногда этим нестабильным поверхностным бороздкам дают самостоятельные названия, что совершенно неоправданно. Над бороздой мозолистого тела расположена поясная извилина (*gyrus cinguli*). Эта извилина простирается почти от ростровентрального края полушария до теменно-затылочной борозды. Поясная извилина стабильно выявляется в гирифицированном мозге всех приматов. У высших приматов и человека она весьма изменчива. Изменчивость этой извилины определяется многочисленными бороздками, пересекающими её со стороны как борозды мозолистого тела, так и поясной борозды. У низших приматов вариативность поясной извилины намного меньше, а пересекающие бороздки обычно неглубоки. В ростральной части полушария поясная извилина без ясной границы переходит в аллокортикальные формации, а каудально — в извилину гиппокампа.

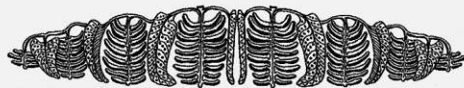
Поясная извилина дорсально ограничена поясной бороздой (*sulcus cinguli*). В старой литературе этой стабильной и глубокой борозде медиальной поверхности мозга давали самые разнообразные названия (*scissure limbique*, *sulcus callosomarginalis*, *grand sillon du lobe frontoparietale*, *sulcus d*, *sulcus frontoparietalis*), но в настоящее время закреплено название «поясная борозда». У низших приматов поясная борозда консервативна, почти не имеет глубоких ответвлений и охватывает поясную извилину на всём протяжении. Надо отметить, что в приматологической литературе каудальный конец поясной борозды мартышки часто называют подтеменной бороздой *рис. 9, 10*. У человека поясная борозда настолько изменчива, что многие авторы, путаясь в ответвлениях основного ствола, выделяют три комплекса борозд.

Загибающуюся вокруг колена мозолистого тела часть извилин называют передней (*pars anterior*), лежащую над мозолистым телом — промежуточной (*pars intermedia*), а расположенную вокруг валика мозолистого тела — задней (*pars posterior*). Эта классификация искусственна и не отражает реальной эволюции медиальной поверхности мозга приматов. У низших приматов никаких отдельных комплексов в системе поясной борозды выделить невозможно, а у высших приматов эти три раздела почти всегда соединены. Надо отметить, что цитоархитектонических оснований для выделения трёх частей поясной извилины не найдено. Привычные анатомические термины отражают исторические традиции в топографической нейроморфологии, а не функциональные отделы рассматриваемого участка мозга.

В каудальной части поясная извилина даёт дорсальную ветвь, которая прорезает дорсальный край полушария и выходит на наружную поверхность *рис. 9–11*. Эту ветвь поясной борозды часто обозначают

как маргинальную ветвь (*ramus marginalis*), или поясную вырезку (*incisura cinguli*). Иногда в мозге приматов образуется дорсальное ответвление поясной борозды, ограничивающее парацентральный дольку. Эту ветвь в литературе принято называть парацентральной бороздой (*sulcus paracentralis*). Однако этой изменчивой ветви не следует придавать особого значения. Роstralный участок поясной борозды у человека часто удваивается. В этом случае выделяют добавочную поясную борозду (*sulcus cinguli accessorius*).

У высших приматов удвоение поясной борозды встречается очень редко, а у низших его не бывает. Роstralнее поясной борозды расположена стабильная роstralная борозда (*sulcus rostralis*), которая у человека называется прямой (*sulcus rectus*). Роstralная борозда встречается у всех приматов с гирифицированным мозгом *рис. 9–11*. Эта самостоятельная борозда у низших приматов обычно одна, а у высших удваивается. У шимпанзе, орангутана и гориллы нижняя роstralная борозда нестабильна, и только у человека она встречается постоянно. Вентральнее роstralной борозды расположена прямая извилина, выходящая на базальную поверхность полушария мозга. Дорсальнее роstralной борозды лежит длинная верхняя лобная извилина (*gyrus frontalis superior*). Она принадлежит лобной доле, но широкой полосой переходит на медиальную поверхность полушария. Эта извилина на всём протяжении изрезана небольшими бороздками, начинающимися от поясной борозды. Верхняя лобная извилина простирается в каудальном направлении до предклинья, представляющего собой внутреннюю поверхность теменной доли, — оно описано выше.



1.3. Топология корковых структур

Появление кортикальных зачатков переднего мозга, обслуживающих аналитическую систему вомероназального органа полового обоняния, изменило весь ход неврологической истории позвоночных. Появился не инстинктивно-гормональный, а рассудочный индивидуальный центр управления поведением, связанный с репродуктивной активностью. Сразу надо оговориться, что речь идёт не о привычной нам «рассудочной» деятельности, а о несколько иных свойствах мозга млекопитающих. Под инстинктивно-гормональной регуляцией следует понимать наборы врождённых алгоритмов поведения, которые реализуются по привычному многим принципу «мне захотелось». Появление хотения происходит не на пустом месте, а благодаря физиологическим перестройкам организма. Например, у подростков началось половое созревание. Богатая белком, липидами и углеводами пища позволила сформироваться полноценным семенникам и яичникам. Половые гормоны сообщили понятливому мозгу о том, что пора производить себе подобных, чего сразу и захотелось. Обеспечение условий успешного размножения является одним из основных занятий мозга, для которого он и предназначен. Вполне понятно, что мозг с удовольствием планирует встречу с противоположным полом, обеспечивает соблазнение и место для копуляции. Сходные алгоритмы инстинктивно-гормональной регуляции поведения происходят в головах человека, лягушки и гадюки. Столь увлекательные занятия являются реализацией биологических инстинктов и к разуму отношения не имеют. Биологические цели любого организма исчерпываются неутолимимым желанием переноса генома в следующее поколение.

Рассудочная или кортикальная система принятия решений противостоит инстинктивно-гормональной регуляции поведения. В кортикальных структурах находятся центры, которые могут максимально точно оценить ситуацию и адаптировать поведение млекопитающего. При этом в большинстве случаев цели адаптивного поведения никак не меняются. Подростки из нашего примера всё так же хотят размножиться, но большой неокортекс позволяет им намного лучше спланировать и рассчитать поступки вплоть до страстного соития. Это означает, что в головном мозге на основе кортикальных структур постепенно сложилась система накопления личного опыта каждого конкретного животного. Входящие в неокортекс нейроны стали основой для развития индивидуальной приспособляемости к любым изменениям окружающей среды. Иначе говоря, головной мозг стал использоваться не только как хранилище универсальных инстинктивно-гормональных программ однозначного

поведения. Этот принцип наиболее ярко реализуется в нервной системе насекомых, что заставляет бесплодных мух упорно биться в оконное стекло. Если бы их личный опыт мог осознаваться и накапливаться в нервной системе, то мухобойка нам была бы бесполезна. Однако индивидуализация мушиного поведения обычно не превышает 1–3%, что позволяет нам выглядеть намного умнее. Тем не менее такие формы поведения мы иногда встречаем даже у человека, но неокортекс, при известном навыке, позволяет избегать ударов о стеклянные двери и витрины. Следовательно, даже частичная замена инстинктивно-гормональных программ поведения на осознаваемую адаптацию дала обладателям зачаточного неокортекса важнейшее преимущество — пластичность стратегий полового поведения. Системный контроль за репродукцией остался в гормональных центрах промежуточного мозга. Вместе с тем впервые в истории позвоночных появилась возможность его адаптации к изменяющейся ситуации.

Такая ценная приспособляемость репродуктивного поведения появилась только на основе центров, интегрирующих половые обонятельные сигналы с остальными органами чувств и двигательной системой. По этой причине базальные структуры мозга млекопитающих построены на древних обонятельных центрах *рис. 12*. Они стали основой для появления интегративной надстройки — неокортекса. Небольшие кортикальные центры идеально подходят для этих целей. Они находятся между слоями нервных волокон, что делает их легкодоступными для отростков нервных клеток, расположенных в других отделах мозга. Преимущество этого принципа организации особенно заметно у высших млекопитающих и человека *рис. 4*. Дело в том, что лобные области — самые интегрированные с разнообразными нервными центрами участки неокортекса — имеют рыхлое расположение тел клеток. Это связано с тем, что для большого числа приходящих нервных отростков необходимо дополнительное контактное пространство вокруг нейронов. В результате создаётся впечатление редкостности лобной области. На самом деле видимая разреженность коры позволяет занять синаптическими контактами до 95% поверхности тел нейронов, ещё не занятых трофическими мембранами глиальных клеток. Такая глубокая интеграция нейронов лобной области с отростками клеток, лежащих в зрительных, слуховых и сенсомоторных центрах, позволяет им получать самую разнообразную информацию для принятия самостоятельных произвольных решений.

Не стоит забывать, что неокортекс сформировался на основе рептильной системы управления половым поведением *рис. 12–15*. Это означает, что неокортекс, или новая кора, — ассоциативный центр

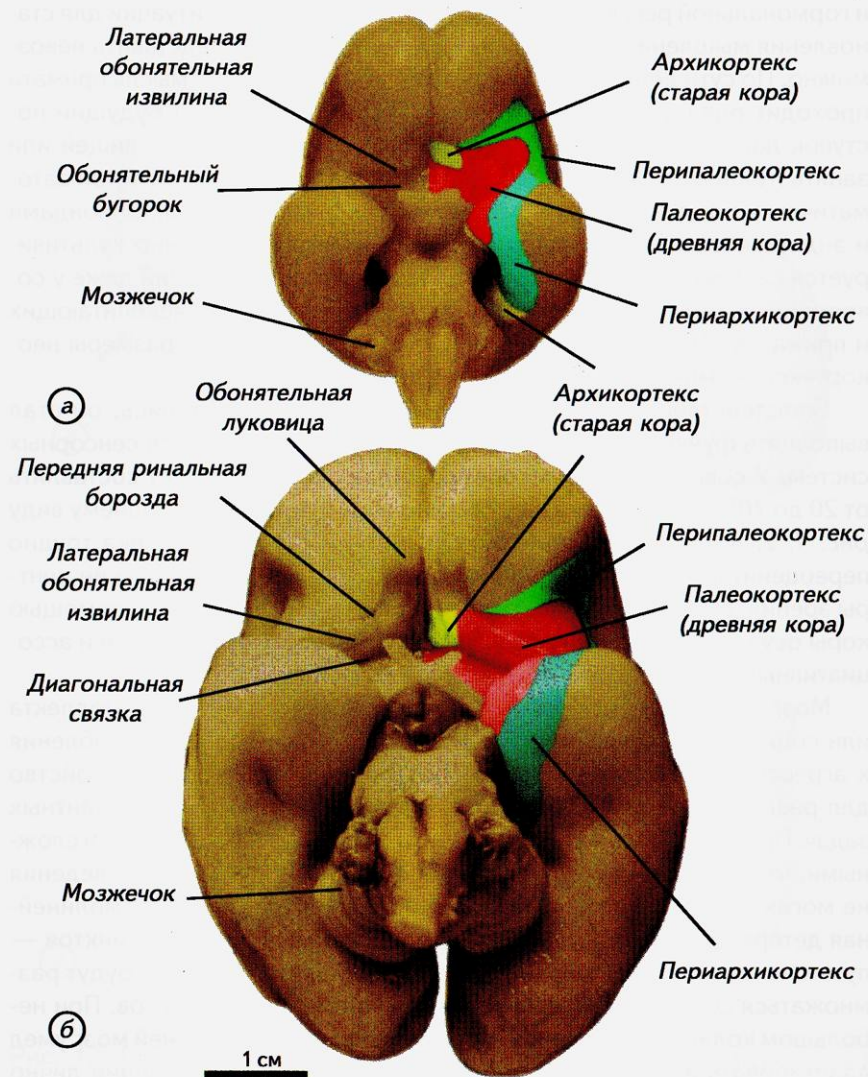


Рис. 12. Морфологическая организация кортикальных отделов переднего мозга на базальной поверхности у плода человека в возрасте 16 нед (а) и 23 нед (б).

В процессе развития с увеличением неокортекса относительные размеры старой, древней и промежуточной коры постепенно уменьшаются.

совершенно нового типа, очень зависимый от репродуктивных стратегий и гормональной регуляции поведения. Более сложной ситуации для становления мышления или рассудочной деятельности представить невозможно. По сути дела, сама творческая и абиологическая мысль примата проходит оценку на репродуктивную пригодность. Если будущий поступок даст возможность завести потомство, обеспечить пищу или занять лучшее социальное положение в стае или обществе, то он автоматически поддерживается эндогенными каннабиноидами, опиоидами и эндорфинами. Иначе говоря, обезьянье мышление тайно культивируется системой внутримозговых наркотических поощрений даже у современных людей. Что же говорить о заре появления млекопитающих и приматов? Тогда эта зависимость была ещё больше, а размеры неокортекса — меньше.

Впоследствии, когда размеры неокортекса увеличились, он стал выполнять функции контроля за работой уже сложившихся сенсорных систем. У современных млекопитающих неокортекс может составлять от 20 до 70% массы мозга, что хорошо заметно даже по внешнему виду рис. 1, 2, 4. Его роль в поведении животных и человека трудно переоценить. В этой структуре находятся высшие аналитические центры зрения, вкуса, слуха и сенсомоторной чувствительности. С помощью коры осуществляются контроль за произвольными движениями и ассоциативный анализ окружающего мира (Савельев, 2005а).

Мозг млекопитающих сформировался не для торжества интеллекта или социального поведения, а как вынужденная мера приспособления к агрессивной и сложной среде обитания. Он возник как устройство для решения сиюминутных пищевых, репродуктивных и конкурентных задач. Просто их было так много и они были столь неожиданными и сложными, что никакие наследуемые инстинктивные программы поведения не могли предусмотреть их бесконечного многообразия. Прямолинейная детерминация поведения при помощи самых лучших инстинктов — путь к неизбежному вымиранию, если представители вида не будут размножаться со скоростью кишечных паразитов или моллюсков. При небольшом количестве потомков могли выживать только те, чей мозг умел адаптировать животное к любой новой ситуации на основании лично приобретённого опыта. Таким требованиям мог соответствовать неокортекс млекопитающих, который возник в весьма агрессивной среде полуподземных лабиринтов. Эту среду наши далёкие предки покинули позднее амфибий и рептилий, но стали доминирующей группой животных на планете.

Основным конструкционным элементом мозга, выросшего из системы полового управления поведением, является новая кора (неокортекс),

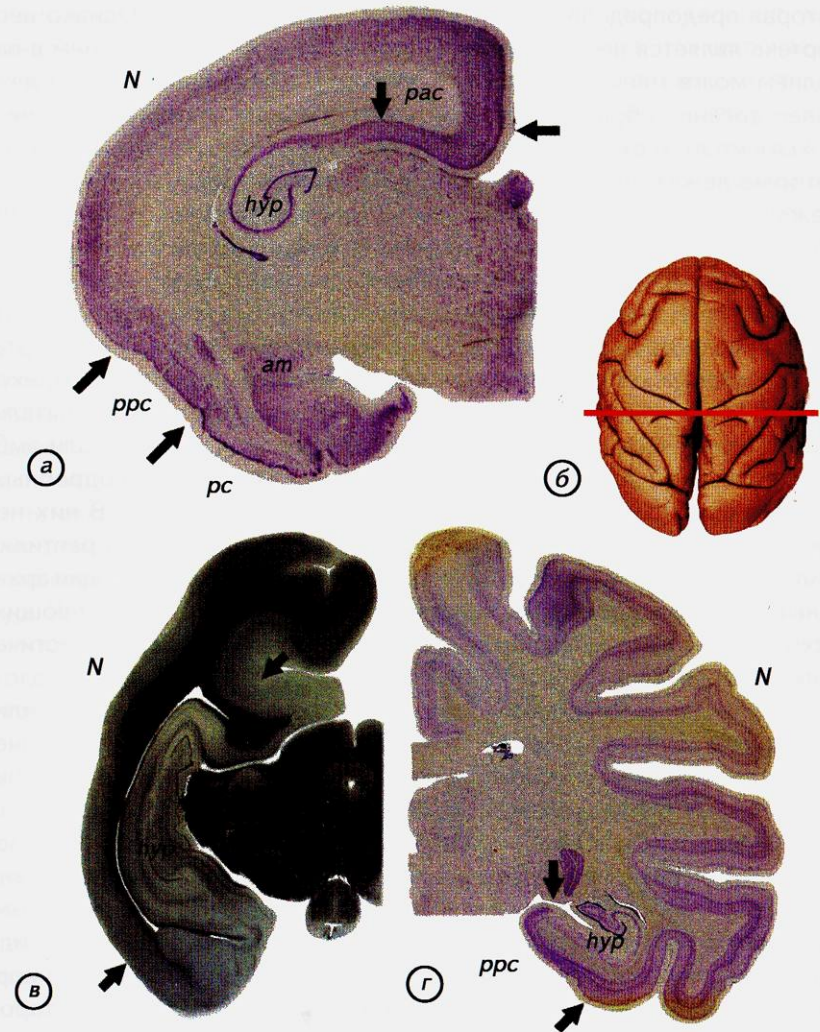


Рис. 13. Гистологические срезы через полушария переднего мозга бобра (а), лемура (в) и гиббона (б, г). Метка на мозге показывает уровень среза, а стрелки — границы между неокортексом, архикортексом, палеокортексом и переходными зонами.

На срезах хорошо заметно увеличение неокортекса по сравнению с более древними кортикальными структурами.

ат — миндалевидный комплекс ядер, ррс — перипалеокортекс, рас — периаρχикортекс, рс — палеокортекс, гип — гиппокамп (архикортекс), N — неокортекс. Окраска по Ниссли (а, г) и Шпильмейеру (в).

которая предопределяет преимущества млекопитающих. Однако неокортекс является не единственным кортикальным образованием в переднем мозге млекопитающих *рис. 13*. Он появился между двух более древних образований поверхности переднего мозга, сохранившихся в мозге всех млекопитающих. Речь идёт о старой и древней коре, которые лежат по краям неокортекса млекопитающих *рис. 13*. Между ними и неокортексом есть переходные зоны, которые имеют особенности строения и долгое время вызывали горячие научные дискуссии. Вопросами citoархитектоники корковых образований переднего мозга занимались многие исследователи. Среди них следует отметить исследования О. Фогта, К. Бродманна, С. Розе и Т. Мейнерта. Они создали вполне достойные классификации коры мозга млекопитающих и человека, но очень ограниченно использовали сравнительно-citoархитектонический подход и, как правило, пренебрегали эмбриологическими исследованиями. Это привело к созданию подробных, но искусственных классификаций коры переднего мозга. В них нет преимущества citoархитектонической организации мозга рептилий и млекопитающих. При этом отсутствует внятный анализ эволюции архаичных стратифицированных структур переднего мозга млекопитающих, а созданные классификации коры не подтверждаются эмбриологическими исследованиями.

Перечисленные проблемы были преодолены в работах И.Н. Филимонова, который на огромном citoархитектоническом, эмбриологическом и сравнительном материале решил основные вопросы классификации коры мозга млекопитающих (Филимонов, 1949, 1974). Достаточно упомянуть о том, что объём собственных исследований И.Н. Филимонова намного превосходит труды его предшественников. В соответствии с естественной классификацией, предложенной И.Н. Филимоновым, в переднем мозге выделяют 5 основных типов коры: новая кора, или неокортекс, древняя кора, или палеокортекс, старая кора, или архикортекс, и две зоны межуточной коры, отделяющие неокортекс от старой и древней коры *рис. 13*. Зачатки старой и древней коры сформировались в эволюции намного ранее, чем неокортекс. Так, у рептилий большую часть стенки полушарий занимают старая и древняя кора, а неокортекс представлен небольшой латеральной полоской *рис. 3, б*. Следует уточнить, что старая и древняя кора являются архаичными корковыми структурами переднего мозга. Подчёркивая эволюционную древность этих отделов и общность обонятельных функций, их часто объединяют под общим названием «обонятельный мозг» (rhinencephalon). Старая и древняя кора анатомически обособлены от неокортекса крайне консервативными бороздами. Основной границей, отделяющей

неокортекс от обонятельного мозга, является обонятельная, или ринальная борозда. Эта борозда настолько архаична, что встречается даже в лиссэнцефальном мозге насекомых, рукокрылых и грызунов. Обычно это небольшая складка на вентролатеральной поверхности полушарий, обозначающая начало или конец переходной области от неокортекса к палеокортексу *рис. 8, 9*. У приматов и человека она смещается к основанию мозга и плохо заметна с вентральной поверхности. Медиальнее обонятельной борозды расположены структуры древней и старой коры.

Наиболее архаичным образованием в коре переднего мозга является древняя кора (палеокортекс) *рис. 13*. В её состав входят обонятельный бугорок, диагональная область, прозрачная перегородка, периамигдаллярная и препириформная области. Препириформная область является началом переходной зоны от палеокортекса к неокортексу, но не входит в состав межуточной коры (cortex intermedius). Надо отметить, что палеокортикальная зона мозга имеет ряд особенностей, которые отличают её от других корковых образований. В вентромедиальной зоне корковая пластинка не отделена от внутримозговых ядерных структур. Палеокортекс оказывается связанным с ядрами миндалевидного комплекса. Особенно эта общность заметна в эмбриональный период, когда палеокортекс непосредственно переходит в зачаток миндалевидного комплекса, а затем и в прижелудочковое скопление нейробластов *рис. 12, а, 13, а*. По сути, древняя кора сложилась как комплекс вторичных обонятельных центров на базальной поверхности мозга.

Намного более дифференцированы корковые образования старой коры, или архикортекса. В состав этого отдела входят аммонов рог, субикулум (subiculum) и полоска покрывки (taenia tecta). Taenia tecta неоднородна и включает облачение мозолистого тела (indusium corporis callosi) и зубчатую пластинку (fascia dentate). Весь архикортекс лишён корковой пластинки и крайне беден клеточными элементами *рис. 3*. Его слои формируются в эмбриогенезе только после вторичной волны миграции нейробластов в корковые зоны полушарий. Архикортекс имеет характерное строение, которое в анатомической литературе лучше известно как гиппокамп, или аммонов рог. На срезах он немного напоминает кулинарный рулет и вытянут вдоль внутреннего края коры переднего мозга *рис. 3, 13*.

Старая и древняя кора объединены с неокортексом через своеобразные переходные зоны, называемые межуточной корой. Эти зоны невелики, а их citoархитектоническое строение крайне своеобразно. Межуточная кора является самостоятельным образованием, которое разделяют на две области: перипалеокортекс и периархикортекс.

К перипалеокортексу относят переходные инсулярные формации, пограничные с препириформной областью. Периаархикортексу принадлежат пресубикулярные и энторинальные области. В самом общем виде расположение этих структур легко определить на фронтальных срезах головного мозга бобра *рис. 13, а*.

Архикортекс, палеокортекс и межуточные зоны занимают значительную часть полушария только у животных с лиссэнцефальным мозгом. Так, у ежа площадь обонятельного мозга и межуточной коры составляет 68%, а у кролика — 43%. Однако в развитом гирифицированном мозге собаки все древние и переходные отделы коры составляют не более 16%, а у приматов от — 12 до 4% поверхности полушария. Если сравнить приматов с различным уровнем развития головного мозга, то станут заметны различия между количественным развитием неокортекса и других корковых структур переднего мозга *рис. 4–6*. Так, в лиссэнцефальном мозге лемура архи- и палеокортекс составляют почти треть корковых структур. Зато в гирифицированном мозге гиббона размеры аналогичных образований в десятки раз меньше развитого неокортекса *рис. 13*.

Необходимо подчеркнуть, что весь комплекс палео- и архикортекса является центральным представительством обонятельной системы. Эти структуры возникли в эволюции как аналитические центры основной обонятельной системы. Собственно говоря, у первичноводных позвоночных весь передний мозг представляет собой мозговой конец обонятельного анализатора *рис. 1*. Эта специализация сохраняется у большинства позвоночных, но с увеличением размера переднего мозга нарастают связи с другими церебральными центрами. Однако только у млекопитающих, в связи с появлением неокортекса, функции анализа обонятельных сигналов стали дополняться представительством моторных и сенсорных систем. Это означает, что в процессе эволюции передний мозг постепенно расширял свои функции, дублируя другие специализированные центры нервной системы. При этом происходила дифференцировка неокортекса для выполнения аналитических функций и контроля за произвольными движениями.

Одной из характерных черт строения мозга приматов является незначительное развитие обонятельной системы, или обонятельного мозга (rhinencephalon) *рис. 15*. По размерам обонятельной системы приматы очень заметно уступают грызунам, копытным, хищным, сумчатым и однопроходным. У макросматиков обонятельная луковица (bulbus olfactorius) обычно содержит полость, которая продолжается внутри обонятельного тракта (tractus olfactorius) и соединяется с латеральными желудочками (ventriculus lateralis) полушарий переднего мозга.

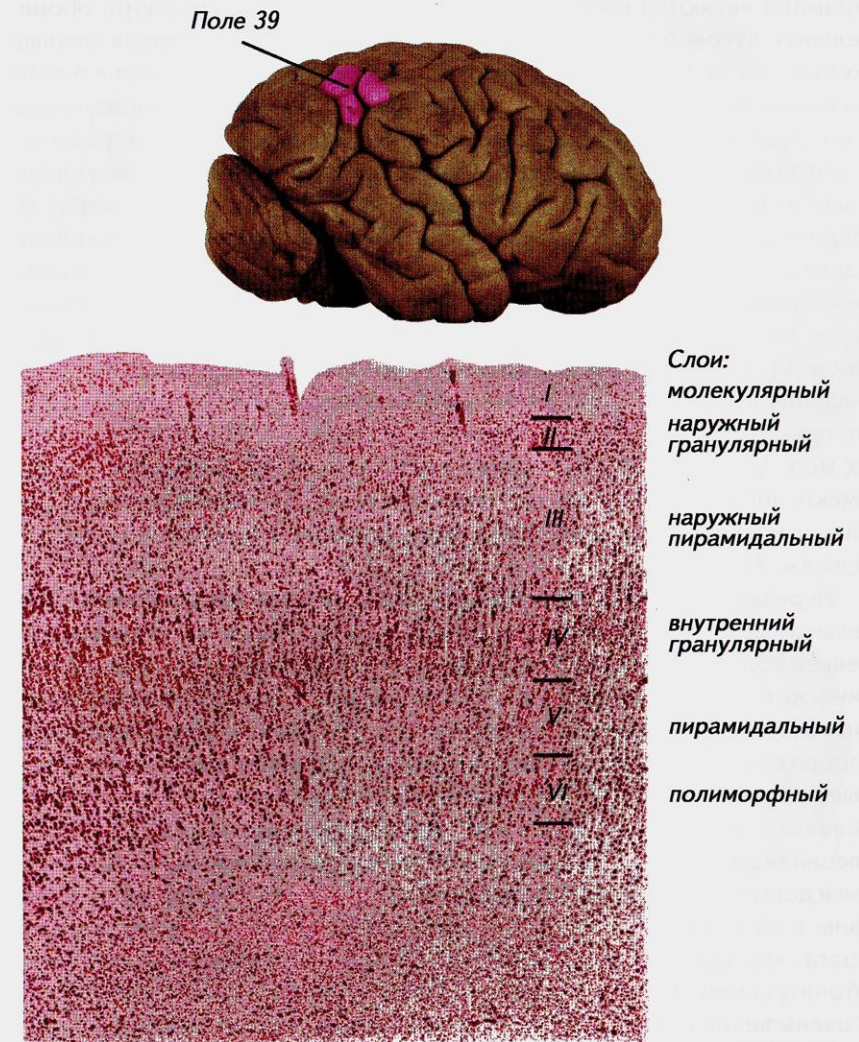


Рис. 14. Головной мозг и цитоархитектоника неокортикального поля 39 из головного мозга шимпанзе (*Pan troglodytes*).

На срезах неокортекса, окрашенных по методу Ниссля, прекрасно различимы основные слои неокортекса. В простейшем случае их идентификация не вызывает никаких сомнений. Однако проблема состоит в том, что функционально различные поля отличаются друг от друга по толщине отдельных слоёв, форме клеток и вертикальной организации слоёв. В ряде случаев отдельные слои могут разделяться на несколько подслоёв *рис. 16*.

Приматы являются микросматиками, поэтому полостей внутри обонятельных луковиц и трактов у взрослых животных нет. Обонятельные желудочки появляются у приматов только в период эмбрионального развития, но обычно облитерируются уже к рождению. Обонятельный тракт приматов каудально разделяется на два компонента: латеральный и медиальный. Они соответственно примыкают к латеральной и медиальной обонятельным извилинам (*gyrus olfactorius lateralis et medialis*). Медиальная извилина идёт поперечно, а латеральная — прилежит к ринальной борозде и расположена продольно  рис. 15. Обонятельный бугорок у приматов не виден, так как слишком увеличены височные доли. Тем не менее у приматов обонятельный бугорок есть, как и у других микросматиков. Он обнаружен даже у китообразных, полностью лишённых обоняния. Невысокий уровень развития обонятельной системы приматов и китообразных столь показателен, что позволяет относить их мозг к лобно-кортикальному типу. Все остальные млекопитающие имеют лобно-бульбарный тип строения мозга. В первом случае ростральный полюс мозга образован неокортексом, а во втором — обонятельной луковицей.

Неразвитость обонятельной системы приматов опосредована длительным эволюционным периодом обитания на деревьях. В кронах деревьев роль обоняния существенно снижается, а зрения, слуха и соматической чувствительности — повышается. Однако обонятельная система приматов далеко не рудиментарна. В отличие от хоботных и китообразных, у приматов существуют хорошо выраженные обонятельные луковицы, тракты и вторичные обонятельные центры. Кроме обонятельного эпителия, у приматов развит вомероназальный орган, специализированный на рецепции половых феромонов. Как основной, так и дополнительный органы обоняния структурно-функционально связаны с палеокортексом — наиболее древним типом коры переднего мозга, как указывалось выше. В связи с этим корреляция величины обонятельной луковицы с размерами палеокортекса положительна и очень велика (+0,821). По размерам обонятельная луковица слабо коррелирует с архикортексом, а с межзачаточной корой и неокортексом корреляция отрицательна (Филимонов, 1949). Это говорит о том, что обонятельный анализатор у млекопитающих практически не связан с неокортексом. У приматов эта ситуация усугубляется огромным неокортексом. Неокортекс и межзачаточная кора приматов имеют самую большую абсолютную площадь поверхности среди млекопитающих (за исключением китообразных). По абсолютным размерам архикортекса приматы занимают второе место, а по величине палеокортекса уступают почти всем отрядам млекопитающих. Эти данные свидетельствуют о том, что основной тенденцией эволюционного прогресса приматов

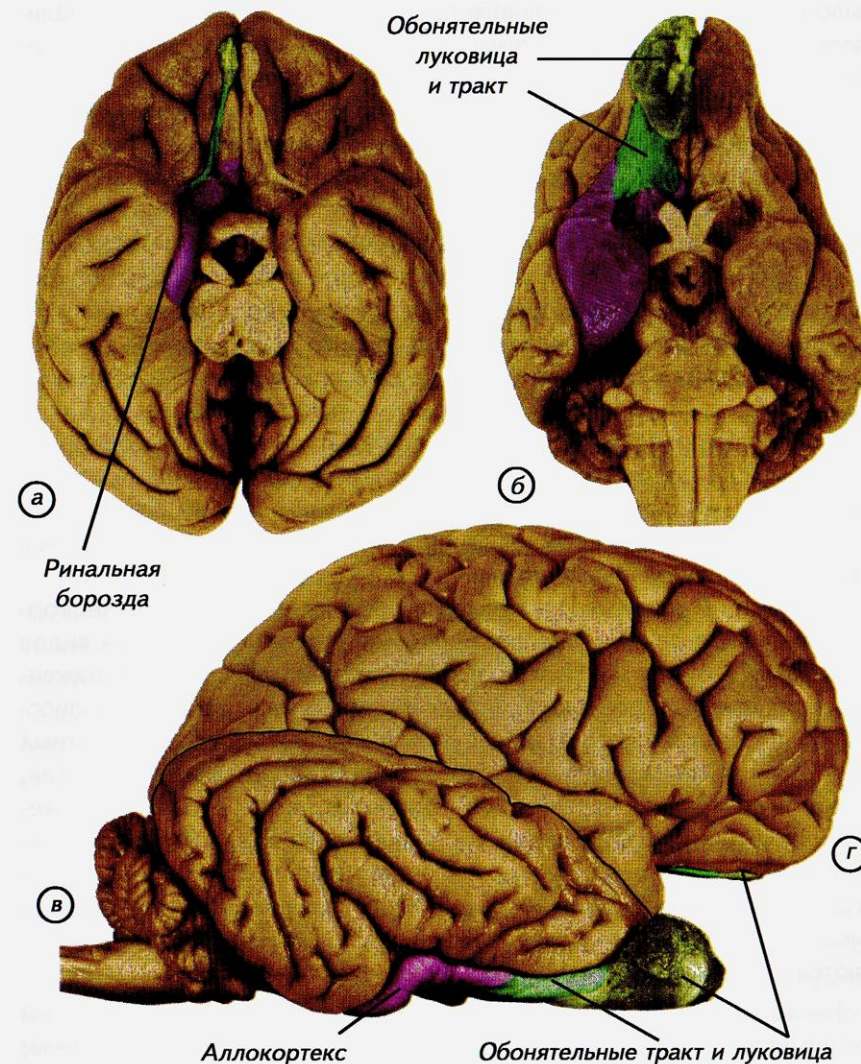


Рис. 15. Особенности организации обонятельных центров.

а — павиан гамадрил (*Papio hamadryas*); б, в — собака (*Canis lupus familiaris*); г — шимпанзе (*Pan troglodytes*).

У приматов обонятельная система и весь аллокортекс развиты намного меньше, чем у большинства млекопитающих. Обонятельная система выполняет функции анализа как запахов, так и половых феромонов, влияя на сексуальную активность приматов.

было развитие неокортикального представительства основных анализаторов, сенсомоторной системы и ассоциативных центров. Доля неокортекса у приматов намного больше, чем у других млекопитающих. Так, у ежа площадь новой коры составляет 32%, у кролика — 56%, у собаки — 84%, у приматов — до 96% поверхности полушария, поэтому следует несколько подробнее остановиться на строении неокортекса приматов.

Вполне понятно, что у млекопитающих большую часть поверхности полушария переднего мозга занимает неокортекс *рис. 14*. Неокортекс отличается не только шестислойной корой, но и эмбриональным развитием. Неокортекс закладывается позднее других корковых образований. В закладке эмбриональной коры только к концу 2-го месяца развития человека формируется выраженная корковая пластинка и появляются зачатки некоторых слоёв. Неокортекс активнее всего формируется во II и III триместре развития приматов и сопровождается индивидуализацией гирификации коры. Сформированный неокортекс отличается стабильным строением, которое может модифицироваться в разных функциональных полях.

Рассмотрим строение неокортекса несколько подробнее. Неокортекс млекопитающих имеет шестислойное строение. У разных видов кора может значительно различаться как по толщине, так и по выраженности отдельных слоёв *рис. 5, 6*. Известно, что у животных с лиссэнцефальным мозгом поперечник коры часто больше, чем у животных с полушариями переднего мозга, имеющими борозды и извилины. Так, у бобров поперечник коры несколько больше, чем у человека и медведя, а у дельфина афалины почти в 2 раза меньше. При всём разнообразии вариантов строения неокортекса шестислойность коры млекопитающих не вызывает сомнения *рис. 5, 6*. Каждый слой неокортекса имеет особую форму, размер и расположение клеток, которые изменяются в разных функциональных полях *рис. 14*:

- I — молекулярный слой (*lamina molecularis, lamina zonalis*) — самый наружный слой коры, который содержит редкие клеточные тела;
- II — наружный гранулярный слой (*lamina granularis externa*) состоит из небольших и плотно расположенных клеточных тел. В моторных областях этот слой может включать небольшие пирамидные клетки, которые распространяют свои волокна на поверхности мозга или в молекулярном слое;
- III — наружный пирамидальный слой, или слой наружных пирамид (*lamina pyramidalis externa*). В нём преобладают пирамидные нейроны, которые крупнее во внутренних зонах слоя и мельче в наружных;

- IV — внутренний гранулярный слой (*lamina granularis interna*) состоит из плотно расположенных как пирамидных, так и непиримидных клеток;
- V — пирамидальный слой (*lamina pyramidalis*). В этом слое расположены преимущественно клетки округлой формы, которые посылают свои волокна к пирамидным нейронам;
- VI — слой полиморфных клеток (*lamina multiformis*), в котором находятся веретеновидные, округлые и модифицированные пирамидные клетки.

В неокортексе млекопитающих есть пирамидные клетки, отсутствующие в мозге других позвоночных. Особенно крупные пирамидные нейроны моторной коры носят название клеток Беца. Эти нейроны посылают свои длинные отростки к мотонейронам спинного мозга и в двигательные ядра черепно-мозговых нервов. Это крупные клетки, отростки которых могут оканчиваться непосредственно на двигательных нейронах спинного мозга. Гигантский размер клеток Беца предопределён масштабами метаболической и функциональной активности.

Неокортекс млекопитающих различается по толщине и выраженности клеточных слоёв. Они могут сливаться вместе или разделяться на несколько подслоёв в зависимости от функциональной принадлежности каждого поля. Даже у относительно близких видов в функционально одинаковых полях неокортекса можно обнаружить цитоархитектонические различия. При этом совершенно необязательно, чтобы стратификация коры гирифицированного мозга была организована сложнее, чем лиссэнцефального.

Кора млекопитающих неоднородна даже в пределах одного полушария и имеет различный клеточный состав. Это позволило выделить в ней специфические однотипно организованные центры — цитоархитектонические поля *рис. 5, 6, 13, 14*. Каждое морфологическое поле коры соответствует представительству конкретного периферического анализатора, ассоциативной или моторной зоне. Специализированные поля коры имеют цитоархитектонические особенности расположения нейронов, которые могут различаться по форме и размеру. В моторных полях коры есть крупные пирамидные нейроны, отсутствующие в других областях неокортекса.

Наглядным примером как сложности цитоархитектонических исследований, так и глубины локальной дифференцировки неокортекса может послужить небольшой участок коры мозга тигра *рис. 16*. Я специально привожу обзорную фотографию гистологического среза очень маленького, но неоднородного участка неокортекса. На ней видны четыре участка неокортекса (*Ri, Re, Lp и Spl*), которые выделены по

citoархитектоническим критериям. Различия между полями зависят от взаимного расположения и формы нейронов, толщины слоёв или подслоёв, количества клеток в слое и межслойных промежутков. Однако для понимания функциональной специализации поля необходимо окрасить отростки нейронов и проследить их пути в другие центры мозга, а затем и до периферических органов-мишеней. После этого обычно проводят проверочные эксперименты по разрушению интересующих участков коры и тщательно отслеживают их поведенческие или функциональные результаты. Завершение этой большой работы происходит при составлении citoархитектонических карт мозга, которые показывают локализацию полей и функций в мозге животного.

Между сенсорными и моторными зонами коры расположены интегративные участки, которые объединяют входы этих областей и определяют выполнение специализированных видоспецифичных функций. В мозге млекопитающих эти области называют ассоциативными зонами коры. Они не связаны с конкретными анализаторами или моторными функциями, представляют собой «надстройку» над остальными участками неокортекса и являются местом сосредоточения когнитивных, мыслительных процессов и зонами хранения индивидуальной и «видовой» памяти. Кора позволяет млекопитающим точнее и детальнее анализировать сигналы, приходящие из внешней среды и от внутренних органов, что лежит в основе сложного поведения и мышления человека. Однако для становления сложного поведения недостаточно только улучшения анализа рецепторных сигналов. Необходима глубокая интеграция всей информации, поступающей в мозг. Эти функции выполняет кора за счёт широких связей между её нейронами. Подсчитано, что на каждый мотонейрон приходится до 2000 вставочных нейронов, которые позволяют согласовывать активность отдельных клеток. Таким образом, увеличение размеров коры и формирование её слоистой структуры повысили качество обработки поступающей в мозг информации и интегрировали активность отдельных его структур. На этом морфологическом субстрате возникло новое качество мозга — способность к синтетической деятельности.

Надо отметить значительную изменчивость и самих полей. В зависимости от того, какая система анализаторов доминирует у данного вида, изменяется и её представительство в коре полушарий переднего мозга. Например, у ночных обезьян затылочные зрительные поля достигают огромных размеров и являются доминирующими образованиями в полушариях переднего мозга. У летучих мышей преобладают слуховые поля. Они могут занимать значительную часть общей площади коры. Размеры полей неокортекса всегда коррелируют со степенью развития

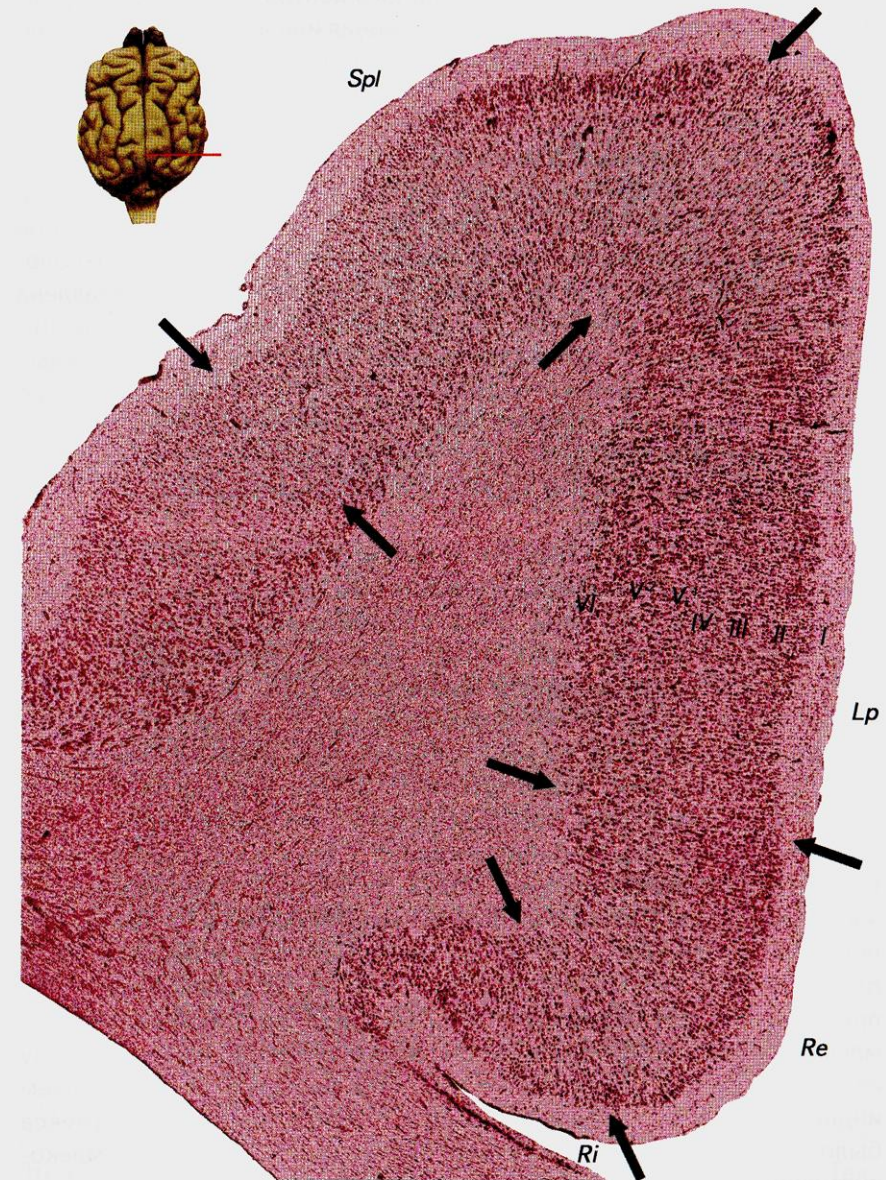


Рис. 16. Пример расположения citoархитектонических границ между полями неокортекса на примере мозга тигра (*Pantera tigris*).

На врезке мозга тигра с дорсальной поверхности показана область прохождения citoархитектонического среза. Объяснения в тексте.

конкретного органа чувств или моторного центра. Чем большую роль в жизни вида играет определённая сенсорная или двигательная специализация, тем большую площадь поверхности неокортекса занимает представительство этой системы.

Внутренняя организация полей неокортекса у животных не менее сложна, чем у человека. Даже у лиссэнцефальных животных существуют специализированные подполя, обслуживающие отдельные участки сенсорных органов. Примером может быть строение соматосенсорной коры мыши, которая отвечает за механорецепцию вибрисс, расположенных на мордочке. Каждая вибрисса соматотопически представлена в коре небольшим бочонком или клубочком. Аналогичным образом организовано представительство пальцев и ладонек у енота: каждый палец и отдельная ладонная подушечка имеют в соматосенсорной коре самостоятельное поле, причём большая часть полей выделяется небольшими бороздами. Функциональная специализация полей неокортекса привела к цитоархитектоническому, а затем и анатомическому обособлению фрагментов коры.

Таким образом, поля коры головного мозга подразделены на функциональные зоны, связанные с конкретным органом или его частью. Функциональные зоны коры имеют упорядоченное внутреннее строение. В каждой зоне или поле можно выделить своеобразные модули вертикальной упорядоченности организации коры. В самом обычном случае модуль представляет собой колонку, в которую включаются клетки, расположенные по всей толщине коры. Колонкой минимального размера обычно считают группу из 110 нейронов, расположенных между парой капилляров, проходящих через поперечник коры. Клетки колонок связаны с обработкой конкретного сигнала и рассматриваются как локальный функциональный модуль. Более низкий уровень организации уже связан с межклеточным взаимодействием на уровне нейронов. Для неокортекса известны закономерности появления шипиков на отростках нейронов при развитии животных в обогащённой среде или при обучении. Чем богаче впечатлениями среда, в которой развивается млекопитающее, тем больше межклеточных контактов возникает между нейронами коры. Существование субстрата, связанного с сохранением индивидуального опыта, показывает, что возникновение неокортекса было ключом к расширению приспособительных возможностей млекопитающих.



1.4. Цитоархитектонические поля

Под поверхностью полушарий переднего мозга всех млекопитающих располагаются корковые структуры. Они содержат тела различных по форме нейронов, упакованных в шесть слоёв. Толщина неокортекса в разных участках мозга неодинакова, что определяется размерами отдельных слоёв  *рис. 17*. Эти особенности строения различных участков коры обусловлены функциями неокортекса. Дело в том, что каждый участок неокортекса выполняет строго определённую биологическую задачу. Центральные части полушарий заняты сенсомоторным управлением двигательной активностью, затылочные — анализом зрительных сигналов, а височные — обработкой слуховой информации. Такая специализация обусловлена волокнами, которые приходят из соответствующих органов чувств или подкорковых ядер. Двигательные центры коры наоборот — снабжают своими волокнами периферические ядра и центры. По этой причине структура различных участков неокортекса немного различается по вертикальной упаковке нейронов  *рис. 17–19*. Особенности строения и расположения тел клеток в слоях, толщина самих слоёв и волоконных промежутков между ними морфологически отражают функциональную специализацию неокортекса. Эти признаки используют для цитоархитектонического выделения специализированных полей, что затем проверяется в острых экспериментах или по результатам травматизации головного мозга.

У представителей отряда приматов неокортекс имеет разные размеры. У лиссэнцефальной игрушки он составляет 85,3% коры *рис. 7* , у шимпанзе — 93,3%, у макаки — 93%, у человека — 95,9% (Филимонов, 1949). Это показывает, что даже в лиссэнцефальном неокортексе приматов обнаруживается специфичность количественной организации. Уровень гирификации, как отмечалось выше, не является строгой характеристикой мозга приматов. Так, у домашней собаки с мозгом массой 95 г борозд и извилин намного больше, чем у макаки с мозгом массой 90 г *рис. 5* . У приматов основными характеристиками неокортекса стали его относительные размеры и толщина коры. Даже поверхностное сравнение организации неокортекса демонстрирует, что у приматов кора обычно намного толще, чем у других млекопитающих. Это не значит, что нет исключений среди грызунов или копытных. Так, у человекообразных обезьян неокортекс тоньше, а у бобра он толще, чем у человека. Однако в неокортексе приматов клетки расположены плотнее, слои чётче выражены, а глиальных клеток намного больше, чем у других млекопитающих *рис. 5, 6* .

Познакомиться с различиями в строении неокортекса приматов удобнее всего на конкретном примере. Рассмотрим мозг некротной обезьяны — чёрного мангобея. В нём существуют цитоархитектонически дифференцированные области — поля, отражающие локализацию функций неокортекса  рис. 17. Они, как уже говорилось выше, различаются внутри мозга по организации слоёв, форме нейронов, плотности их расположения и толщине промежуточных слоёв. Эти особенности строения разных участков неокортекса отражают функциональную специализацию полей. Так, зрительное поле 17 в IV слое образует три подслоя, которые стали широко известны под названием стриарной коры  рис. 17, в. Рядом с первичным зрительным полем (поле 17), куда приходят отростки нейронов из наружного коленчатого тела, расположено поле 18, уже не получающее волокон из этого ядра. По этой причине IV слой неокортекса принимает свой обычный вид, характерный для всего неокортекса. Зона перехода от поля 18 к полю 17 легко устанавливается по своеобразной «вилке» IV слоя коры  рис. 17, г. Ещё заметнее различия между цитоархитектоническими полями мозга мангобея при сравнении зрительных и слуховых полей  рис. 17. Можно было бы ожидать, что корковая часть зрительного и слухового анализаторов должна быть устроена похожим образом. Это кажется вероятным, поскольку они выполняют сходные функции обработки периферических сигналов. Оказывается, общих механизмов физиологического кодирования информации, получаемой от периферических анализаторов, недостаточно для появления структурного сходства в строении коры. В слуховом поле 42 расслоения IV слоя и высокой плотности расположения тел клеток нет, а толщина коры почти в 2 раза больше  рис. 17. Эти различия в организации неокортекса используются для создания видоспецифичных морфофункциональных карт поверхности головного мозга  рис. 18, 19.

Вполне понятно, что большие различия в размерах головного мозга приматов не могут не сказываться на строении неокортекса  рис. 7. Вместе с тем одна из особенностей организации неокортекса приматов состоит в том, что основные морфофункциональные отделы мозга встречаются во всех группах. Главные цитоархитектонические образования лобных, височных, затылочных, теменных и островковых долей мозга неизменно встречаются у приматов как Старого, так и Нового Света. Даже в лиссэнцефальном мозге игрушки массой около 10 г насчитывается почти 50 неокортикальных полей. Это сближает мозг игрушки как с более высокоорганизованными приматами, так и с человеком (Brodman, 1925).

Суть прогрессивных изменений мозга в ряду приматов сводится к количественному увеличению размеров мозга и дифференцировке

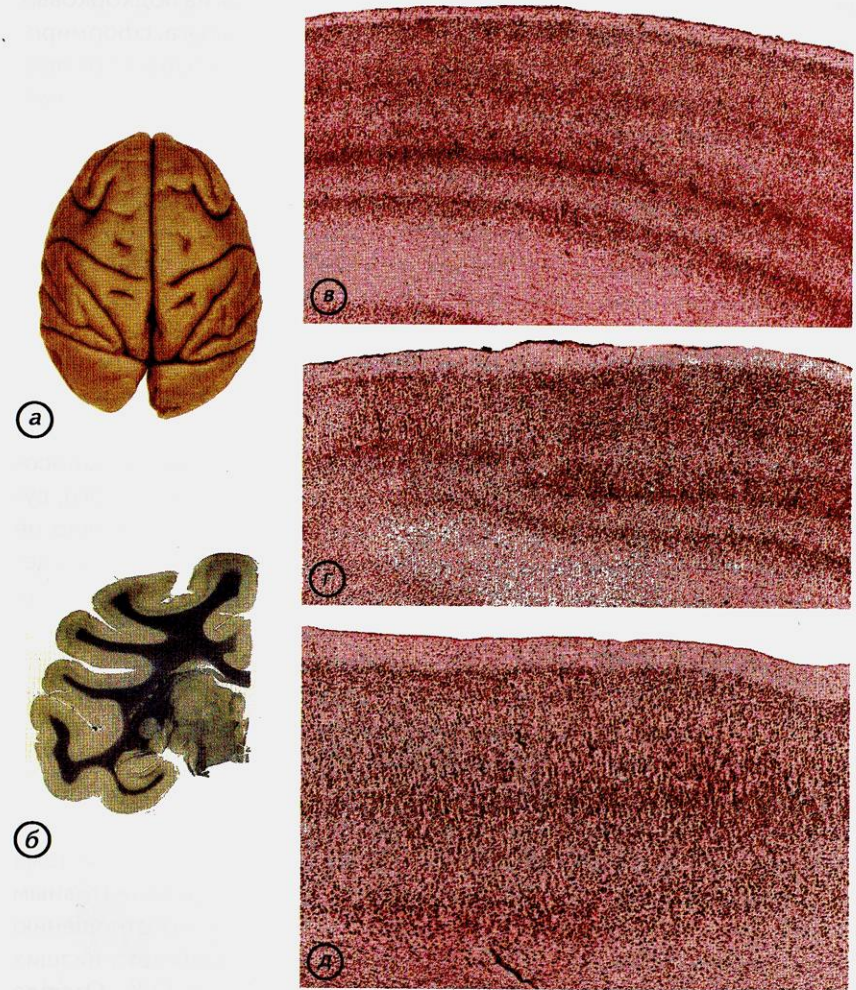


Рис. 17. Головной мозг (а) и обзорный гистологический срез (б) мозга чёрного мангобея (*Cercopithecus fuliginosus*). Рядом расположены увеличенные цитоархитектонические срезы через поле 17 (в), переходный участок неокортекса между полями 17 и 18 (г) и 42 (д). Окраска обзорного среза по Шпильмейеру, увеличенных полей — по Ниссля.

На гистологических срезах хорошо видны особенности организации морфофункциональных полей неокортекса, которые лежат в основе создания цитоархитектонических карт  рис. 18.

новых полей и подполей неокортекса. Нервная система и масса тела приматов увеличиваются параллельно, что сказывается на подкорковых образованиях мозга. Базальные структуры переднего мозга, сформировавшиеся в связи с развитием кортикальных структур, возрастают пропорционально размерам неокортекса, а древние центры ствола изменяются намного медленнее. Примером могут служить относительные размеры ретикулярной формации ствола и коры в сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих. По сравнению с ежом у человека ретикулярная формация увеличилась в 60 раз, а кора переднего мозга — в 240 раз (Амунц, 1959). Очевидно, несмотря на превалирование эволюционных изменений в коре, подкорковые образования модифицируются постепенно.

Надо учитывать, что у приматов корково-подкорковые отношения далеко не так однозначны, как представлялось основоположникам цитоархитектоники. В 20-е годы XX столетия традиционно считалось, что подкорковые центры в ряду от низших приматов до человека особенно не изменяются ни по строению, ни по функциям. Более того, существовала уверенность, что степень развития подкорковых ядер не зависит от уровня организации коры, поэтому основное внимание уделялось изучению неокортекса (Vogt C., Vogt O., 1941). Это заблуждение отчасти развеяли исследования Н.С. Преображенской, Л.А. Кукуева, В.В. Амунц, Ф.А. Поёмного и В.П. Зворыкина в 40–70-е годы XX в. Приведу только один пример, который затрагивает постоянно обсуждаемое в литературе «доказательство» гоминидизации мозга антропоидов и человека.

У человека относительные размеры зрительных полей неокортекса намного меньше, чем у приматов. На этом основании сложилось представление, что у человека в процессе гоминидизации зрительная система не прогрессировала, а мозг увеличивался благодаря ассоциативным центрам. Если объединить данные разных авторов, то по отношению ко всей поверхности полушария затылочная область занимает у низших обезьян 24%, у высших — 21,5%, а у человека только 12%. Отсюда вытекает замечательный вывод об «остановке развития» или даже об относительной «редукции» зрительной системы в ходе эволюции человека. Это утверждение неверно хотя бы потому, что зрение у приматов является ведущей системой афферентации и несопоставимо по важности с обонянием и слухом. Вместе с тем эмоциональное отрицание нелепостей всегда приятно подкреплять фактами, которые получил ещё 70 лет назад Ф.А. Поёмный (1940). В количественных исследованиях зрительной системы он затронул корково-подкорковые отношения у приматов и человека. Он сопоставил размеры коркового зрительного

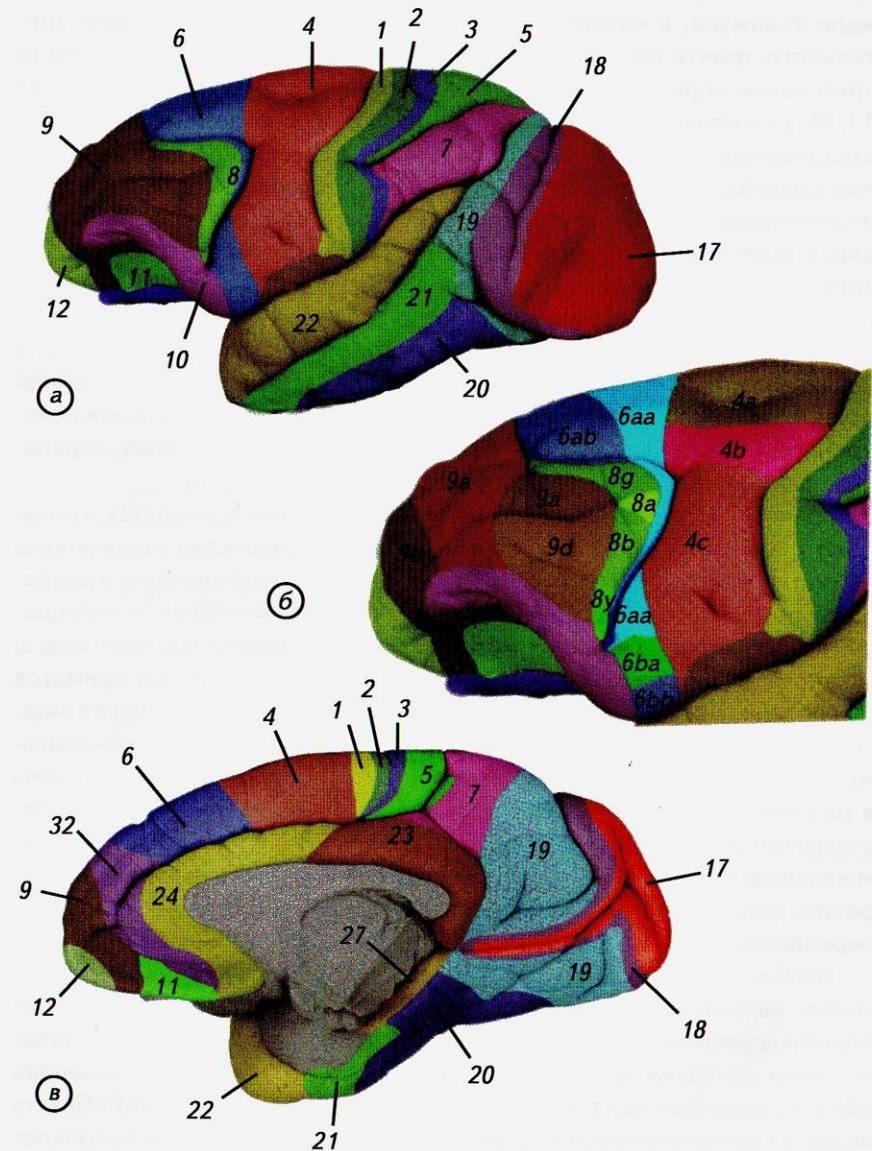


Рис. 18. Поля неокортекса, нанесённые на латеральную (а, б) и медиальную (в) поверхность переднего мозга зелёной мартышки (*Cercopithecus callithricus*). Карта составлена по границам полей, принятых К. Бродманом (а, в), подполя даны по работам О. Фохта (б), с изменениями.

поля 17 и латерального коленчатого тела (*corpus geniculatum laterale* — ядро таламуса, в котором происходит переключение волокон зрительного тракта по пути в кору). Отношение площади поверхности зрительной коры к размеру коленчатого тела составило у гамадрила 11,14, у шимпанзе 18,8, а у человека 23,5. Это означает, что ни о какой «остановке развития» не может быть и речи. Зрительная система гоминид развивалась теми же темпами, что и у архаичных приматов. При этом непрерывно возрастала роль коры в анализе зрительной информации, что доказывается увеличением корковой части зрительного анализатора. Следовательно, у гоминид происходила не задержка или остановка развития корковой части зрительной системы, а опережающий рост сенсомоторных, слуховых и ассоциативных областей. Скорость эволюции «незрительных» центров была намного выше, чем затылочной доли, хотя и она интенсивно увеличивалась. Такая эволюционная асинхронность роста часто вводит в заблуждение исследователей, ограничивающихся только одной структурой изучаемого мозга.

Границы полей, выявляемых на гистологических препаратах, совпадают с функционально специализированными участками неокортекса приматов, поэтому цитоархитектонические карты головного мозга отражают представительство разных органов чувств, моторных и ассоциативных центров. Располагая морфофункциональными картами мозга, можно оценить основные тенденции эволюции неокортекса приматов и человека. Воспользуемся цитоархитектонической картой мозга мартишки, созданной К. Бродманном, и сопоставим её с функциональными полями  рис. 20. Сведения о функциональных полях получены в различных экспериментальных исследованиях, например, при сопоставлении локальных разрушений участков коры с наблюдаемыми изменениями поведения. Иногда проводят прямую стимуляцию коры микроэлектродами или маркируют связи отдела при помощи красителей, передвигающихся по отросткам нейронов.

Наиболее очевидным образованием неокортекса, типичным для приматов, является зрительная область, расположенная на затылочном полюсе приматов — поля 17, 18 и 19  рис. 17. Со зрительными затылочными центрами граничит теменная область. У мартишки теменная область включает поля 5 и 7  рис. 20. Считается, что эта область является филогенетически новым отделом мозга приматов и выполняет довольно сложные функции. Поля 5 и 7, представляющие верхнюю теменную долю, отвечают за формирование целенаправленных действий, понимание сигналов и пространственных задач. Эти зоны коры формируют побудительные сигналы к действию и контролируют оценку расстояния до предметов, глубину и ориентацию в пространстве. Нижняя теменная доля у приматов определяет способность правильно

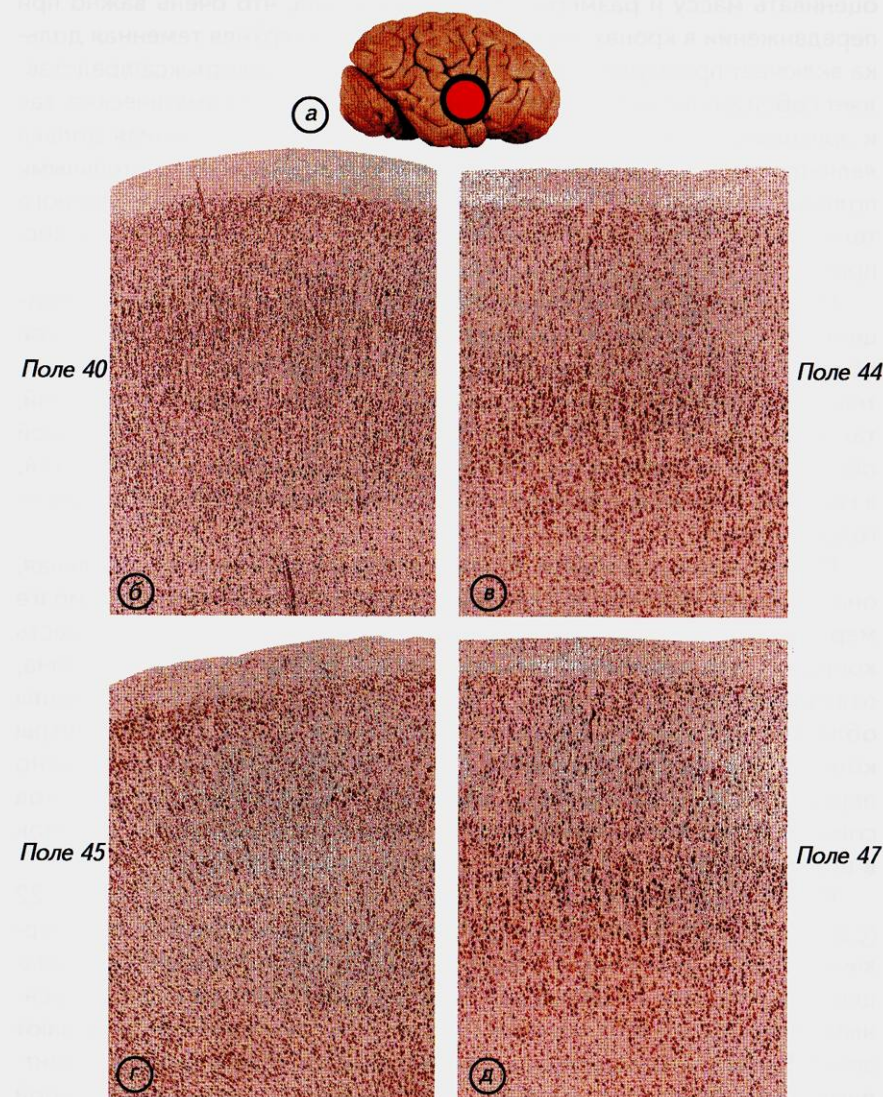


Рис. 19. Цитоархитектонические различия близлежащих полей неокортекса шимпанзе (*Pan troglodytes*). На латеральной поверхности обозначена зона локализации полей (а).

Поля неокортекса: б — 40, в — 44, г — 45, д — 47. Несмотря на близкое расположение, поля имеют глубокие цитоархитектонические различия в стратификации тел нейронов, что обусловлено разными функциями структур.

оценивать массу и размеры собственного тела, что очень важно при передвижении в кронах деревьев. У мартышки верхняя теменная доля включает преимущественно поле 5. Эта зона неокортекса представляет собой аналитический центр, интегрирующий как соматические, так и зрительные сенсорные сигналы. По сути верхняя теменная доля является ассоциативной надстройкой над соматическими и зрительными полями неокортекса. Она участвует в понимании схемы собственного тела, анализе проприоцептивных и оптико-вестибулярных сигналов, восприятии формы и взаимного расположения предметов.

Ростральнее теменных полей мозга у мартышки расположена постцентральная область, включающая поля 1, 2 и 3 (рис. 20). В этой области мозга приматов расположены центры сенсомоторной чувствительности с жёсткой соматотопической локализацией как сенсорной, так и моторной составляющей. В верхних отделах постцентральной области локализованы сенсомоторные центры нижних конечностей, в средних — живота, груди, спины и верхних конечностей, а в нижних — головы и лица.

Предцентральная область приматов преимущественно двигательная, она включает поля 4 и 6 (рис. 20). Двигательные центры в мозге мартышки расположены в такой последовательности: верхняя часть координирует управление нижними конечностями, за ними идёт зона, отвечающая за мускулатуру шеи и туловища, ниже локализованы области контроля верхних конечностей, а в самом низу — центры контроля мускулатуры головы и лица. В зоне поля 6 расположено переднее адверсионное поле. Его возбуждение вынуждает приматов совершать согласованные повороты головы, туловища и глазных яблок в сторону, противоположную раздражаемому полушарию.

В височной области зелёной мартышки расположены поля 20–22 (рис. 20). В дорсальной части височных извилин локализованы первичные и вторичные слуховые поля, имеющие тонотопическую организацию. Это означает, что каждая слуховая частота представлена собственным участком коры. У человека первичное слуховое поле называют зоной Вернике. Слуховые поля перекрываются вестибулярными центрами, которые располагаются преимущественно в средней височной извилине. Вестибулярные центры анализируют сигналы, поступающие от полукружных каналов и гравитационного рецептора. Сопоставление этих сигналов с сенсомоторной и зрительной информацией определяет стратегию движений приматов. Экспериментальное разрушение этой зоны вызывает корковое вестибулярное головокружение. В передней части височной области лежит вкусовое поле, запоминающее вкус и тип пищи. Нижняя часть височной доли не имеет прямых сенсорных или

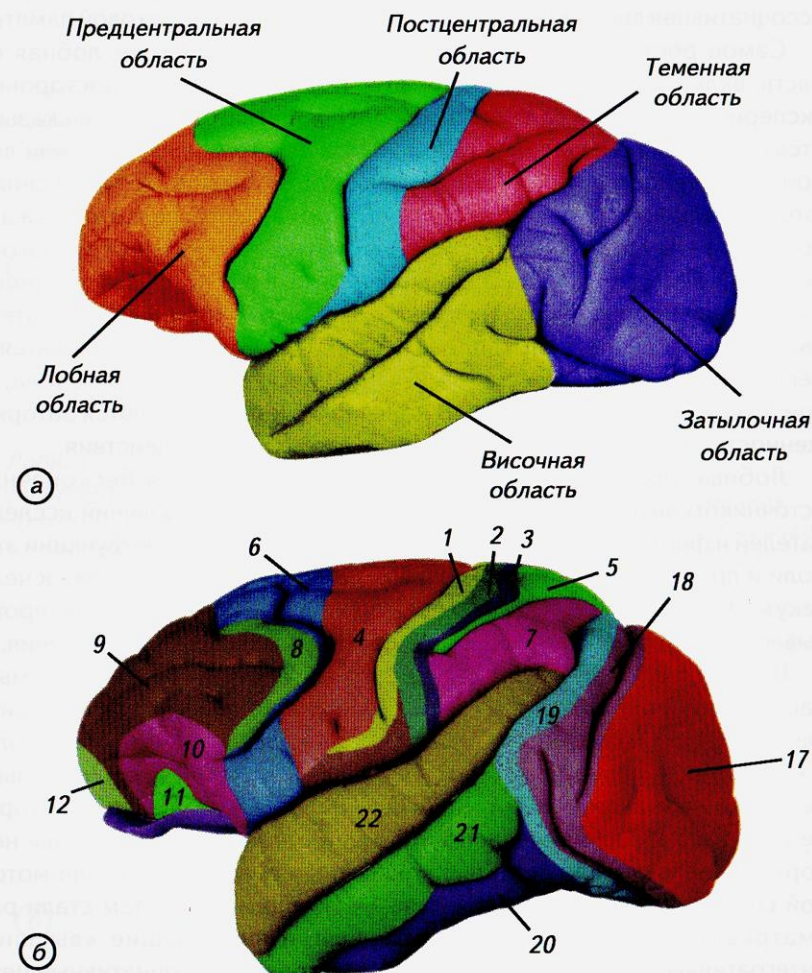


Рис. 20. Функциональные (а) и цитоархитектонические поля (б) на латеральной поверхности головного мозга зелёной мартышки (*Cercopithecus callithricus*).

Границы функциональных полей совпадают с основными цитоархитектоническими разделами неокортекса. Отдельные поля внутри отделов отражают тонкую функциональную специализацию участков неокортекса и могут эволюционировать независимо.

моторных связей. Её удаление не вызывает заметных нарушений в поведении, за исключением сонливости и галлюцинаций (у человека). Это ассоциативная височная кора, связанная с пищевой и слуховой памятью.

Самое роstralное положение у мартышки занимает лобная область, включающая поля 8, 9, 10, 11 и 12 *рис. 20*. Одностороннее экспериментальное удаление этих полей у приматов почти не сказывается на общем поведении животного. При двустороннем удалении лобной области всегда изменяются характер и поведение, а также снижаются интеллектуальные способности. Лобная доля является важным ассоциативным центром, контролирующим индивидуальный опыт и особенности поведения. Подопытные животные испытывают трудности с интеграцией движений, утрачивают давно приобретённые двигательные навыки и личный опыт, плохо обучаются. Животные становятся то беспомощными, то агрессивными. Они часто теряют в массе тела, но при этом крайне прожорливы. В конечном счёте развиваются заторможенность, апатия, акинезия и расстройства в выборе действия.

Лобные области неокортекса приматов являются бесконечным источником авантюрного вдохновения для многих поколений исследователей и фантастов. Кажутся очевидными ассоциативные функции этой доли и простой принцип: «чем больше лобные доли, тем ближе к человеку». Эта идея, удобная своей прямолинейностью и простотой, пронизывает весь антропогенез и приматологию с момента их появления.

В связи с этим ассоциативные центры мозга приматов имеет смысл рассмотреть подробнее *рис. 21*. В морфологии мозга млекопитающих хорошо известен факт множественности ассоциативных полей в неокортексе переднего мозга. На заре неврологии ассоциативными центрами называли участки мозга, стимуляция или удаление которых не вызывало никакой очевидной реакции организма. Такие зоны неокортекса нельзя было связать с конкретным анализатором или моторной системой. Сначала их называли «молчащими», а затем стали рассматривать как ассоциативные центры, выполняющие «высшие» интегративные функции. В 30-е годы XX столетия ассоциативные центры выделили в самостоятельный объект исследования, и появилось загадочное направление нейробиологии под названием «высшая нервная деятельность». Из мифической рефлекторной дуги никакого понимания работы ассоциативных центров не возникло, но нелепое название осталось. Высшую нервную деятельность от «низшей», врождённых инстинктов, нейрогормональных и подкорковых центров мозга можно отделить только в воспалённом воображении одичавших рефлексологов. Поэтому обсуждать умозрительные построения вокруг тривиального факта электрической возбудимости нейронов не имеет смысла. Биологический смысл имеет рассмотрение эволюционных изменений

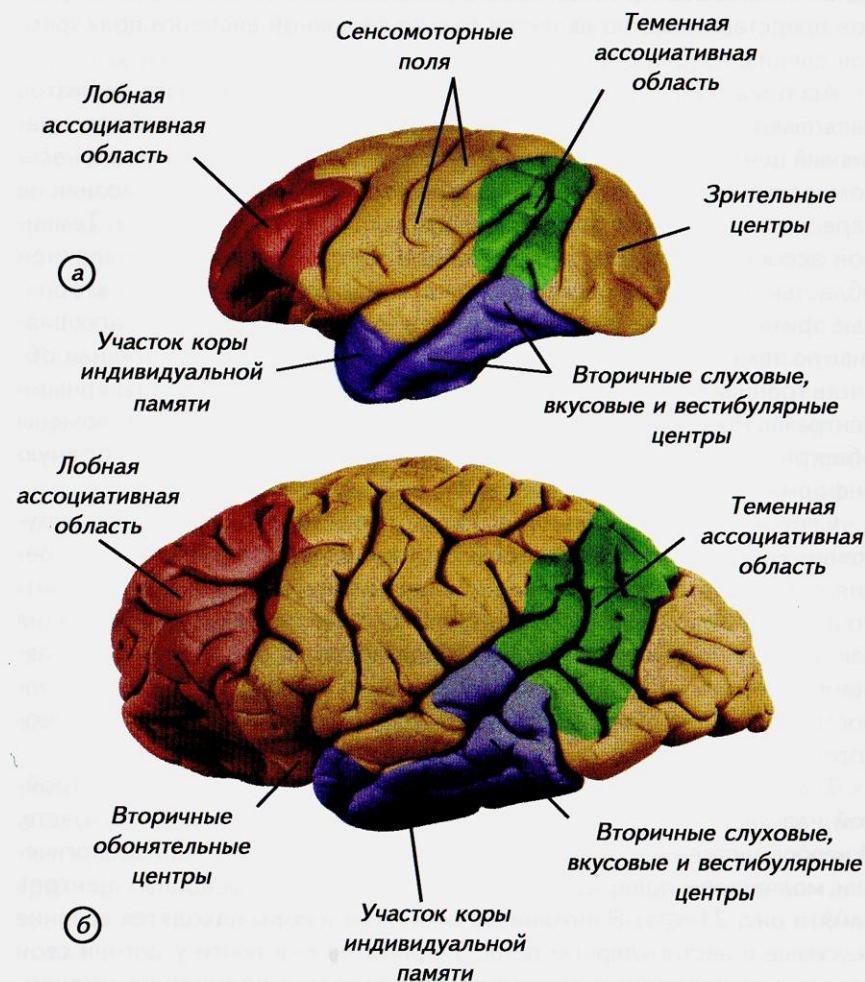


Рис. 21. Расположение ассоциативных и «молчащих» полей на латеральной поверхности головного мозга павиана гамадрила (*Papio hamadryas*; а) и орангутана (*Pongo pygmaeus pygmaeus*; б).

Области с аналогичными функциями у обоих видов окрашены одинаково. В основе персонификации поведения приматов лежат индивидуальный опыт, накапливаемый преимущественно в височной области, повседневная ассоциативная активность теменной доли и редко используемые ассоциативные лобные области.

в организации ассоциативных центров головного мозга различных приматов и человека. При этом необходимо постоянно помнить, что корковое представительство является только вершиной айсберга подкорковой специализации большого мозга.

Ассоциативных участков неокортекса в головном мозге приматов несколько. Наиболее древним является не лобный, а теменной ассоциативный центр *рис. 21*. Его удаётся обнаружить даже в мозге насекомоядных, не говоря уже о лиссэнцефальных приматах. Он возник на перекрёстке очень важных анализаторных полей неокортекса. Теменной ассоциативный центр каудальным краем граничит с затылочной областью мозга, где расположены зрительный анализатор и вторичные зрительные центры. Считается, что часть поля 19 входит в ассоциативную теменную область. С вентральной стороны ассоциативная область граничит с вторичными слуховыми, вкусовыми и вестибулярными центрами. Ростральнее теменного ассоциативного центра расположены обширные сенсомоторные поля, получающие практически полную информацию о состоянии тела животного или человека.

Следовательно, теменной ассоциативный центр находится в окружении коркового представительства важнейших органов чувств: зрения, осязания, слуха, вкуса и вестибулярного анализатора. Одновременно в теменной ассоциативный центр поступает различная информация как о состоянии организма, так и о переменах во внешнем мире. Сравнение возбуждений и выбор тактики повседневного поведения полностью зависят от этого древнейшего ассоциативного образования неокортекса.

Теменной ассоциативный центр является своеобразной надстройкой над аналитическими системами, обслуживающими органы чувств. В непосредственной близости от него лежит обширное «физиологически молчащее» поле, которое является одним из основных центров памяти *рис. 21*. В нижней части височной коры находятся древние вкусовые и вестибулярные поля. У приматов они почти утратили свои первичные функции и трансформировались в хранилища индивидуального опыта животного.

Необходимо уточнить, что для целого ряда низших приматов вкусовая память до настоящего времени играет очень важную роль. Многие обезьяны поедают токсичные листья деревьев. При таком типе питания необходимо точно знать объём пищи, не вызывающий отравления. Если он достигнут, то надо переходить на новое растение, содержащее другой токсин. При своевременном перемещении с одного растения на другое приматы умудряются безопасно и долго питаться токсичными листьями. Для такого сложного типа питания просто необходима раз-

витая вкусовая память. Вероятно, предки современных приматов использовали именно этот тип питания. В противном случае довольно трудно объяснить причины возникновения столь развитой коры в области вкусовых центров.

Не стоит забывать и о таком неустаревавшем высшими приматами корковом ресурсе, как вестибулярный аппарат, который представлен в «слуховой» части неокортекса. У обитающих на земле приматов нагрузка на вестибулярный аппарат несопоставима с условиями жизни на деревьях. В связи с этим большая часть «вестибулярного» неокортекса стала использоваться слуховой системой или превратилась в хранилище индивидуальной памяти.

Таким образом, в процессе эволюции теменная ассоциативная область сложилась как неокортикальная надстройка над первичными и вторичными сенсорными системами. Её функция состоит в принятии повседневных решений, не связанных с продолжительным планированием. Для принятия таких «тактических» решений вполне достаточно специализированной памяти используемых органов чувств и индивидуального опыта как животных, так и человека. Именно поэтому теменная ассоциативная область хищных, копытных и низших приматов намного превосходит по размерам лобную ассоциативную область. У высших приматов теменной и лобный ассоциативные центры почти равны по линейным размерам и объёму неокортекса. Только у человека лобные ассоциативные центры преобладают над теменными, но это характерно далеко не для всей популяции *рис. 22*.

Лобные ассоциативные центры примыкают только к одной аналитической системе — обонянию, но даже в этом случае речь идёт только о косвенных связях с вторичными и третичными обонятельными центрами (Савельев, 2005а, б). По сути дела лобные ассоциативные области граничат только с двигательными полями, управляющими сложным движением глаз, рук, головы, половыми органами, мимикой и речью. Учитывая связи лобной ассоциативной области, можно с уверенностью предположить, что она сложилась у приматов как центр управления сверхсложным половым поведением. В него были включены множество моторных алгоритмов, анализ мимической мускулатуры и половая обонятельная коммуникация. У низших приматов лобные ассоциативные центры намного меньше, чем у человека, а большую часть доли занимают специализированные моторные поля, как у большинства хищных и копытных. У высших приматов и человека существует специальный огромный пучок внутримозговых волокон, связывающих зрительные затылочные доли с лобными ассоциативными центрами (Савельев, 1996). У низших приматов эти пучки волокон выражены значительно слабее,

чем у шимпанзе, горилл и орангутанов. По-видимому, развитие связи лобных ассоциативных полей с затылочной зрительной областью были специфическим приобретением приматов, которые стали основой образного мышления у ранних гоминид и современного человека.

Таким образом, у приматов функционально развиты два выраженных ассоциативных центра: один находится в теменной, другой — в лобной области неокортекса. Теменной ассоциативный центр выбирает повседневные стратегии поведения и является своеобразной «рабочей ассоциативной лошадкой», которая имеет ограниченные ресурсы, но справляется с ежедневными проблемами питания, избегания опасности и т. д. Как правило, этого вполне достаточно для выживания в стабильной среде обитания. Лобные ассоциативные области мобилизуются при размножении в условиях конкуренции и установлении иерархических отношений. Эта резервная система по загадочным причинам интенсивно эволюционировала у высших приматов и человека. Оба ассоциативных комплекса интегрированы с архаичными центрами вкуса и вестибулярного аппарата, утратившими у приматов свои первичные функции и играющими роль центров памяти. Столь простая схема организации ассоциативных центров мозга приматов и человека далеко не исчерпывает всей сложности проблемы. Ассоциативные области очень неоднородны. Они состоят из множества цитоархитектонически различных полей, эволюционирующих относительно независимо  рис. 22.

Поля лобной области приматов были многократно исследованы за прошедшее столетие. Ни у кого из исследователей мозга не вызывает сомнений связь организации лобной области с наиболее сложными формами поведения. Поэтому закрепилось представление о том, что размеры лобной области определяют способность конкретного вида приматов к ассоциативным формам поведения. Однако лобная область весьма неоднородна, а её эволюция намного сложнее по сравнению со столь примитивной схемой.

Кора лобной области приматов и человека имеет общие черты строения, связанные с организацией III слоя, и может быть легко отделена по цитоархитектоническим характеристикам от прилежащих отделов. Это позволяет объединить лобную область как самостоятельный отдел, имеющий выраженные отличия, которые появились ещё в пренатальный период развития (Кононова, 1962). Такая дифференциация неокортекса лобной доли соблюдается как у приматов, так и у человека. В условном ряду приматов относительная величина поверхности лобной доли по отношению ко всей поверхности полушарий непрерывно возрастает. У игрунки лобная область составляет 9,3%, у мартышек — 12%, у гиббона и орангутана она равна 13,7%, у шимпанзе — 14,5%, у человека — 24–25% площади всего полушария.

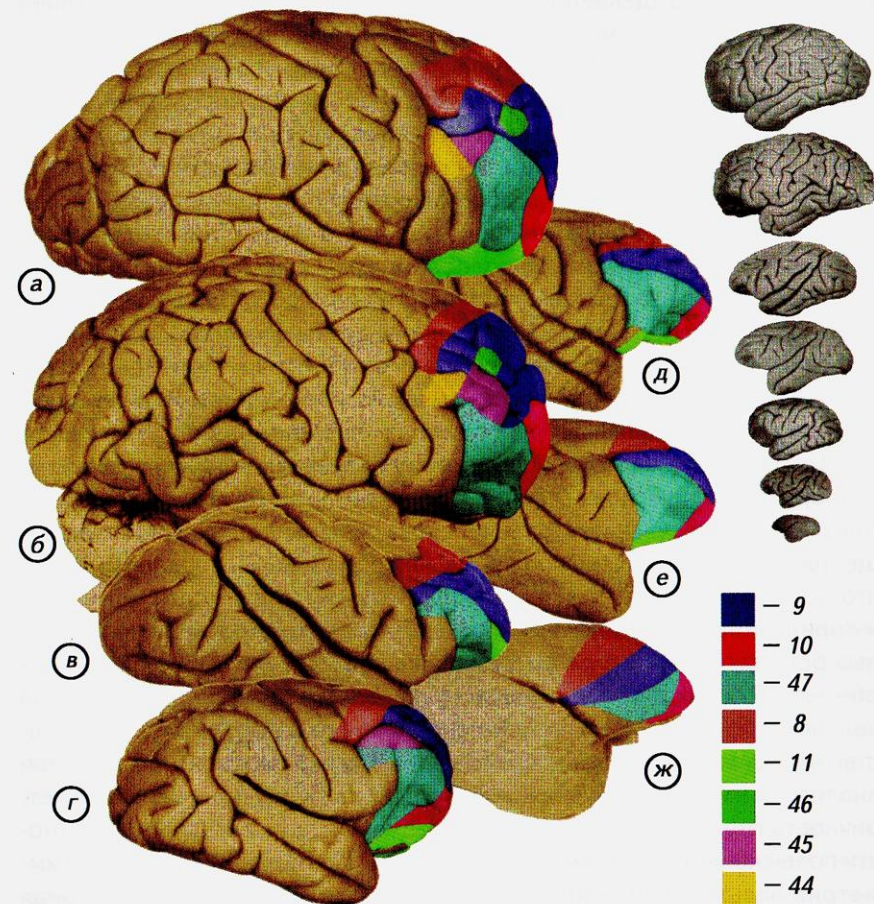


Рис. 22. Цитоархитектонические поля лобной области головного мозга приматов (границы полей по Кононовой, 1962, с изменениями).

а — шимпанзе (*Pan troglodytes*); б — орангутан (*Pongo pygmaeus pygmaeus*); в — павиан гамадрил (*Papio hamadryas*); г — гиббон носатый (*Hylobates nasutus*); д — макака резус (*Macaca rhesus*); е — чёрный мангобей (*Cercopithecus fuliginosus*); ж — игрунка (*Callithrix jacchus*). Цитоархитектонические поля обозначены на непропорционально увеличенных фотографиях мозга. Реальное соотношение размеров показано в правой колонке фотографий. Каждое поле имеет цвет, который совпадает во всех приведённых случаях. Подполя не обозначены.

Несмотря на общность цитоархитектонического строения, в коре лобной области выделяется множество полей и подполей, что указывает на функциональную неоднородность этого отдела переднего мозга. У взрослого человека можно идентифицировать 10 цитоархитектонических полей, многие из которых имеют более дробную структуру — подполя. Между полями и подполями находятся нечёткие переходные зоны, свидетельствующие как о происхождении каждой из структур, так и о функциональной взаимосвязи полей.

В ряду приматов число полей непрерывно возрастает от лиссэнцефального мозга игрунки к мозгу орангутана и шимпанзе *рис. 22*, но даже у шимпанзе дифференцировка лобной области на подполя выражена хуже, чем у человека. Ещё одним отличием человека от приматов является наличие роstralных ветвей сильвиевой борозды, разделяющих нижнюю лобную извилину на сегменты. Для мозга гориллы, орангутана и шимпанзе передние ветви сильвиевой борозды неизвестны. Тем не менее у высших приматов расположение лобных полей, их цитоархитектоническое строение и тип гирификации полушарий весьма близки к человеку. Приматов и человека объединяет типичное преимущественное расположение полей лобной области на поверхности мозга, что не так выражено у других млекопитающих. У орангутана, шимпанзе и гориллы на поверхности лобной области находятся мелкие третичные бороздки, хорошо развитые у человека и отсутствующие у низших обезьян. Это означает, что индивидуальная изменчивость неокортекса человекообразных обезьян близка к человеческой *рис. 26*. Сходство между мозгом высших приматов и человека особенно заметно при анализе симметрии лобных долей. Только у высших приматов асимметричность гирификации полушарий и изменчивость площади поверхности полей неокортекса сходна с человеком. У остальных приматов асимметрия весьма слабая или отсутствует. У человека межполушарная асимметрия и индивидуальная изменчивость строения лобной доли достигают максимально известного уровня.

Учитывая общую тенденцию увеличения размеров лобной области, необходимо понимать, что многие цитоархитектонические поля мозга приматов эволюционируют автономно. Филогенетически более новые поля 10, 44, 45 и 46 по отношению к лобной области увеличиваются: их относительные размеры у шимпанзе намного больше, чем у павиана или гамадрила. Вместе с тем относительные размеры филогенетически более старых полей могут быть неизменными или даже уменьшаются. Примером эволюционной консервативности может быть поле 9 лобной области *рис. 22*. В мозге обезьян всех изученных отрядов и человека поле 9 составляет 20% площади лобной области. Относительные

размеры наиболее древних полей лобной области (8, 11 и 47) в ряду приматов уменьшаются. Например, поверхность поля 8 в мозге игрунки занимает 18%, у шимпанзе — 15%, у человека только 8%. На относительную автономность эволюции полей коры лобной области указывают различия в организации полей низших и высших приматов. Так, у игрунки, макаки и мангобея поля 44, 45 и 46 отсутствуют, а у гамадрила поля 44 и 45 нельзя идентифицировать. Зато у гиббона с мозгом, почти вдвое меньшим, чем у мангобея (100 и 190 г), поля 44 и 45 выявляются хорошо.

Таким образом, исследование морфофункционального строения коры поверхности полушарий показало, что мозг приматов построен по общему для млекопитающих архетипу. Представителей отряда отличают размеры затылочной, височной и лобной долей головного мозга. Эволюция мозга приматов сопровождалась появлением новых функциональных полей и ассоциативных центров. Все эти события были опосредованы условиями выживания архаичных приматов. Тем не менее перечисленных здесь скромных отличий оказалось достаточно для начала формирования мозга человека.

1.5. Обезьянья борозда

Начиная со времён Ч. Дарвина сторонники эволюционной теории стремились найти яркие общие признаки, которые бы легко доказывали общность происхождения приматов и человека. Противники теории эволюции постоянно подбирали свидетельства, подчёркивавшие непреодолимые различия между мозгом человека и обезьян. На этом благодатном для дискуссий фоне и сложился миф об «обезьяньей» борозде.

История «обезьяньей» борозды началась с морфологического исследования П. Грациоле (Gratiolet, 1854). Занимаясь изучением гирификации мозга человека и животных, он впервые описал так называемые переходные извилины, связывающие затылочную долю мозга с теменной и височной. Под переходными извилинами П. Грациоле понимал небольшие бороздки неокортекса, скрытые под затылочной покрывкой (operculum) *рис. 23, 24*. Он считал, что оперкуляризация затылочной доли и наличие переходных извилин являются специфическими признаками для мозга приматов. Вскоре после работ П. Грациоле появилась эволюционная теория Ч. Дарвина, которая стимулировала поиск свидетельств происхождения человека от животных. Вполне понятно, что доказательство сформированности «обезьяньих» борозд в мозге человека блестяще подтвердило бы модную теорию. Неудивительно, что в 1882 г. Н. Рюдингер (Rudinger, 1882) теоретически предположил возможность существования «атавистической обезьяньей борозды»

у человека. Н. Рюдингер был последовательным сторонником эволюционной точки зрения на происхождение человека и поэтому призывал учёных искать подтверждения новой теории на неврологическом материале. После публичного заявления Н. Рюдингера нейроанатомы и антропологи стали интенсивно разыскивать «обезьяньи рудименты» в мозге человека. Поиски «обезьяньих» следов велись так интенсивно, что к концу XIX в. в затылочной области мозга человека не осталось ни одной складки неокортекса, не заподозренной в эволюционной связи с «обезьяньей» бороздой.

«Обезьянья» борозда в мозге человека никак не находилась, а научные дискуссии на эту тему становились всё острее (Cunningham, 1890, 1891). В начале XX в. создалось впечатление, что решение вопроса локализации «обезьяньей» борозды в мозге человека найдено. Блестящий невролог Элиот Смит исследовал неокортекс человека и на анатомических разрезах выделил 50 полей, ставших основой его атласа (Smith, 1904, 1907). При создании атласа мозга Э. Смит изучал изменчивость затылочной доли человека на достаточно большой выборке из мозга феллахов и суданских негров (Smith, 1904). Он установил, что в обеих этнических группах часто встречается небольшая борозда полулунной формы (*sulcus lunatus*). Анатомические разрезы через эту борозду показали, что её край совпадает с границей стриарного поля (*area striata*). Обнаружив такую ситуацию более чем в 90% случаев, Э. Смит гомологизировал полулунную борозду мозга человека и «обезьянью» борозду приматов. «Обезьянья» борозда в мозге человека всегда рассматривалась как атавистическая, поэтому Э. Смит не сомневался, что её можно обнаружить только у наиболее примитивных народов. Найдя гомолог «обезьяньей» борозды у феллахов, Э. Смит «доказал их примитивность» и создал приём для неврологической дифференцировки «низших» рас от «высших».

Каждая крупная этническая группа людей всегда стремилась научно-образно обосновать своё превосходство над окружающими народами, поэтому у Э. Смита появилось множество последователей. Уже в 1910 г. Д. Мурфи изучил 20 негритянских полушарий и в 11 случаях обнаружил «обезьянью» борозду (Murphy, 1910). Более обширное исследование С. Поунтера и Д. Кигана, проведённое через 5 лет, выявило «обезьянью» борозду у 90% американских негров (Poynter, Keegan, 1915). Столь же «эволюционно отсталым» народом в 1926 г. оказались китайцы (Schell-shear, 1926), а затем и австралийские аборигены (Woollard, 1929). Огромное влияние на мнение многих авторов оказало исследование К. Бродманна, проведённое ещё в 1909 г. (Brodmann, 1909). К. Бродманн был известен как создатель сравнительной цитоархитектоники

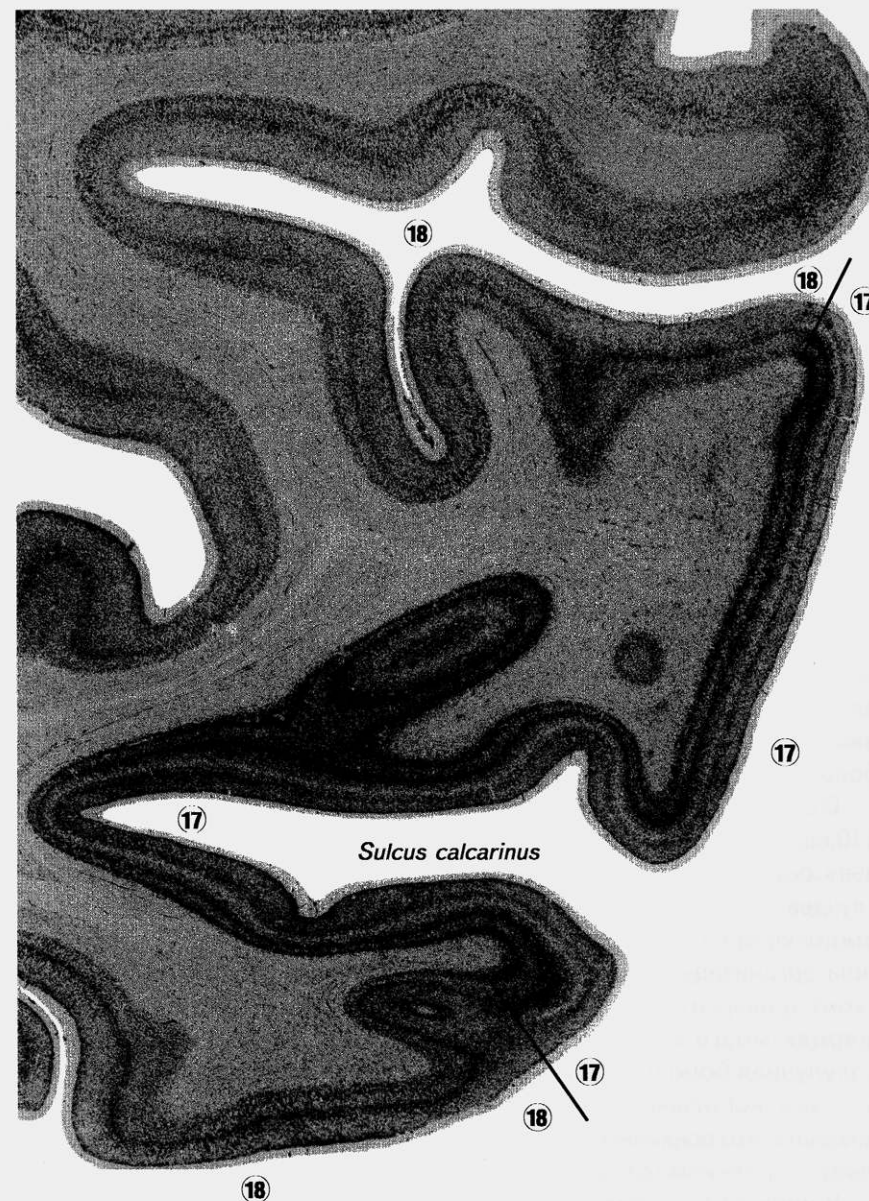


Рис. 23. Цитоархитектоника затылочной доли мозга орангутана.

Срез прошёл через шпорную борозду (*sulcus calcarinus*), полностью занятую стриарным (*area striata*), или первичным зрительным полем (17). Номерами обозначены поля затылочной доли, линиями — границы между ними.

млекопитающих. Он одним из первых детально проанализировал поля неокортекса приматов и человека. Его авторитет был очень высок, поэтому результаты исследований принимались на веру почти безоговорочно. К. Бродманн показал, что у человека поле 17 практически никогда не выходит на наружную поверхность полушария, как у приматов. Эти выводы были сделаны им при изучении двух полушарий мозга европейцев. Исследуя головной мозг аборигенов острова Ява, К. Бродманн обнаружил, что их «обезьянья» борозда достигает длины 4–5 см и выходит на наружную поверхность полушария. Такие форма и расположение «обезьяньей» борозды типичны для большинства орангутанов *рис. 11* , но не для человека. Потрясённый своим открытием, К. Бродманн причислил яванцев к «примитивным» расам, что стало решающим аргументом для более поверхностных исследователей.

К 20-м годам XX в. казалось, что возникла полная ясность с эволюционной историей «обезьяньей» борозды. По мнению большинства исследователей, гомологом «обезьяньей» борозды приматов является полулунная борозда человека. Полулунную борозду считали своеобразным эволюционным клеймом, позволяющим рассортировать расы и этносы по уровню развития. Принцип использовался очень простой: «Чем больше выражена "обезьянья" борозда, тем примитивнее раса или этнос». Следуя этой смелой идее, в мозге европейцев «обезьянья» борозда должна быть выражена значительно меньше, чем у «примитивных» народов. Вполне естественно, что такие данные были подтверждены большинством известных европейских неврологов.

Одним из первых исследователей «обезьяньей» борозды в мозге 110 европейцев был Р. Антони (Antony, 1917). Он показал, что «обезьянья» борозда встречается у психически здоровых европейцев в 67% случаев, а у душевнобольных в 40%. Автор посчитал, что психические отклонения связаны со значительным нарушением приматного архетипа организации мозга. Немного ранее Хаяши и Накамура из Токийского университета опубликовали работу, выполненную на 280 полушариях мозга японцев (Савельев, 2005а). Они обнаружили, что полулунная борозда встречается у здоровых японцев в 57% случаев, а у душевнобольных на 4,6% чаще. Японские исследователи пытались доказать, что психические отклонения связаны с примитивным «обезьяньим» строением головного мозга.

В мифологии «обезьяньей» борозды особое место занимает вопрос симметрии. Все исследователи «обезьяньей» борозды отмечали, что она появляется чаще слева, чем справа. При этом существует выраженная связь между симметрией «обезьяньей» борозды и уровнем развития мозга. Для приматов и «низших» рас типично симметричное строение

«обезьяньей» борозды в левом и правом полушариях мозга, а для «высших» рас — большая асимметрия. В правом полушарии мозга «высших» рас «обезьянья» борозда встречается в 7 раз реже, чем в левом. Понятно, что для сторонников расовых теорий, самым симметричным оказался мозг высших приматов и негров.

Описанное выше научное единство в отношении к проблеме «обезьяньей» борозды было нарушено исследователями из Советской России. Они стремились доказать, что «обезьянья» борозда с одинаковой частотой встречается у всех народов и даже у гениальных личностей. Выдающиеся доказательства расового равенства были получены в результате многолетних трудов сектора морфологии Института по изучению мозга (впоследствии им. В.М. Бехтерева) в Ленинграде. Эти работы начались с описания В.М. Бехтеревым «обезьяньей» борозды в затылочных долях мозга Д.И. Менделеева. Затем Л.Я. Пинес, Л.С. Гольдин, Г.З. Левин и другие исследователи из этого института показали, что у 72% русских в северо-западной части СССР встречается «обезьянья» борозда. При этом в $\frac{2}{3}$ всех исследованных случаев она симметрична, что говорит о близости к приматам. Иначе говоря, в мозге русского населения «обезьянья» борозда встречается чаще, чем у монголоидов, но немного реже, чем у негров (Левин, 1934). Доказывая, что «обезьянья» борозда «ни в коем случае не является признаком низкого морфологического развития мозга», эти замечательные исследователи нашли её в мозге Д.И. Менделеева, академиков В.В. Бартольда, А.Ф. Кони, В.М. Шимкевича и многих других выдающихся личностей (Гольдин, 1934; Левин, 1934; Пинес, 1934).

Исследования, проведённые в Ленинградском институте по изучению мозга, лишний раз доказали, что поверхностное анатомирование борозд и извилин мозга человека может легко привести к любым желаемым результатам. В зависимости от социального заказа неадекватными методами можно доказать как расовые различия, так и всеобщее равенство. Парадоксально, что в то же время уже были опубликованы работы И.Н. Филимонова, сделанные на цитоархитектонических сериях срезов мозга человека. До работ И.Н. Филимонова все описанные выше результаты были получены при помощи поверхностного изучения анатомии борозд и извилин. Полулунной бороздой у человека называли любую складку неокортекса, похожую по расположению на «обезьянью» борозду приматов. Описывая «обезьянью» борозду человека, большинство авторов никаких объективных критериев её реального присутствия не приводили. После публикации работы П. Грациоле за последующие 70 лет никто так и не удосужился выделить цитоархитектонические критерии «обезьяньей» борозды и провести гистологическое изучение

этой проблемы. Несколько полушарий мозга человека, исследованные К. Бродманном, внятного ответа о природе «обезьяньей» борозды не дали (Brodmann, 1909). На скромном материале К. Бродманн не обнаружил выхода поля 17 на наружную поверхность полушария и однозначно «обезьяньей» борозды у человека не выявил.

И.Н. Филимонов исследовал цитоархитектонические серии 13 полушарий мозга человека. Были использованы 6 полушарий мозга русских, 4 — китайцев, 2 — бурят и 1 — еврея. И.Н. Филимонов показал, что поле 17 (area striata), как правило, выходит на затылочную поверхность полушария мозга человека. Казалось бы, это сближает человека с приматами, а по границе поля 17 должна пройти «обезьянья» борозда. Однако И.Н. Филимонов ни в одном из исследованных случаев её не обнаружил. Поисками «обезьяньей» борозды в мозге человека я занимался в ныне закрытом Институте мозга АМН СССР в Москве. В моём распоряжении было 28 цитоархитектонических серий полушарий мозга человека, включая 6 полушарий, исследованных И.Н. Филимоновым. В работе были изучены полушария мозга русских, немцев, грузин, бурят, евреев и китайцев. Определяли границы полей 17, 18 и 19, которые переносили на поверхность полушария мозга. К сожалению, никаких признаков «обезьяньей» борозды, связанной с затылочными зрительными центрами, мне выявить не удалось.

Таким образом, в трёх независимых цитоархитектонических исследованиях ни разу не удалось идентифицировать «обезьянью» борозду в мозге человека. Был изучен мозг представителей различных рас и этнических групп, обывателей и выдающихся людей, правые и левые полушария. «Обезьянья» борозда и её цитоархитектонический эквивалент во всех исследованных случаях не были обнаружены. По-видимому, «обезьяньей» борозды как видоспецифичного образования неокортекса у человека нет. Из-за большой индивидуальной изменчивости мозга человека неглубокие бороздки могут создавать иллюзию присутствия «обезьяньей» борозды, но цитоархитектоническими методами это не подтверждено.

Отсутствие «обезьяньей» борозды у человека не уменьшает её ценности для характеристики отряда приматов. Отделяемая «обезьяньей» бороздой затылочная доля большинства приматов очень велика и практически лиссэнцефальна. Ещё П. Грациоле называл её затылочным колпачком. «Обезьянья» борозда является одним из стабильных отрядоспецифичных признаков в гирифицированном мозге приматов, поэтому следует рассмотреть морфологию и цитоархитектонику данного образования несколько подробнее рис. 23. В мозге большинства приматов затылочные доли занимают значительную часть полушария.

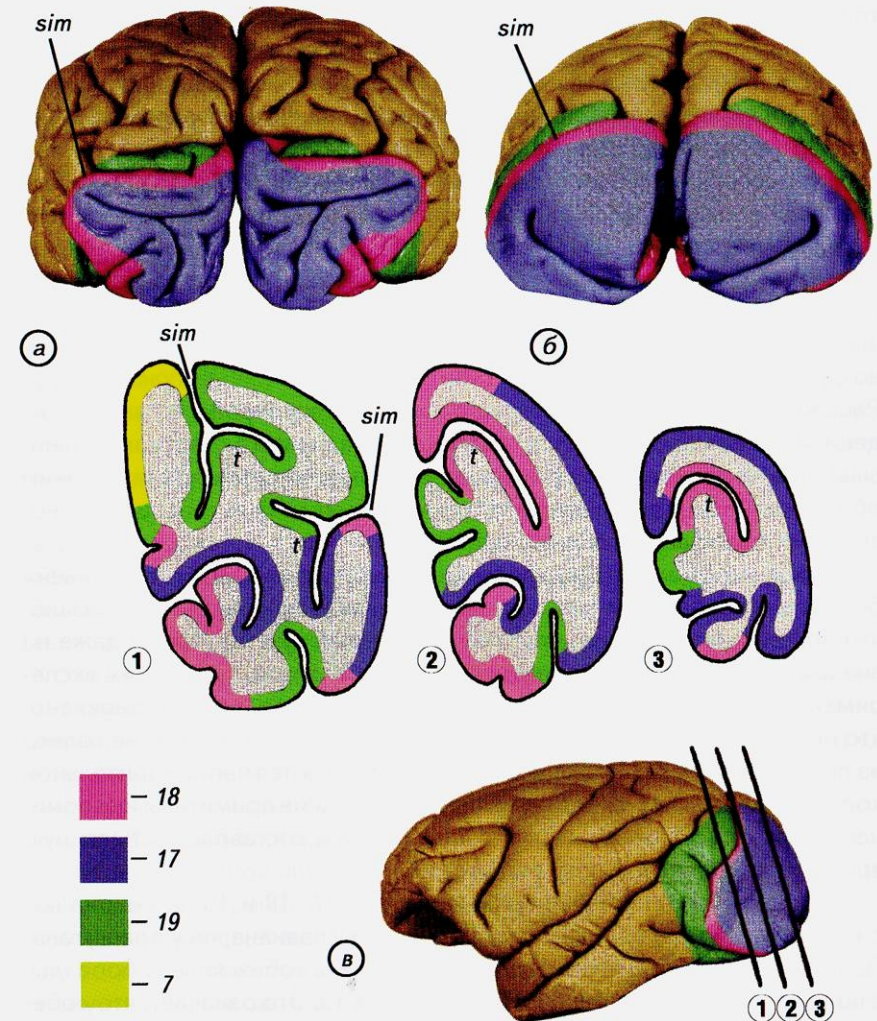


Рис. 24. Принципы организации «обезьяньей» борозды.

Затылочные доли мозга обезьян: а — орангутана; б — павиана гамадрила; в — зелёной мартышки. Номера сечений мозга (1–3) соответствуют срезам, а цвета — цитоархитектоническим полям неокортекса. Вторичное зрительное поле (19) выходит за границы «обезьяньей» борозды, а первичное зрительное поле (17) её не достигает. «Обезьянья» борозда (sim) является анатомической границей покрывки, но не функциональных полей коры. Переходные извилины (t) формируют другие поля неокортекса.

У низших приматов затылочная доля обычно гладкая и не имеет развитой структуры борозд и извилин *рис. 24*. Отсутствие складок неокортекса на поверхности затылочной доли объясняется тем, что это своеобразная покрывка (operculum), прикрывающая спрятанные внутри бороздки и извилины. Это хорошо заметно на фронтальных разрезах затылочной доли зелёной мартышки *рис. 24*. Как у высших, так и у низших приматов покрывка затылочной доли представляет собой разросшееся до гигантских размеров первичное зрительное поле (поле 17, стриарное поле, area striata). Это название возникло в результате первых гистологических исследований мозга человека и приматов. В затылочной доле всегда находили участок коры с необычно большим числом слоёв. Как правило, насчитывали 8, а не 6 слоёв клеток, что связано с разделением IV слоя коры на три подслоя — IV¹, IV², IV³ *рис. 23*. Расслоение IV слоя неокортекса поля 17 обусловлено массовым вхождением волокон, идущих из латерального коленчатого тела (corpus geniculatum laterale), где они переключаются на пути от сетчатки глаза. Таким образом, поле 17 мозга приматов имеет весьма чёткие границы и однозначную зрительную специализацию.

Долго считалось, что это поле совпадает с границами «обезьяньей» борозды. Вместе с тем уже на заре цитоархитектоники было показано, что поле 17 не полностью занимает оперкулярную покрывку даже на внешней стороне полушария *рис. 23*. В физиологических экспериментах по удалению фрагментов коры приматов было установлено, что неокортикальная часть зрительного анализатора состоит не только из поля 17. Ближайшие к нему поля 18 и 19 являются частью зрительной коры и отвечают за цветовосприятие, графические примитивы и запоминание образов. Этот комплекс из трёх полей и составляет затылочную зрительную долю мозга приматов.

Цитоархитектонические границы полей 17, 18 и 19 не совпадают с «обезьяньей» бороздой ни у мартышки, ни у павиана, ни у орангутана. Поле 17 заканчивается раньше каудальной губы «обезьяньей» борозды, а поле 18 окружено широкой полоской поля 19. Это означает, что «обезьянья» борозда не может служить надёжным маркером зрительной доли, которая у приматов намного больше, чем представлялось ранее. Цитоархитектонические границы полей под оперкуляризованным участком неокортекса очень нестабильны. Небольшие переходные извилины (Грациоле) могут быть полями 17, 18 или 19 коры. Эти данные лишний раз подтверждают, что гомологизация борозд и извилин мозга возможна только при сравнительном цитоархитектоническом исследовании.

Ещё более сложна организация борозд и извилин затылочной доли высших приматов *рис. 24*. Оперкуляризирующая поверхность

поля 17 у орангутана покрыта сложной системой борозд и извилин, в которых расположено до 70% зрительной коры. Следовательно, на основании поверхностного анализа рельефа борозд говорить об «уменьшении» относительных размеров зрительных полей в ряду приматов не приходится. Учитывая данные цитоархитектоники, можно попытаться реконструировать события, приведшие к исчезновению «обезьяньей» борозды из мозга человека. В гирифицированном мозге приматов всегда существует выраженная «обезьянья» борозда, являющаяся передней границей оперкулярной пластинки затылочной доли. У человека такого образования нет. Возникает вопрос, могла ли оперкуляризирующая извилина «распрямиться» и «переехать» на медиальную поверхность полушария? Единственной причиной таких метаморфозов мог быть неравномерный рост долей мозга. По-видимому, так и в случае с высшими приматами. Однако оперкуляризирующая извилина не распрямилась и никуда не переехала. Она сохранилась на прежнем месте, а на её поверхности возникли новые борозды и извилины.

Представим себе, что у высших приматов сохранился архаичный вариант строения мозга, а у человека оперкуляризирующий участок поля 17 «передвинулся» на медиальную поверхность полушария. Если бы это произошло, то каудальнее развилки шпорной борозды у человека должно было бы располагаться огромное продолжение поля 17. К сожалению, это не так, а каудальнее дорсальной и вентральной ветвей шпорной борозды лежит небольшой участок коры поля 17, слегка выходящий на затылочную поверхность полушария. Следовательно, у предков человека не могло быть ни развитой «обезьяньей» борозды, ни оперкуляризирующего участка поля 17 на наружной поверхности полушария. Эти признаки характерны для низших приматов, которые очень далеки от основной линии эволюции человека. Из приведённых данных возможны два принципиальных следствия. Во-первых, всех архаичных приматов с «обезьяньей» бороздой в затылочной доле нельзя рассматривать даже в качестве отдалённых предковых форм человека. По-видимому, они могли дать самостоятельную ветвь бипедальных австралопитеков. Во-вторых, отсутствие гипертрофированного поля 17 на наружной поверхности полушария свидетельствует о том, что предки человека прошли весьма своеобразный эволюционный путь.

Следовательно, архаичные предки гоминид не были так глубоко приспособлены к обитанию на деревьях, как представляется в настоящее время. Такая адаптация во всех группах приматов неизменно вызывает зрительную специализацию неокортекса и чрезмерное развитие полей 17, 18 и 19. В качестве единственного объяснения странного «недоразвития» зрительной коры человека можно предположить обитание в подлеске. Скорее всего, архаичные предки человека вели полудревесный

образ жизни и не специализировались в передвижении по деревьям. Последствия этих адаптаций были закреплены в особенностях строения зрительной области неокортекса. Иначе говоря, представляется крайне маловероятным существование среди наших далёких предков столь же специализированных форм как современные мартишки, павианы или орангутаны. Строение их мозга несёт в себе следы довольно ранних и глубоких специализаций приматов, не имевших отношения к гоминидной истории человека.

Таким образом, поверхностный сравнительный обзор показал, что основные принципы гирификации мозга приматов и человека совпадают. Однако в мозге приматов существует множество специализированных образований, никогда не встречающихся у человека. Это свидетельствует о том, что большинство современных приматов долго эволюционировали самостоятельно. Они обладают только отдельными признаками, указывающими на родство с мозгом человека, и не могут быть использованы в качестве «примитивных» или «исходных» форм. Все современные приматы глубоко специализированы и являются очень дальними и косвенными родственниками человека. Вместе с тем именно древняя специализация приматов даёт возможность выявить архаичные следы, позволяющие реконструировать основные этапы эволюции мозга человека.



1.6. Изменчивость мозга приматов

Эволюционное развитие головного мозга построено на тех же принципах, что и остальные органы и системы организма позвоночных. Учитывая тканевую специфичность нервной системы, можно перейти к особенностям мозга приматов. В основе биологической эволюции лежит изменчивость. Чем выше популяционная, групповая или индивидуальная изменчивость организма, тем больше вероятность появления адаптированных форм, которые оставят после себя потомство. Для действия отбора безразличны природа и способ достижения максимальной изменчивости. Важен биологический результат многообразия, которое должно повышать вероятность выживания вида. Именно по этой причине репродуктивное поведение большинства приматов направлено на достижение максимального морфологического разнообразия своих потомков. Так, даже самцы макаков резусов, имеющие очень высокую частоту копуляций, намного реже спаривались с родственными самками. Самки в фертильном состоянии вообще никогда не спаривались с самцами из собственной материнской линии (Manson, Perry, 1993). Эти простейшие приёмы, избегая инбридинга, известны для большинства животных, а их цель — снижение врождённых патологий и поддержание максимального морфологического разнообразия.

Нервная система не является исключением из общего правила. Однако у приматов существуют специфические особенности строения мозга, менее выраженные у других млекопитающих. В их основе лежат особенности конструкции, индивидуальное развитие и эволюция неокортекса. Неокортекс является эволюционным новообразованием, что предопределяет его изменчивость. По масштабам развития неокортекса человекообразные обезьяны отличаются как от человека, так и от низших приматов. В связи с этим основное внимание следует уделить эволюционному потенциалу неокортекса приматов, который может помочь восстановить основные тенденции антропогенеза.

В предыдущей главе были рассмотрены основные принципы организации полей неокортекса, лежащие в основе индивидуальной изменчивости мозга приматов и человека. Вполне понятно, что неокортикальные поля у разных видов приматов, выполняющие одинаковые функции, имеют сходное строение. Однако даже в этом случае легко обнаружить глубокие межвидовые отличия. Достаточно посмотреть на сравнительную цитоархитектонику одного из речевых полей (поле 45) человека  *рис. 25*. Это поле найдено у макаки резуса, гиббона и шимпанзе, которых трудно заподозрить в склонности к сценической речи. Тем не менее глоточный аппарат у них существует, а им надо как-то управлять.

Для управления глоточной системой возникли как периферические центры, так и корковые системы контроля. В конечном счёте на базе сенсомоторного управления гортанью и глоткой сформировалась примитивная система контроля за артикуляцией. Приматы могут как издавать простейшие звуки, так и исполнять сложные песни. Именно эти причины стали основой для развития речевых центров Брока. В результате постепенной эволюции нарастали изменения в неокортексе поля 45. Однако максимального развития речевые центры достигли только у гоминид, что хорошо заметно по изменению в строении слоёв коры и размерах нейронов человека  рис. 25, г.

На микрофотографиях хорошо заметно, что у разных видов обезьян поле 45 различается по цитоархитектоническому строению. Эти видовые особенности не вызывают сомнений и отражают морфофункциональное становление будущих речевых полей гоминид. Следует отметить, что цитоархитектонические особенности существуют и на внутривидовом уровне. Они известны даже у низших приматов с начала XX в. Парадоксально, но именно исследование неокортекса приматов стало причиной множества антропологических и медицинских заблуждений. В начале XX столетия представления североамериканских неврологов о головном мозге приматов и человека мало отличались от воззрений времён Ф.И. Галля. Цитоархитектоническая структура полей большого мозга воспринималась как ничего не значащий феномен, а локализация функций просто отрицалась. Идеологом такой научной политики был Ш.И. Франц. Он полностью опровергал какую-либо возможность локализации ассоциативных и интеллектуальных функций в конкретных участках полушарий. При этом Ш.И. Франц не отрицал вероятность существования моторных и некоторых сенсорных полей (Franz, 1912).

Несмотря на совпадение цитоархитектонических полей коры с расположением функциональных центров мозга, Ш.И. Франц считал всё учение о локализации новой френологией. С его точки зрения, ассоциативные функции распределены по всей коре полушария мозга и не имеют конкретной локализации. Это «открытие» Ш.И. Франца практически уничтожило цитоархитектонические исследования неокортекса приматов и человека в Новом Свете. Одним из следствий такого подхода стало представление о возможности компенсации неокортексом последствий повреждений мозга любых масштабов. Вполне понятно, что частнопрактикующим неврологам и нейрохирургам такие идеи очень понравились и были горячо поддержаны. Эту точку зрения и поныне разделяют многие неврологи, что позволяет им «научно обоснованно» годами пользоваться неизлечимых больных. Идеи Ш.И. Франца были

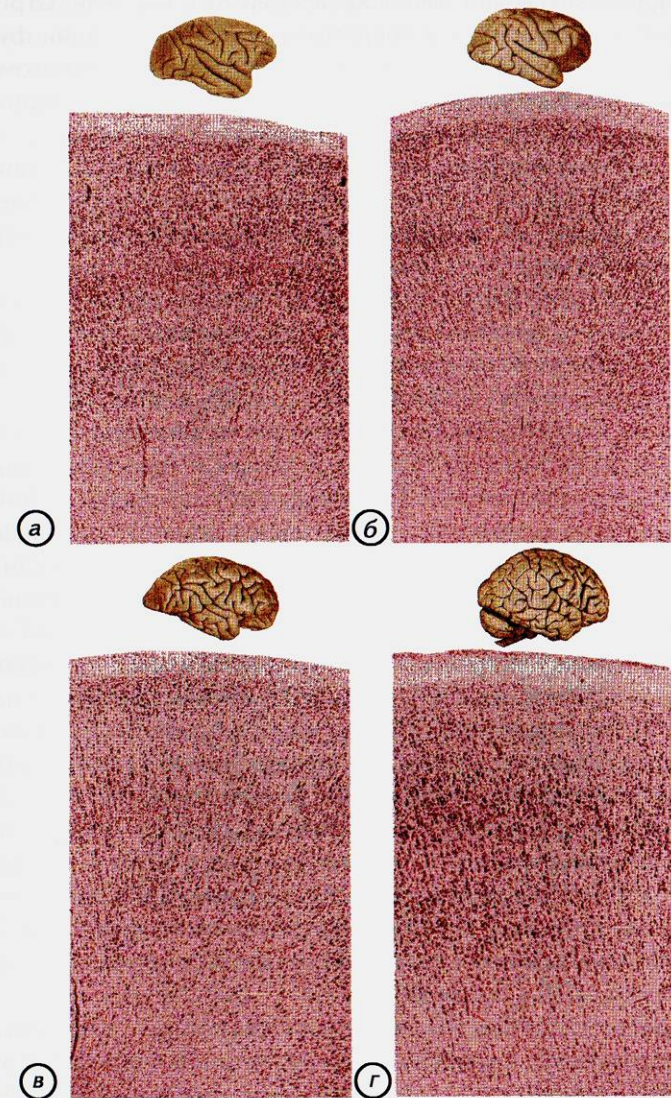


Рис. 25. Сравнительная цитоархитектоника поля 45 приматов.

а — макака резус (*Macaca rhesus*); б — гиббон (*Hylobates syndactylus*); в — шимпанзе (*Pan troglodytes*); г — человек.

На микрофотографиях поперечника коры в центре поля 45 хорошо заметны цитоархитектонические различия, которые показывают качественные изменения в эволюции неокортекса приматов.

горячо поддержаны и многими психологами того времени. Отрицание данных цитоархитектоники и представления о локализации функций превращало головной мозг человека в «чёрный ящик». На этом фоне сомнительное психологическое тестирование становилось единственным рациональным методом изучения мозга.

Меркантильные мотивы популярности теории антилокализационизма самого Ш.И. Франца не совсем устраивали. Он искал экспериментальных и клинических подтверждений своей точки зрения. Неудивительно, что он нашёл сторонников среди экспериментаторов. Первоначально Ш.И. Франц и К. Лешли исследовали лобные доли крыс и доказали отсутствие локализации ассоциативных центров (Franz, Lashley, 1917). Затем К. Лешли написал книгу и ряд работ по цитоархитектонике неокортекса обезьян (Lashley, 1929; Lashley, Clark, 1946). Сравнивая мозг различных особей обезьян, принадлежавших к виду *Ateles geoffroyi*, К. Лешли и Г. Кларк показали широчайшую вариабельность размеров и формы полей неокортекса (Lashley, Clark, 1946). По сути авторам удалось найти морфологические основы индивидуальной изменчивости мозга и поведения приматов. Это огромное достижение показывает, на каком структурном субстрате могут возникнуть индивидуализированные формы поведения. Казалось бы, К. Лешли и Г. Кларк владели ключами от механизмов эволюционного отбора приматов по способностям. *Ateles geoffroyi* интеллектуальной обезьяной назвать никак нельзя. Если мозг этой относительно примитивной обезьяны индивидуально так значительно изменчив, то чего же можно ожидать от высших приматов? Однако никаких подобных выводов К. Лешли и Г. Кларк не сделали. Они заключили, что стабильных полей в мозге приматов нет, и вновь подтвердили свои старые идеи (Franz, 1912; Franz, Lashley, 1917). К. Лешли и Г. Кларк не довели исследования до конца и не дали внятной количественной оценки обнаруженной изменчивости. Проблема была решена при исследовании мозга высших приматов и человека в России только в 30-х годах XX в.

Изучение вариабельности цитоархитектонических полей мозга приматов имеет большое значение как для понимания основных эволюционных тенденций, так и для поиска источников индивидуальной изменчивости человека. К сожалению, в первой трети XX в. это хорошо понимал только И.Н. Филимонов. Он организовал и руководил исследованиями Ю.Г. Шевченко по изучению масштабов индивидуальной изменчивости неокортекса высших приматов (Шевченко, 1936, 1971). Для оценки были выбраны поля нижнетеменной, или париетальной, доли  рис. 26. До этих исследований большинство авторов только дискутировали о существовании нижнетеменных полей у приматов. С. Эконо-

мо и Г. Коскинас отрицали сформированность этой области у приматов (Economo, Koskinas, 1925). У единственного исследованного К. Бродманном шимпанзе эта область никак не обозначена и не обсуждена (Brodman, 1925). Предшественником И.Н. Филимонова был А. Кэмбелл, считавший поля париетальной области очень сходными у человека и приматов (Campbell, 1905). Только И.Н. Филимонов впервые описал цитоархитектонику париетальных полей, что послужило основой для дальнейших исследований этой области мозга приматов (Filimonoff, 1931–1933).

Нижнепариетальная область была детально исследована на 12 полушариях мозга 2 шимпанзе и 4 орангутанов (Шевченко, 1936). Основным результатом исследований стало доказательное описание цитоархитектоники полей 39 и 40 париетальной области двух видов приматов. Автор описал как поля, так и большинство подполей, типичных для мозга человека  рис. 26. Было установлено, что в нижнепариетальной доле шимпанзе и орангутана встречаются практически все подполя полей 39 и 40, за исключением формаций оперкулярного и супрамаргинального подполей (Станкевич, Шевченко, 1935). Вместе с тем у исследованных видов приматов автор намного чаще, чем у человека, находил в поле 40 фокальные крупноклеточные подполя. Эти наблюдения были проверены мной в 1980 г. на тех же цитоархитектонических сериях. Изучение фокальных крупноклеточных подполей показало, что нижнепариетальная область у приматов организована цитоархитектонически разнообразнее, чем у человека. Фокальные крупноклеточные области расчленяют основную площадь поля 40 на сегменты, не встречающиеся у человека. Преимуществом мозга человека являются размеры нижнепариетальной области и сформированность крупных оперкулярного и супрамаргинального подполей (табл. 4).

Следовательно, нижнепариетальные поля у приматов не только развиты, но и сложно организованы. Основными отличиями неокортекса шимпанзе и орангутана от человека являются большая густоклеточность, мелкоклеточность и высокая плотность IV слоя коры. У орангутана кора тоньше, чем у человека и шимпанзе. Остальные различия касаются расположения клеток в слоях, радиарной исчерченности и трансградиентности слоёв коры. У человека и приматов самые существенные различия кроются в размерах нижнепариетальных полей неокортекса. Рассмотрим площади поверхности всей коры и нижнепариетальных полей.

Из данных табл. 4 видно, что относительная площадь поверхности нижнепариетальной области у человека в 3 раза больше, чем у приматов, а абсолютная — больше почти в 10 раз. Это свидетельствует о быстром

Таблица 4. Сравнительные размеры нижнепарietальной области у человека и приматов (по Шевченко, 1936)

Вид	Поверхность всей коры, мм ²	Площадь по отношению ко всей поверхности коры, %		
		поля 39 и 40	поле 40	поле 39
Человек	78 257	10	5,9	4,1
Шимпанзе и орангутан	23 574	3,3	1,8	1,5

увеличении полей 39 и 40 при возникновении мозга человека. Следовательно, нижнепарietальная область является эволюционным новообразованием, специфичным для приматов и человека. В связи с этим особенно интересно оценить индивидуальную изменчивость одной из ключевых структур в эволюции мозга антропоидов. В работе Ю.Г. Шевченко была проведена количественная оценка размеров полей нижнепарietальной области (табл. 5).

Размах индивидуальной изменчивости нижнепарietальной области у шимпанзе и орангутана очень велик (см. табл. 5). Даже при небольшой выборке (2 шимпанзе и 4 орангутана) видно, что внутривидовая изменчивость площади поверхности полей мозга у приматов одного вида может превышать 200% (поле 39 у орангутанов). В действительности эти различия намного больше. Ю.Г. Шевченко не учла объём неокортекса, изменяющийся в геометрической прогрессии по отношению к площади поверхности поля. Если бы такие работы были проведены, то можно было бы ожидать трехкратных индивидуальных различий даже на столь скромном материале.

Итак, индивидуальная изменчивость неокортекса современных высших приматов весьма велика. Это, несомненно, сказывается на повседневном поведении и решении конкретных задач, тем более когда речь идёт о столь значимых для антропоидов нижнепарietальных зонах. Стоит напомнить, что именно в этих областях сосредоточены важнейшие

Таблица 5. Изменчивость нижнепарietальной области у 2 шимпанзе и 4 орангутанов (по Шевченко, 1936)

Вид	Средняя масса мозга, г	Размер, мм ² (max/min)		
		поля 39 и 40	поле 40	поле 39
Шимпанзе	408	948/580	495/375	454/205
Орангутан	374	1208/610	490/303	530/231

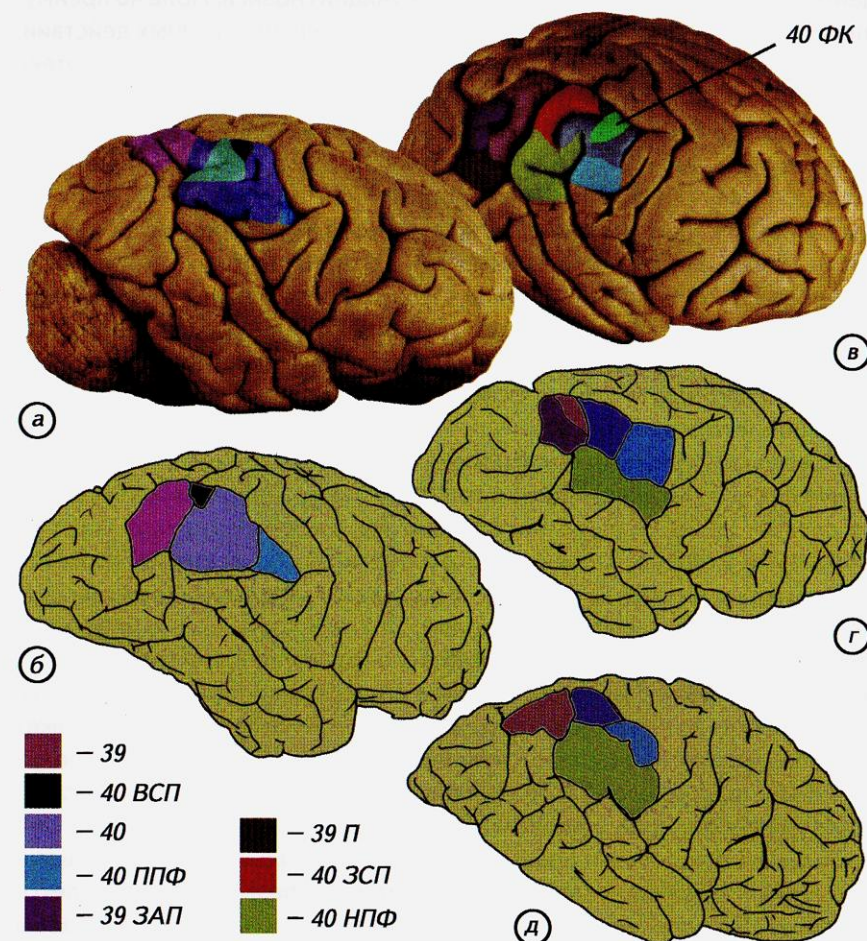


Рис. 26. Сравнительная цитоархитектоника полей нижнетеменной (парietальной) области (lobulus parietalis inferior) у разных особей шимпанзе и орангутана (по Шевченко, 1936, с изменениями).

а, б — шимпанзе (*Pan troglodytes*); в—д — орангутан (*Pongo pygmaeus pygmaeus*). Изменчивость цитоархитектонических полей является как основой для индивидуализации поведения, так и материалом для эволюционного отбора. Поле 40 с подполями: 40 ФК — фокальная крупноклеточность; 40 ВСП — верхнее супрамаргинальное поле; 40 ППФ — передняя переходная формация; 40 ЗСП — заднее супрамаргинальное поле; 40 НПФ — нижняя переходная формация. Поле 39 с подполями: 39 ЗАП — заднее ангулярное поле; 39 П — полоска.

центры контроля действий и сложных функций гнозиса. Поле 40 преимущественно отвечает за моторный контроль целенаправленных действий, а поле 39 — за гностический анализ ситуации. При этом неокортекс поля 40 осуществляет контроль за локализацией воздействий на тело, мышечным чувством, мимикой, тонкими согласованными действиями пальцев рук и сменой форм активности. Поле 39 контролирует пространственное планирование, оценивает расстояния, ориентацию тела, конструктивное восприятие целостности предметов и разнородных объектов. Стоит отметить, что столь важные для приматов функции мозга могут индивидуально различаться в разы. Подобные различия являются морфологической основой индивидуальных возможностей. В конечном счёте вариабельность способностей архаичных приматов стала материалом для эволюционного отбора особей с максимально востребованными функциями головного мозга.

Говоря об индивидуальной изменчивости, необходимо отметить природу её происхождения. Дело в том, что границы полей, обозначенные на рис. 18, 20, 26, не так однозначны, как обычно показывают на схемах или моделях головного мозга. Почти между всеми полями неокортекса существуют небольшие промежутки, которые невозможно отнести к расположенным рядом полям. Это переходные зоны, где могут оканчиваться или начинаться отростки нейронов, принадлежащие к одному из соседних полей или к обоим полям сразу. Такие переходные зоны принято называть лимитрофными адаптациями. Примером может служить участок неокортекса человека, в котором два поля, расположенные в островковой области, переходят друг в друга (рис. 27). Это переходное поле в данном случае очень невелико и занимает дно борозды. Лимитрофные адаптации могут быть большими или очень маленькими, что зависит от уровня эволюционного развития группы млекопитающих. Вполне естественно, что самые небольшие переходные зоны известны для приматов и человека. Тем не менее именно ресурс лимитрофных адаптаций обычно используется для расширения корковых функций.

Исследователи мозга архаичных предков человека неоднократно пытались использовать чёткую топологическую локализацию полей 39 и 40 для подкрепления своих сомнительных гипотез. Наиболее показательна в этом отношении работа В.И. Кочетковой (Кочеткова, 1973). Работая в одном институте с Ю.Г. Шевченко, В.И. Кочеткова умудрилась опубликовать исследования, в которых поля 39 и 40 рассматриваются как филогенетически новые образования мозга современного человека. Основываясь на столь неожиданном представлении, она анализирует нижнепариетальные выпячивания на нейрокраниальных

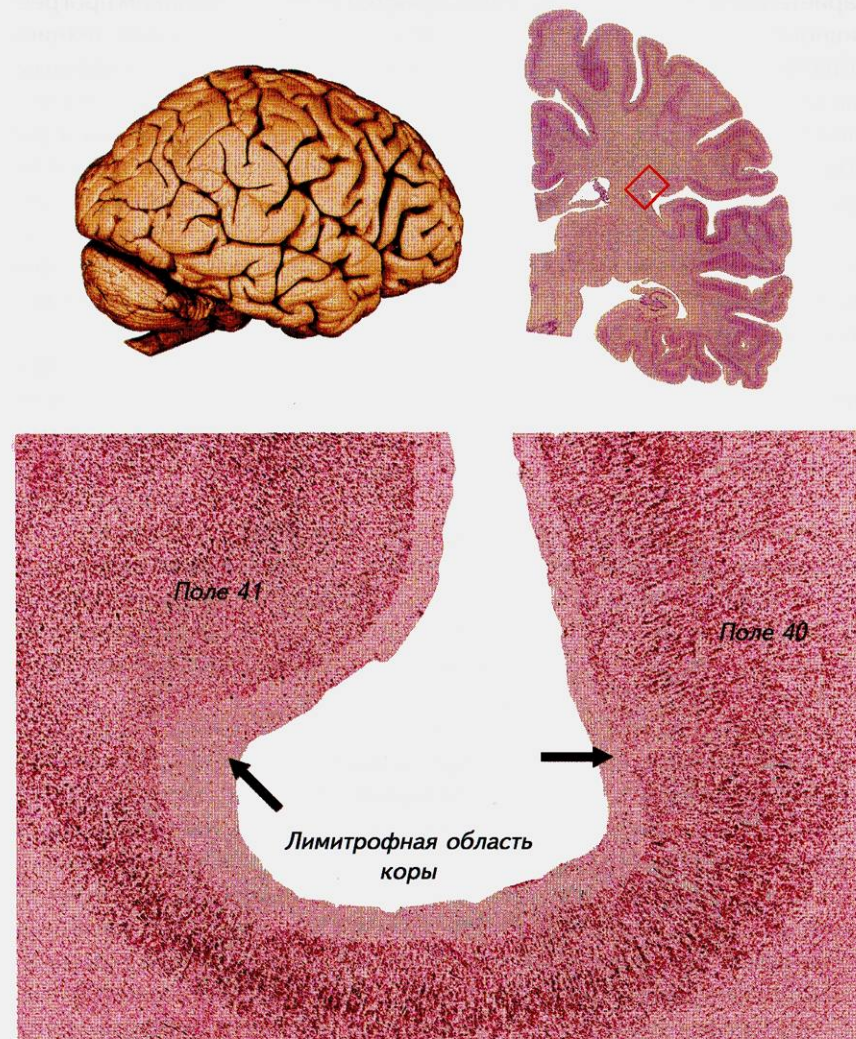


Рис. 27. Головной мозг человека и цитоархитектонический срез через правое полушарие, на котором показана область расположения лимитрофной адаптации между полями 40 и 41.

Лимитрофные адаптации между цитоархитектоническими полями существуют почти между всеми полями неокортекса даже у человека. Чем примитивнее обезьяна, тем больше размеры переходных участков неокортикальных полей.

отливах гоминид. С точки зрения В.И. Кочетковой, выпячивания нижне-париетальной области мустьерцев являются верным признаком прогрессивного развития мозга параллельно с совершенствованием техники обработки камня. Это построение представляется довольно странным, так как ещё с 30-х годов XX в. известно, что интрасулькарный компонент (поверхность коры, скрытая в бороздах) у человека в несколько раз больше, чем у любых приматов. В связи с этим не приходится просто-душно ожидать, что у поздних антропоидов мозг будет «выпирать» в активно эволюционирующих областях. Особенно странно выглядят заявления В.И. Кочетковой в том, что при эволюционном увеличении объёма мозга гоминид размах индивидуальной изменчивости возрастал незначительно.

Реальное положение дел выглядит совершенно иначе. У низших приматов колебания размеров мозга половозрелых животных обычно не превышают 20–25%, включая половую изменчивость. У высших приматов различия могут достигать 35–40%, а у человека превышают 100% (Савельев, 2005а). Такая высокая изменчивость мозга и черепа объясняет ускорение отбора по индивидуальным поведенческим характеристикам в конце антропогенеза. Правда, при этом утрачивается какой-либо смысл количественного измерения участков мозга поздних гоминид по эндокранам. Это подтверждено многочисленными исследованиями в настоящее время (Holloway et al., 1982, 2003, 2004; Allman, 1990; Holloway, 1992).

Изменчивость мозга высших приматов можно оценить как по цито-архитектоническим полям, так и по внешней морфологии (рис. 28). Я специально привёл на одной фотографии лобные области двух orangutanов. На снимке хорошо видны как индивидуальная изменчивость поверхности неокортекса, так и потенциальные источники основных антропологических заблуждений. На левом полушарии расположенного в нижней части рисунка мозга orangутана прекрасно видно обширное выпячивание моторных областей. Оно точно топологически совпадает с любимой антропологами зоной Брока, отвечающей за моторное управление речевыми функциями. По её наличию у гоминид определяют «существование развитой речи», а у австралопитеков — «предрасположенность к появлению речевой функции». Представим себе типичную антропологическую историю исследования эндокрана orangутана, мозг которого приведён на рис. 28. Допустим, что он умер и удачно фоссилизировался 2,5–3 млн лет назад. Череп orangутана нашли в хорошей сохранности и сделали эндокраниальный отлив. Если применить к эндокрану orangутана методы вычисления «выпуклостей», предложенные В.И. Кочетковой, то выявление столь развитой зоны Брока стало

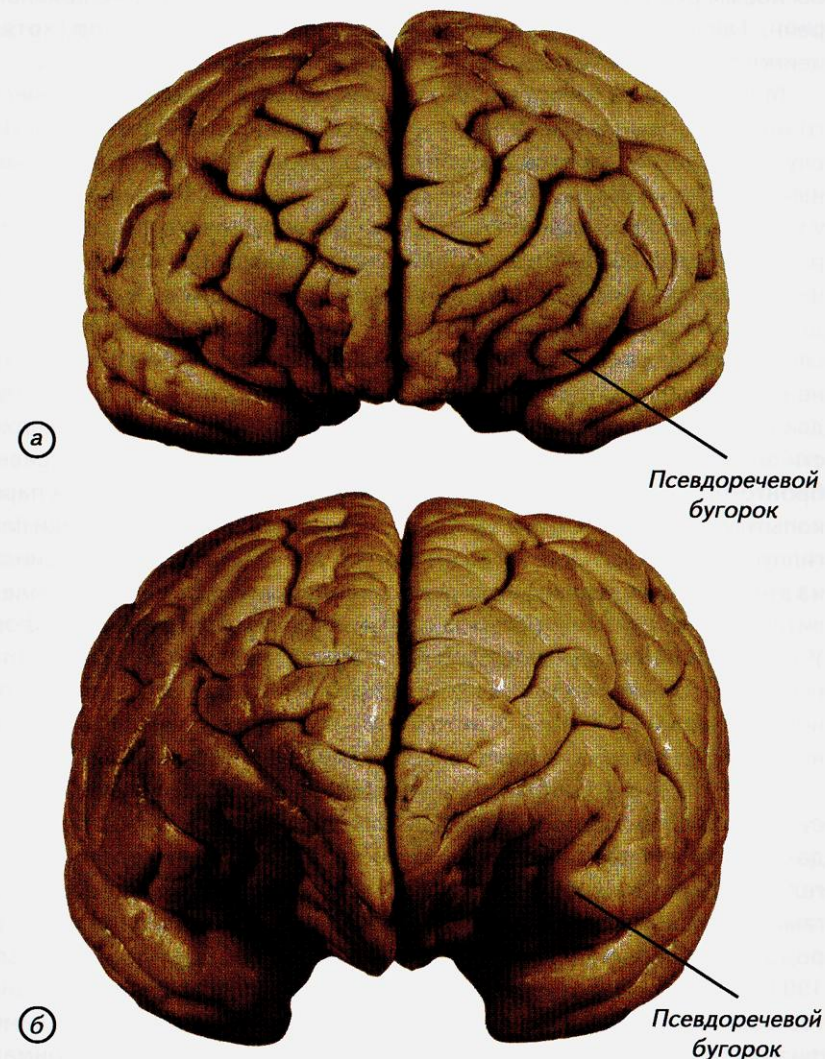


Рис. 28. Изменчивость лобных долей (а, б) двух orangutanов (*Pongo pygmaeus pygmaeus*).

На нижней фотографии (б) хорошо заметно выпячивание в моторной области, отвечающей за управление глоткой. По топографии она соответствует человеческой речевой зоне Брока. Слепки головного мозга архаичных гоминид с такими выпячиваниями моторных зон необоснованно считают доказательством развитой речи. Однако orangутаны не говорят, что подтверждает сомнительность гипотез о происхождении речи.

бы новым революционным «доказательством» древнейшего появления речи. Такие исследования проводятся постоянно до сих пор, хотя их ценность сомнительна.

Морфологические и функциональные закономерности исторического преобразования мозга приматов можно рассматривать как частный случай эволюции нервной системы позвоночных. У приматов потенциальный диапазон возможных эволюционных изменений намного шире, чем у хищных, ластоногих, копытных, хоботных и многих других специализированных групп. По сути дела приматы сохранили низкий уровень специализации, эволюционируя в кронах деревьев дольше большинства других млекопитающих. Приматы 10–15 млн лет назад были самой неспециализированной группой среди млекопитающих. У них были сохранены исходные пятипалые конечности с универсальной кинематикой движения. Они могли перемещаться как по деревьям, так и по поверхности земли. В отличие от приматов в олигоцене процветали массивные бронтотерии (*Brontotherium*), безрогие носороги (*Hyracoidon*) и парнокопытные (*Poebrotherium*), в миоцене — однопалые предок лошади плиоhipпус (*Pliohippus*) и длинношее верблюд (*Oxydactylus*). Большинство из этих многочисленных, но специализированных плацентарных млекопитающих исчезло, не оставив после себя более прогрессивных форм. У специализированных видов млекопитающих слишком узок адаптивный диапазон, а при изменении условий обитания очень высока вероятность вымирания. Специализированное копыто не станет пятипалой конечностью, так как эволюционный процесс не может повернуть вспять.

Невысокая специализация всей группы приматов подтверждается существованием возможностей для довольно отдалённой гибридизации даже у современных обезьян и полуобезьян. Известны гибриды между геладями и павианами, мартышками и мангобеями, гиббонами и сиамангами. Эти данные свидетельствуют о существовании межвидовой и межродовой гибридизации, что размывает понятие вида (Godfrey, Marks, 1991). Для нас важна не бессмысленность использования коэффициентов вариации при изучении изменчивости приматов, а факт полиморфизма. Широкие возможности к межвидовой гибридизации приматов говорят об огромном потенциале изменчивости группы, что является ключевым фактором для адаптивного отбора и эволюции.

Приматы, надолго оставшись в кроне деревьев, не разделили губительной специализации олигоценовых и миоценовых млекопитающих. Произошла своеобразная консервация гоминоидного ствола приматов. Они остались на деревьях и не пошли тупиковым путём соматической или сенсорной специализации. Под соматической специализацией следует понимать приобретение адаптивных преимуществ в результате уве-

личения размеров конечностей, массы тела или особо развитых органов чувств. Приматы сохранили относительно неспециализированное тело и большую часть органов чувств, хотя и среди обезьян есть исключения.

Примерами могут служить мадагаскарская руконожка (*Daubentonia madagascariensis*) и филиппинский долгопят (*Tarsius syrichta*). Мадагаскарская руконожка обладает тонким и чрезвычайно длинным третьим пальцем передней конечности, которым она достаёт насекомых из стволов деревьев. У этого лемура адаптивные изменения затронули зубную систему и некоторые элементы скелета. Относительно недавно на Мадагаскаре описан ещё один вид этого семейства со столь же глубокими адаптивными изменениями скелета и поведения (Simons, 1994). У филиппинского долгопята диаметры глазного яблока и головного мозга практически равны. Превалирование зрения над другими органами чувств радикально меняет поведение долгопята и сужает его приспособительные возможности (Niemitz, 1984). Зрительная гиперспециализация этого долгопята показывает, что и среди приматов могут встречаться необратимые адаптивные перестройки как скелета, так и дистантных анализаторов. По-видимому, массовое вымирание множества видов мадагаскарских лемуров и филиппинских долгопятов связано с их глубокой структурно-функциональной специализацией. Любые радикальные адаптивные изменения организма безусловно дают кратковременные биологические преимущества, но автоматически ставят такие формы на грань вымирания. Относительно небольшие изменения окружающей среды в первую очередь становятся причиной исчезновения наиболее специализированных видов.

Следует отметить, что у приматов многие элементы скелета изменяются быстрее, чем можно было бы ожидать. Так современная антропологическая парадигма однозначно признаёт наиболее надёжными и консервативными анатомическими признаками строение зубов и черепа. К сожалению, даже такие видоспецифичные признаки приматов динамично эволюционируют. Доказательством этого мнения является сравнительная работа по анатомическому анализу двух популяций зелёных мартышек (*Cercopithecus sabaeus*). Основная популяция этих мартышек обитала в Западной Африке, откуда её часть была перевезена на острова Св. Киттса, где изолированно просуществовала 300 лет. За это время прошло всего 75–100 поколений, но были накоплены значительные различия в строении зубов и черепа. Скорость дивергенции двух популяций мартышек в 5 000–10 000 раз превышала динамику эволюции зубов лошади, протекавшей на протяжении 10 млн лет (Ashton et al., 1979). Это говорит о том, что даже грубые анатомические особенности скелета приматов накапливаются очень быстро.

Из этой работы вытекают два следствия, которые ставят под сомнение многие популярные методы антропологических исследований скелета и зубной системы приматов. Первое следствие 300-летнего эксперимента раздельного существования одного вида мартишек показывает, что организация зубов и строение черепа довольно нестабильны, как считалось ранее. Однако именно находки отдельных зубов и фрагменты черепа до сих пор считаются наиболее надёжным и консервативным признаком той или иной группы приматов или гоминид. По этой причине к умозрительному реконструированию эволюции человека по отдельным фрагментам скелета или зубам следует относиться с большой осторожностью. Самое смелое утверждение, построенное на абсолютной уверенности в консервативности строения зубов, связано с филогенетическим объединением орангутана и человека (Schwartz, 1984). Основными признаками близости орангутанов и человека у этого автора были низкие зубные бугорки, отсутствие лингвального цингулюма, меньшая величина III моляра по сравнению со II и толстая эмаль на тех же зубах. Учитывая частность и эволюционную нестабильность признака, остаётся только сожалеть о потраченных автором усилиях.

Второе следствие говорит о том, что эволюция приматов даже в наше время идёт с очень высокой скоростью. При этом мозг приматов в десятки раз более изменчив, чем скелет и зубы. Следовательно, прогресс или инволюция церебральной организации приматов может происходить в несколько раз быстрее и масштабнее. По-видимому, эта изменчивость и стала базой для очень быстрого становления гоминид.

Для большинства приматов наиболее эффективным оказался не соматический, а церебральный путь эволюции. Под церебральным путём эволюции приматов следует понимать минимизацию соматических перестроек и гиперспециализацию систем управления — мозга. Вполне понятно, что этот путь адаптивных изменений не уникален в эволюции позвоночных. До появления приматов по меньшей мере дважды возникали аналогичные ситуации. Появление рептилиеподобных существ в карбоновых лесных завалах было первым результатом действия направленного отбора на поведение и как следствие на мозг. Вторым случаем активного эволюционного изменения мозга стало формирование млекопитающих в кронах деревьев. В обоих предыдущих случаях преимущества в памяти, сенсорном и ассоциативном анализе позволяли выживать и размножаться. Затем, уже добившись биологического преимущества, исходная группа создавала многообразные соматические формы исходного архетипа (Савельев, 2005б). Примерно аналогичная ситуация сложилась и с приматами, только с одним, но существенным отличием. У приматов было мало вариантов для «соматической» моди-

фикации достигнутых церебральных изменений. Можно было изменить длину передних конечностей или хвоста, что было реализовано у гиббонов и колобусов. В эволюции приматов были испробованы все варианты развития слуха, зрения и даже обоняния. Тем не менее многообразие вымерших специализированных приматов показывает, что только церебральный путь эволюционных изменений позволял сохраняться для дальнейших адаптаций.

В эволюции приматов был, как никогда ранее, реализован церебральный путь изменений. Неспециализированное тело и специализированный мозг стали причиной развития мышления и появления человека. Большой мозг не подвергается гиперспециализации из-за структурной мультифункциональности, что позволяет совершенствовать его в очень широких пределах. Основные изменения мозга приматов были связаны с корой и неостриатом. Индивидуальная изменчивость неокортекса приматов показывает путь для эволюционного отбора. Большой мозг с переменными полями и весьма индивидуализированное вследствие этого поведение стали основой для эволюционного прогресса. Вместе с тем остаётся непонятным механизм действия отбора. Что стало причиной отбора одних качеств мозга и элиминации других? Почему репродуктивные стратегии у одних групп приматов были эффективнее, чем у других? Зачем понадобилось слезать с деревьев, где безопасно и много пищи? Каков биологический смысл бипедальности антропоидов, если орудийная деятельность возникла намного позднее? Почему мозг увеличился в размерах независимо от сложности орудийной деятельности и социальной структуры сообществ? На эти вопросы необходимо дать биологически или социально обоснованные ответы. Учебные объяснения эволюции человека типа: «увеличение размеров мозга привело к биологическому и социальному процветанию гоминид» — давно напоминают религиозные заклинания.

В настоящее время появилась возможность довольно полно реконструировать естественную историю приматов и человека. Многочисленные находки архаичных антропоидов и детальное изучение мозга современных приматов позволяют непротиворечиво восстановить основные события происхождения нашего мозга. К сожалению, становление мозга приматов и человека лишено романтики «социальной эволюции». Это был довольно драматический биологический процесс, в котором обладатель «неумелого» мозга становился просто пищей для «умелого». При этом «умелый» мозг далеко не всегда большой, развитый и обладающий интеллектом.

Причины увеличения размеров полушарий и формирования крупных ассоциативных центров неокортекса мозга человека обычно объясняют

развитием речи, групповых социальных отношений, совместной охотой и орудийной деятельностью. Эти странные идеи возникли на заре становления псевдонаучных основ социализма и надолго прижились в мировом научном сообществе. Дикое и анекдотическое утверждение, что труд стал основой для развития мозга человека, регулярно обсуждается как некая «научная» концепция. К сожалению, массовый «трудовой героизм» *Homo sapiens* на протяжении нескольких последних тысячелетий не способствовал разрастанию ассоциативных зон мозга как у пролетариата, так и у трудовой интеллигенции. За последние 30–40 тыс. лет мозг человека принципиально не изменился. Эта печальная закономерность постоянно расстраивает великое множество писателей и философов. Они считают, что мозг должен невероятно увеличиваться в размерах во время социального и технического прогресса. В далёком будущем, по их мнению, люди станут обладать большими головами и сильно редуцированными ручками и ножками. К таким предположениям надо относиться терпимо и снисходительно. Философы и писатели простодушно считают, что социально-техническая эволюция человечества направлена на освобождение людей от физического труда в пользу умственного. Этим прогнозам не суждено сбыться. На протяжении всей своей истории гоминиды с одинаковым упорством стараются избавиться как от физического, так и от умственного труда.

При дефиците пищи животные не стремятся тратить значительную энергию на работу мозга, особенно приматы, у которых расходы на содержание мозга крайне велики по отношению к общим энергетическим затратам организма. Достаточно недолго понаблюдать за поведением современных человекообразных обезьян. Они стремятся вести максимально комфортный образ жизни и затрачивать минимальные усилия на вынужденные действия. Интеллектуальные упражнения у приматов крайне редки и обычно связаны с решением острых биологических задач размножения, поиска пищи или доминантности.

Следовательно, как в далёком прошлом, так и в современном мире основное движение эволюции направлено на максимально возможную биологическую или техническую замену любой вынужденной активности головного мозга. Учитывая эту историческую тенденцию, трудно представить себе, чтобы головной мозг возрастал в объёме от праведных трудов, социализации и речевых успехов архаичных гоминид. Ещё менее вероятно, что в век компьютерных технологий головной мозг современного человека станет увеличиваться. Вся эволюция человечества направлена на снижение функциональной нагрузки на мозг, только мешающей заниматься пищевыми, репродуктивными и социальными забавами.

1.7. Искусственный отбор

Процесс усложнения и увеличения размеров мозга наших предков может насторожить стороннего наблюдателя. Дело в том, что мозг антропоидов и гоминид слишком быстро эволюционировал. Всего за несколько миллионов лет 300-граммовый мозг древних приматов увеличился в 4–5 раз и приобрёл удивительные синтетические функции, которые отсутствуют у других видов на этой планете. Сопоставление скорости эволюционных изменений мозга у амфибий, рептилий и птиц с гоминидами вызывает некоторое удивление. По самым скромным оценкам наши сноровистые предки умудрились ускорить эволюцию собственного мозга в 10–15 раз. Это загадочное самодвижение должно иметь какие-то очень важные и биологически оправданные причины. Кроме нестандартных для биологической эволюции причин, необходимо допустить существование удивительно эффективных механизмов отбора головного мозга. Они должны сочетать в себе довольно противоречивые свойства. С одной стороны, отбор необходимых поведенческих признаков должен быть очень жёстким, летальным и бескомпромиссным. С другой стороны, объекты столь сурового отбора должны как-то выживать и размножаться, избегая вымирания. Если вымирание огромного количества видов является тривиальным и постоянным событием, то скорость и непрерывность эволюции гоминид вызывает множество вопросов. Пытаясь ответить на них, многие исследователи и натурфилософы предлагали вполне логичные, но частные объяснения эволюции мозга человека.

Среди них по количеству гипотез лидируют «загадки» происхождения бипедальности, возникновения речи, появления орудийной техники, культуры и ритуализация поведения. Этими частными проявлениями гоминидизации любят объяснять биологическую уникальность человека и его трансцендентную неповторимость. Долго признаком хорошего тона считали утверждение о связи роста мозга с переходом к прямохождению. Эта блестящая мысль быстро угасла из-за бестолковых динозавров и птиц. Их бипедальность почему-то не привела к развитию мозга и интеллекта. Одно время не менее популярны были идеи появления разума в результате внешнего пищеварения. Под этим термином принято понимать начало пользования огнём, который позволил обрабатывать пищу до её употребления. Такая предварительная подготовка объектов питания была гигантским прорывом в биологии гоминид, но одного управления огнём явно маловато для быстрого увеличения размеров мозга. Ещё одним направлением эволюционной мысли стала трудовая

теория развития мозга. В угоду марксистско-ленинской идеологии антропологи стран социализма дружно находили незыблемые доказательства зависимости роста мозга гоминид как от сложности трудовой деятельности, так и от развития производительных сил. Эти прекрасные и полезные для карьеры советских учёных выдумки исчезли вместе с мифологической философией развитого социализма и партбилетами выдающихся антропологов.

Не менее глобальные гипотезы эволюции мозга роились в головах сторонников речевой гоминидизации. Они считали, что речь стала тем уникальным стимулом, который заставил мозг наших далёких предков активно эволюционировать и увеличиваться в размерах. К вербальной коммуникации многими исследователями привязываются способности к мышлению, абстрактным наукам и творчеству. Признаки как вербальной, так и невербальной коммуникации широко распространены в животном мире, а использование орудий природного происхождения ничем уникальным не является. К сожалению, как сенсорные слуховые центры, так и области управления координированными движениями гортани и глотки занимают очень незначительный объём в мозге человека. Эти центры далеко не уникальны для человека. Участки неокортекса с похожими функциями и цитоархитектоникой, но небольшого размера присутствуют в мозге всех человекообразных обезьян. Существуют представления и о пользе комплексного влияния всех перечисленных выше факторов на быстрое увеличение мозга гоминид за счёт искусств и культурного развития. Однако и в животном мире хорошо известны развитые приёмы ритуализации полового поведения, что является первым шагом на пути к появлению культурологической эстетики человекообразных обезьян. Иначе говоря, появление человека слабо связано с этими проявлениями инстинктивно-гормональных адаптаций, встречающихся у многих обитателей этой планеты. Бипедальность, возникновение речи, появления каменных орудий, социализация, формирование тепловой обработки пищи и кулинария, культура и верования приобретают в наших глазах особое значение только при ретроспективном подходе. По сути дела, все эти критерии «человечности» всего лишь побочные продукты развития головного мозга, который от антропоидов до палеоантропов невероятно ускорился.

Однозначность археологической истории появления бипедальности, пользования огнём, появления речи и увеличения размеров головного мозга не имеет внятных объяснений. Ещё менее понятны эволюционные механизмы и принципы отбора, действовавшие на гоминид. Наиболее известные умозрения на эту тему частично разобраны в следующей главе книги.

В настоящем разделе мы попробуем ознакомиться с основным отличием гоминидной эволюции от аналогичных процессов в животном мире. На самом деле источники скрытых механизмов эволюции мозга человека довольно просты. Для того чтобы разобраться в этом вопросе, необходимо решить две несложные проблемы. Во-первых, нужно определить источники и масштабы изменчивости мозга приматов и человека. Ответ на этот вопрос в отношении приматов изложен в предыдущей главе настоящей книги, а вариабельность мозга человека рассмотрена в ранее сделанных публикациях (Савельев, 2012, 2014). Во-вторых, следует выявить скрытые механизмы быстрого и направленного отбора мозга гоминид по заданным свойствам. Решение именно этой задачи давалось человечеству очень нелегко.

На уникальность эволюции нервной системы человека и приматов обратили внимание ещё основоположники эволюционной теории. Широко известный конфликт между Ч. Дарвином и А. Уоллесом возник именно из-за расхождений во взглядах на роль естественного отбора в эволюции мозга человека. А. Уоллес, как и Р. Оуэн, обращал особое внимание на различия в строении головного мозга приматов и человека. Он считал, что на этом основании говорить о происхождении человека от древних человекообразных обезьян невозможно. Ч. Дарвин был не согласен с этой точкой зрения и приводил множественные доказательства биологической эволюции человека. Приводимые Ч. Дарвином факты эволюции не были связаны с мозгом, а касались только общего плана строения нервной системы или поведения человека и приматов. В этом аспекте дискуссии прав был Ч. Дарвин, что подтверждено многочисленными находками архаичных приматов и гоминид.

Ключевая проблема, поднятая А. Уоллесом в спорах с Ч. Дарвином, в традиционной нейробиологической литературе обычно не обсуждается. А. Уоллес был твёрдо убеждён, что организация и величина мозга у разных рас и этнических групп примерно одинаковы. Эти представления снискали ему славу прогрессивного мыслителя XIX в. Будучи последовательным сторонником теории эволюции, А. Уоллес пытался понять причины удивительной распространённости крупного мозга среди людей различных стран, культур, уровней социального и технического развития. Ему было не понятно, почему мозг аборигенов Амазонки, тихоокеанских каннибалов или обитателей джунглей Центральной Африки сходен с мозгом европейцев. А. Уоллес рассуждал следующим образом. Если дикие племена, ведущие примитивный образ жизни, обладают таким же крупным мозгом, как и цивилизованные народы, то совершенствование мозга не опосредовано условиями существования человека. Длительная эволюция больших этнических групп

в принципиально несхожих условиях обитания не приводит к различиям в организации мозга. Следовательно, ни о каком действии на мозг «развитого социального сообщества» и тем более загадочного «общественного труда» не может быть и речи. Из этих рассуждений А. Уоллес делает однозначный вывод о том, что большая величина мозга у диких племён свидетельствует об отсутствии действия отбора. С его точки зрения, столь огромный и абсолютно ненужный мозг примитивных народов необъясним с эволюционной точки зрения. В связи с этим А. Уоллес отрицал происхождение человека от архаичных приматов и считал человека особым, «неэволюционным» видом.

А. Уоллес был не прав как в отрицании обезьяньих предков человека, так и в утверждении структурной идентичности мозга разных рас и народов. Дальнейшие исследования показали, что различия в строении мозга существуют, и они могут «размываться» только при масштабной метисации (Савельев, 1996, 2005а). Вместе с тем А. Уоллес проявил удивительную проницательность, обратив внимание на невероятное развитие мозга у народов, ведущих относительно примитивный образ жизни. Этим наблюдением он показал, что уровень цивилизации, общественные отношения и формы «трудовой» деятельности никакой роли в эволюции мозга не играют. Головной мозг современного человека сформировался по биологическим законам, общим для всего животного мира. Дальнейшее использование биологических особенностей передних конечностей, коммуникативных возможностей и групповых взаимодействий стало основой цивилизации, а не наоборот. По сути А. Уоллес первым увидел биологические, а не социальные корни возникновения прямохождения, манипуляторных свойств рук и развития мозга человека.

Трудности необъяснимой эволюции мозга, поднятые А. Уоллесом, остались без внятного ответа до сих пор. Это связано с тем, что на рубеже XIX–XX вв. были модными идеи социальной эволюции человечества. В соответствии с представлениями того времени дикие обезьяны зачем-то слезли с деревьев на землю. Тогда считалось, что деревьям стало не хватать, а приматы отказались покидать историческую родину. Оставив богатый пищевой лес, они встали на задние конечности и начали собирать съедобные корешки на бедных пищевых равнинах. Приматы не могли конкурировать с обильными стадами копытных. Окончательно оголодав, архаичные антропоиды дружно решили перейти на мясную пищу. Вот тут-то им срочно понадобились речь и умелые руки. Для того чтобы договариваться о совместной охоте и делать орудия, у антропоидов «взял и развился» больших размеров мозг со всеми необходимыми ассоциативными зонами. Дальше дело пошло веселее. При каждой но-

вой «общественной формации» или смене орудий «общественного труда» мозг увеличивался на 150–200 г, пока не достиг сегодняшних величин. Столь дикие и анекдотичные идеи с модифицированными формулировками уже более столетия успешно обыгрываются в учебниках. Вместе с тем реальные причины увеличения головного мозга неизвестны, а элементарное наблюдение А. Уоллеса превращает в посмешище «социально-трудовую» гипотезу развития мозга человека Ф. Энгельса. Именно поэтому вопросы, поднятые А. Уоллесом, практически не рассматривались, а эволюция мозга человека стала поводом для убогих философско-лингвистических упражнений. Мы не будем останавливаться на этих никчёмных фантазиях, а сразу перейдём к механизмам отбора мозга гоминид.

В эволюции животных и наших далёких предков действовали вполне понятные законы, построенные на изменчивости, отборе и наследуемости полезных признаков. Эти незатейливые принципы распространялись на предков человека вплоть до формирования больших групп неродственных особей. Причиной формирования таких естественных сообществ стали территориальные объединения вокруг избытка высококалорийной, разнообразной и доступной пищи, а не стремление к загадочному коллективному труду. Это было богатое пищей мелководье, окружённое тропическими лесами с всесезонным плодоношением. В предыдущих публикациях и последующих главах этот период истории жизни архантропов я обычно называю райской эпохой (Савельев, 2010, 2016). Она продолжалась несколько миллионов лет, что привело к снижению давления естественного отбора. Переизбыток пищи вызвал смену ролей ведущих форм поведения. Бесконечная конкуренция за пищу была заменена погоней за любовью, а сложные репродуктивные отношения стали основой для формирования социальной структуры сообщества потребителей райской благодати. Это произошло примерно 6–7 млн лет назад и послужило причиной для возникновения новой формы эволюционного отбора.

В основе этого события лежит переизбыток пищи, который практически уничтожил конкуренцию за ресурсы выживания. Отсутствие конкуренции за пищу стало основой для развития ранее отсутствовавших в естественной истории способов внутривидовых взаимодействий. Впервые началась перманентная конкуренция не за пищу, а за репродуктивные результаты. Переносом генома в следующее поколение награждался не тот, кто быстрее и больше добудет пищи, а тот, кто сумеет добиться максимальной доминантности и оплодотворить максимальное число самок. Вполне понятно, что такие задачи решаются успешно при помощи как грубой силы, так и сообразительности. Известно, что даже среди

обезьян максимальных репродуктивных результатов достигают самые сообразительные, а не самые сильные и свирепые самцы. Иначе говоря, переизбыток пищи повысил биологическую ценность мозга как индивидуального источника оригинального поведения, приводящего к размножению. Поведение стало объектом отбора, а его разнообразие детерминировалось конструкцией мозга каждого конкретного индивида. По сути дела, впервые возник более избирательный отбор, направленный в основном на поддержку генофонда отдельных особей, а не всей популяции.

Это было принципиальным событием в истории далёких предков человека. Головной мозг стал объектом отбора, но не по массе или форме, а по генерируемому им адаптивному поведению. При этом адаптироваться надо было не к способам добывания пищи, а к внутривидовым взаимодействиям, обеспечивая свой репродуктивный успех. Столь необычная эволюционная задача породила не менее оригинальный способ отбора наиболее способных в церебральном отношении особей. Само человечество с успехом использует этот приём отбора уже много тысячелетий. Он называется искусственным отбором и применяется в отношении растений и домашних животных. Суть метода проста и архаична, что и привлекло Ч. Дарвина к этой проблеме. Напомню, что большая часть первого издания книги «Происхождение видов» была посвящена проблемам селекционеров, а не естественным биологическим процессам видообразования и эволюции. Селекционные процессы выведения новых пород животных очень эффективны и скоротечны. Достаточно отобрать нескольких поколений животных с новыми качествами, чтобы получить породу с искомыми свойствами. Таким способом действовали как селекционеры, так и аборигенное население всей планеты, выводя новые породы растений и животных.

Для эволюции гоминид искусственный отбор немного более сложен, чем для собак, коров и ослов (Савельев, 2016). Однако основная проблема состоит в поисках источника селекционных программ и практических действий, которые привели к появлению человека. К сожалению, биологически оправданная праздность мозга произвела только божественный, инопланетный и социально-трудовой варианты происхождения человека. Отрицание своей биологической сущности и нежелание объективной самооценки всегда с успехом культивировались как отдельными людьми, так и целыми народами. Большинство самовлюблённых и ограниченных потомков обезьян не могут допустить, что какие-либо естественные процессы могли стать причиной их появления.

Отказываясь от привлекательных трансцендентных объяснений быстрого увеличения головного мозга человека, мы должны рассмот-

реть естественные причины собственной эволюции. Они скрыты в механизмах отбора, действовавших на протяжении райской эпохи. В благоприятных условиях обитания и переизбытке пищи большинство организмов на этой планете переходит к решению проблемы переноса генома в следующее поколение. При этом индивидуализация поведения самцов и самок выходит на первое место. Иначе говоря, мозг как источник социального поведения и усложнения размножения стал таким же объектом отбора, как перья птиц, цветовая пигментация каракатиц и красные задницы обезьян.

Существует наглядный пример такой индивидуализации отбора, направленного не на мозг, а на особенности внешнего вида животного. Самые яркие различия в окраске перьев нам демонстрируют райские птицы. Самки большинства из них серенькие и невзрачные, с хорошо выраженной покровительственной окраской. Самцы — чрезвычайно нарядные с огромными хвостами, необычными по форме перьями обладают уникальными вариантами окраски. Про 45 видов райских птиц сняты тысячи часов общедоступного документального кино и научных видеонаблюдений. Большая часть этих птиц обитает на территории Новой Гвинеи и имеет непродолжительную эволюционную историю. Дело в том, что райские птицы входят в отряд воробьинообразных и анатомически очень близки как к европейским воронам, так и к более экзотическим шалашникам. Возникает вполне естественный вопрос о происхождении райской окраски у птиц, похожих на обычных домовых воробьёв. Чудесная трансформация должна была иметь какие-то вполне понятные причины и механизмы.

Появление уникальной окраски райских птиц обусловлено «райскими» условиями. В Новой Гвинее и на прилегающих архипелагах они обитают в густых тропических лесах, где питаются сочными плодами, семенами, ловят мелких насекомых, амфибий и ящериц. Райские условия характеризуются отсутствием хищников и переизбытком легкодоступной и калорийной пищи. В таких идеальных условиях среди далёких предков райских птиц начался отбор, направленный не на простое выживание, а на репродуктивный перенос генома в следующее поколение. Инструментом отбора стали самки, которые выбирали самцов по цвету, яркости и морфологической оригинальности оперения. Они спаривались только с самцами, обладающими наиболее яркой и экзотической окраской, что и определяло сущность отбора. Если не вдаваться в детали, то перед нами классический пример полового отбора, о котором писал Ч. Дарвин. Однако половой отбор является только небольшой частью целой системы искусственного внутривидового самоотбора. В Новой Гвинее происходил интенсивный искусственный отбор самцов

по оригинальности и яркости окраски перьев, который осуществляли самки. Воробьиная сущность задиристых и бестолковых птиц осталась прежней, а внешний вид и цвет перьев радикально изменились. За относительно небольшой период времени искусственный самочный отбор смог радикально изменить перьевой покров райских птиц.

Вместе с тем переизбыток пищи затронул не только перьевой покров, но и стратегию размножения. Хорошо известно, что представители отряда воробьиных откладывают довольно много яиц в период размножения. Это связано с тем, что значительная часть птенцов погибает при традиционных формах заботы о потомстве и хроническом недостатке калорийной пищи. У райских птиц ситуация с репродуктивными стратегиями поведения совершенно иная. Избыток качественной пищи не привёл к увеличению числа потомков. Наоборот, райские птицы откладывают только по 1–2 яйца, но проявляют очень много внимания и заботы о своих немногочисленных потомках.

Необходимо отметить, что исследование поведения райских птиц показало наличие глубоких изменений в поведении. Экзотическая окраска и форма перьев самцов довольно бессмысленны, если их никому не показывать. По этой причине возникли как врождённые, так и приобретённые способы демонстрации красоты оперения. Молодые самцы долгое время тренируются друг перед другом, отрабатывая наиболее оригинальные приёмы демонстрации своей окраски. Такие тренировки формируют и закрепляют индивидуальные формы поведения, предшествующие соблазнению самок и спариванию. Это говорит о сложности репродуктивного поведения, которое могут себе позволить птицы при переизбытке доступной пищи.

Следовательно, райских птиц породили «райские» условия, в которых функции опытного селекционера выполняли придиристые и невзрачные самки. Этот пример показывает, что при переизбытке пищи и в благоприятной среде обитания отбор направлен на изменение репродуктивных стратегий. Изменяется внешний вид, продолжительность социального созревания, поведения и репродуктивных стратегий животных. Вероятно, предшественники австралопитеков эволюционировали именно в таких условиях. Правда, развесистых перьев у них не было, как и многих других достоинств специализированных птиц. Немногочисленные формы поведения, которые могли стать предметом отбора, были сосредоточены вокруг размножения и поддержания социальной структуры сообщества. Следы этих событий легко обнаружить в поведении как современных обезьян, так и человека. Иначе говоря, у птиц в идеальной среде обитания с переизбытком пищи происходят те же адаптивные изменения, которые мы наблюдаем у человека. Усложня-

ются репродуктивные отношения, сокращается число потомков, удлиняется время, затрачиваемое на подготовку и проведение социально-репродуктивных контактов. Сходство последствий обитания в биологическом «раю» компенсируется крайней редкостью попадания животных в такую среду обитания естественного происхождения. По-видимому, райская переходная среда могла существовать на ранних этапах освоения каменноугольных лабиринтов, что привело к появлению амфибий и рептилий. Ещё один райский период мог возникнуть в богатых пищей прибрежных районах, где обитали предки птиц перед переходом к плаванию и полёту (Савельев, 2005б).

Возникновение анатомического и нейробиологического архетипа гоминид происходило миллионы лет в райских условиях переизбытка пищи и незначительного давления со стороны хищников. На первый план выступили столь же экзотические способы отбора, как и у райских птиц. Если у райских птиц инструментом отбора самцов были самки, то у наших далёких предков в это занятие были вовлечены особи разных полов. Целью отбора стал головной мозг, который является основой как врождённых, так и приобретённых форм поведения. Самым интересным является то, что в райский период естественный отбор оказался частично замещён искусственным. Под искусственным отбором внутри протогоминидных сообществ не следует понимать простого истребления каких-либо неказистых особей. При переизбытке пищи в каннибализме особой необходимости нет, хотя социальная ритуализация поведения может приводить и к таким последствиям.

Видимо, искусственный отбор осуществлялся в наиболее мягкой форме, которая характерна и для райских птиц. Часть наших предков попросту лишалась возможности оставить после себя потомков. Это было связано с тем, что особи противоположного пола просто избегали репродуктивных контактов с малопривлекательными партнёрами. Вполне понятно, что под привлекательностью следует подразумевать преимущественно индивидуальные поведенческие, а не анатомические особенности, хотя и последние могли играть определённую роль. Как показывают райские птицы, такая форма отбора крайне эффективна даже при использовании только со стороны самок. Если допустить, что в процессе принимали участие особи обоих полов, то искусственный отбор мог ускоряться. По самым приблизительным оценкам эволюция человека происходила примерно в 10 раз быстрее, чем в других группах животных, за исключением райских птиц.

Рассматривая причины и механизмы гоминидной эволюции, следует обратить внимание на крайне важную особенность соотношения динамики количественных и качественных изменений головного мозга. Для

этого придётся вернуться к примеру с райскими птицами. Все события, связанные с изменением внешности самцов и ритуалов полового поведения, происходили без радикальной перестройки головного мозга. Он остался в рамках той же воробьиной конструкции, как и у других представителей этого отряда. Иначе говоря, воробьиного неврологического ресурса хватило для развития новых форм полового поведения без увеличения массы головного мозга. Однако мы не знаем того, что происходило внутри мозга райских птиц. С высокой вероятностью можно предсказать, что исследование их мозга покажет перераспределение количества нейронов между различными структурами гиперстриатума переднего мозга. Масса мозга райских птиц осталась прежней, а количество нейронов в различных специализированных центрах контроля произвольного поведения должно измениться.

Примерно такие же события происходили и с нашими далёкими предками. В райских условиях довольно быстро мозг архаичных приматов достиг массы около 300–350 г, что примерно соответствует современным человекообразным обезьянам, но должен был отличаться по содержанию. Основная ценность мозга протогоминоидов состояла в накоплении изменений, связанных с усложнением репродуктивных и социальных внутригрупповых контактов между особями. Искусственный отбор изменял внутримозговые количественные соотношения отдельных структур, не затрагивая общего архетипа головного мозга приматов. Так, при небольшой массе мозга произошли скрытые качественные изменения, которые мы пока никак не можем обнаружить.

Тем не менее на основании изучения мозга человекообразных обезьян и человека можно попытаться реконструировать давно прошедшие события. Самым существенным из них было появление крупных тормозных областей мозга, которые позволяют поддерживать сложные социальные взаимодействия. Если бы этого не произошло, то мы могли бы ожидать гоминидных аналогов ужасов размножения райских птиц. Самцы последних пытаются искалечить или убить свежееплодотворённых самок после спаривания. В патологических случаях это явление встречается и среди современных людей. Для предотвращения душегубства и поддержания социальной стабильности должны были возникнуть какие-либо специальные инструменты для торможения вполне естественного конкурентного и агрессивного поведения. У высших приматов и человека функции подавления избыточной агрессии выполняют лобные области больших полушарий.

Лобные области как основные тормозные центры управления поведением сложились в результате искусственного отбора и были первоначально приспособлены для выполнения двух функций. Во-первых,

для обеспечения эффективного выращивания потомков. Во-вторых, для снижения внутрипопуляционной агрессии, что позволяло совместно жить довольно большим группам. Дело в том, что у человекообразных обезьян очень длинный послеродовой период созревания потомков. Всё это время о детёнышах надо заботиться, кормить, воспитывать и приучать к сложной системе социальных отношений. Это требует многолетнего дежурства с родственной, но давно рождённой особью. Традиционный материнский инстинкт, построенный на гормонально-инстинктивных механизмах контроля поведения, работает уже не так эффективно, как вскоре после родов. Вполне понятно, что чем дольше мать заботится о потомке, тем выше вероятность довести его до гарантированного периода полового созревания и размножения. Это означает гарантированный перенос своего генома как детям, так и внукам. Эффективность наследования наделяет смыслом отбор, который направлен на появление тормозных центров мозга, имитирующих материнскую заботу за великовозрастными потомками. Под имитацией следует понимать не обман, а осознанное родительское поведение самок, происходящее без гормонального контроля инстинктивной заботы. Такими центрами головного мозга архантропов стали лобные области. Они тормозят агрессию и позволяют делиться пищей с детьми, почти созревшими потомками и неродственными особями.

Ещё одним важнейшим фактором длительного послеродового развития приматов и осмысленной заботы о потомках стало появление социальных инстинктов. Под этим названием следует понимать не врождённые, а благоприобретённые в раннем детстве формы поведения. Словом инстинкты обозначается не их наследственное генетическое происхождение, а неизменяемость. Социальные инстинкты получают индивидуально при воспитании и социальном образовании, но во взрослой жизни они практически не меняются. Эта форма внегеномного наследования поведения возникла у архаичных приматов и стала доминирующей у современных людей. На неё распространяются все биологические законы и механизмы искусственного отбора, описанные ранее (Савельев, 2014, 2016).

Впоследствии необходимость обмена пищей привела к появлению лобных тормозных центров и разделению инстинктов на врождённые и социальные. Первые передаются по нейрогенетическим законам всем представителям вида, а вторые переносятся с помощью социальных отношений и зависят от состояния и традиций локального сообщества. Эти особенности мозга архантропов послужили источником нового типа отбора, который больше зависел от отношений между членами сообщества, чем от окружающей среды. Иначе говоря, внутрипопуляционная

изменчивость поведения стала основой для отбора архантропов с требуемыми социальными качествами. По сути дела, эти изменения мозга позволили неосознанно начать искусственный отбор внутри самих себя. Ничего подобного до появления архетипа человеческого мозга эволюционная история на этой планете не знала. Наши предки стали отбирать сами себя так, как впоследствии занимались селекцией пород собак, — по особенностям поведения.

Изошрённость эволюции гоминид состояла в том, что никто и никогда не понимал происходящего. На протяжении тысячелетий человеческой истории осуществлялся направленный внутривидовой отбор мозга по требуемым в данный момент поведенческим свойствам. В результате использования искусственного самоотбора по свойствам головного мозга мы добились четырёхкратного увеличения размеров нашего мозга всего за 5 млн лет. Затем мы приобрели способность использовать тормозные лобные области для рассудочного мышления, что противоречит всей истории биологической эволюции. После этих невероятных достижений мы затеяли церебральный сортинг, который стал источником бесконечного самоистребления при избытке свободного пространства неосвоенной планеты (Савельев, 2016).

Попробуем рассмотреть источники изменчивости гоминидного биологического материала в момент начала искусственного отбора. К концу райского периода к обычной соматической изменчивости любого вида позвоночных добавился полиморфизм головного мозга, который сохранился у современных человекообразных обезьян. Средние различия в размерах мозга внутри каждого из трёх видов составляют от 30 до 90%. Вполне понятно, что в результате 6–7 млн лет адаптивной эволюции у шимпанзе, орангутанов и горилл эта изменчивость несколько снизилась по сравнению с эпохой выхода из райского периода. Источником изменчивости была как масса мозга, так и индивидуальная вариабельность размеров специализированных полей и подполей мозга, что было описано в предыдущей главе книги.

Такая изменчивость позволяет даже среди близкородственных особей получать гигантское разнообразие вариантов адаптивного поведения. Это отличное эволюционное свойство мозга повышает вероятность появления наиболее приспособленной особи при любых изменениях сообщества и окружающей среды. Подобная структурная изменчивость является субстратом для врождённых и социальных инстинктов, что бесконечно отдаляет друг от друга ближайших родственников. Изменчивость мозга усиливалась многообразием соматических форм ранних австралопитеков и была наследием бесконтрольного райского периода.

Дополнительным источником полиморфизма популяций ранних гоминид стала рассмотренная выше социальная система наследования поведения. Независимая от генома передача инстинктивных по сути, но социальных по содержанию форм поведения стала как основой для быстрой адаптации ранних гоминид к изменяющейся среде, так и приспособлением для дальних миграций. Генетический и социальный компоненты передачи ключевых форм поведения — базовые принципы эволюционной изменчивости. Вполне понятно, что генетическая составляющая наследуемых форм поведения очень стабильна и подвергается изменениям медленно и ценой колоссальных физических потерь для каждого вида. Социально наследуемые формы поведения, рассмотренные выше, очень легко модифицировать в любом поколении. Следовательно, такая двойственность передачи различных типов инстинктивного поведения очень эффективна. С одной стороны, генетическая детерминация врождённых форм поведения позволяет сохранять консерватизм проверенных временем инстинктов, с другой — социальная адаптивность межличностных отношений позволяет модифицировать их для каждого нового поколения. Несмотря на различия в свойствах, обе версии наследования поведения играют огромную роль в производстве себе подобных — главной цели эволюции человечества.

Таким образом, перечисленные выше особенности изменчивости мозга, наследования индивидуальных и социальных инстинктов стали основой эволюции. В качестве основной движущей силы в отборе мозга можно рассматривать внутригрупповые отношения архаичных гоминид. Основная цель любой особи состоит в добывании пищи и размножении. Для решения первой задачи необходимо потреблять достаточное количество пищи. При этом имеет значение способ получения ресурсов. Можно с риском и большими затратами добывать пищу или уметь экономно получать её от окружающих. Для решения задач переноса генома в следующее поколение необходимо соблюдать социальные правила, которые гарантируют репродуктивные контакты с самками.

На первом этапе эволюции эти особенности воспроизведения гоминид привели к важнейшему приобретению человечества — лобным долям мозга. Именно лобные области позволяют делиться пищей с неродственными особями и являются необходимым тормозным центром для поддержания низкой конфликтности в компактных популяциях. Это структурное достижение до настоящего времени играет важную роль в нашем поведении, но в 350-граммовом мозге относительные размеры лобных долей были ещё очень малы, а их эффективность — минимальна. Потребовалось несколько миллионов лет интенсивного отбора для сегодняшнего баланса между инстинктивным и социальным поведением.

Самое существенное достижение того времени состояло в появлении внутригруппового отбора по поведенческим свойствам отдельной особи, что и было основным движущим механизмом гоминидной эволюции.

В качестве примера действия системы искусственного отбора рассмотрим переходный период от австралопитеков и гоминид к архантропам. Подробностей принципов искусственного отбора внутри популяций австралопитеков мы не знаем, но по изменениям морфологического строения полости черепа более поздних находок можем оценить результаты тех далёких событий. Сленки мозга поздних гоминид показывают, что увеличение мозга коснулось трёх морфофункциональных областей коры большого мозга. За 1,5–2 млн лет увеличились двигательные области мозга, связанные с координацией бипедального движения и тонкой манипуляцией передними конечностями. Причина таких изменений обусловлена переходом на новые и менее доступные источники питания. Вполне понятно, что для решения этой адаптивной задачи понадобилось увеличить целый ряд как кортикальных, так и сопряжённых с ними подкорковых центров. В дополнение к моторным областям у потомков австралопитеков существенно увеличились размеры вкусовых областей. Новая пища весьма отличалась от райской еды как по составу, так и по биологической ценности. По-видимому, часть добычи была токсична, а часть и вовсе несъедобна. Дифференцировка добычи по вкусу, цвету, запаху и запоминание последствий её поедания стали равносильны выживанию.

Следовательно, манипуляторные конечности, вкусовой анализатор и обеспечивающие их работу системы индивидуального запоминания навыков увеличили своё представительство в коре большого мозга. Казалось бы, для эволюционных изменений такого рода вполне достаточно простых объяснений. Кто не поймал вертлявую добычу или перел ядовитой закуски, тот и не оставил плодovитого потомства. Однако благодаря коллективному наследованию социальных инстинктов ситуация выглядит намного сложнее. Это подтверждается тем, что размеры орбитальных областей лобных долей увеличились относительно больше, чем сенсомоторные и вкусовые зоны коры. Такой рост тормозных центров лобной области, определяющих обмен пищей, индивидуализацию поведения и сохранение социальных инстинктов, говорит о ведущей роли скрытого искусственного отбора.

Иначе говоря, чрезвычайно важные способности по добыванию лимитированной пищи и её вкусовому анализу играли меньшую роль, чем социальные отношения, которые стали критерием выживания и переноса генома в следующее поколение. Впервые в истории планеты было уравновешено видообразующее действие естественного и искус-

ственного отбора. У поздних гоминид максимальный репродуктивный успех сопутствовал лишь тому, кто мог не только добыть много еды, но и умело поделиться пищей с другими особями. Индивидуальные способности формировать и поддерживать устойчивые отношения внутри группы стали целью искусственного отбора.

Если особь была очень успешна в добывании пищи, но ею не делилась, то её шансы на репродукцию и выживание в стае резко уменьшались. По-видимому, учитывая развитый каннибализм, любая утрата социальных контактов могла превратить самого удачливого охотника в аппетитную добычу. Следы этих традиций легко наблюдать в Гвинее и среди аборигенов соседних африканских стран. Там сохранилась мода на ритуальное поедание ещё живых обезьян, что подарило человечеству лихорадку Эбола.

Искусственный отбор внутри популяций был направлен в первую очередь на закрепление социальных форм поведения, которые приносили непосредственную пользу всем живущим совместно особям. Не исключено, что именно этим способом искусственного отбора мы обязаны невероятной скорости наблюдаемых изменений. За относительно короткий промежуток времени мозг наших предков увеличился в объёме вдвое, достигнув массы 770–800 г. Быстро добиться подобных морфологических изменений даже в современных условиях разведения домашних пород животных весьма непросто. Это означает, что основным механизмом быстрых изменений стал неосознаваемый искусственный отбор. Решая простейшие задачи поиска пищи, размножения и доминантности, наши далёкие предки стимулировали церебральный сортинг, ускоривший эволюцию человеческого мозга.

Таким образом, в период исторического появления архантропов произошло окончательное формирование методов искусственного внутривидового отбора, который превалировал над давлением внешней среды. Отношения внутри больших групп гоминид стали инструментом отбора, подобного которому по эффективной жестокости ещё не встречалось в эволюции. В результате увеличились абсолютная скорость возрастания массы мозга и асинхронный рост центров контроля социальных отношений.

Плоды этого замечательного периода эволюции мозга человека трудно не заметить. Каннибализм распространён до настоящего времени и особого интереса не вызывает. Современное людоедство обычно рассматривают как результат психических отклонений в сочетании с криминальными наклонностями отдельных людей. На самом деле многочисленные находки стоянок индейцев анасази, обнаруженные в штате Нью-Мексико (США), подтверждают распространённость этого занятия

ещё в X в. Каннибализм в кризисных ситуациях возникает повсеместно, что негуманно подчёркивает нашу историческую общность с архантропами, гоминидами и палеоантропами. Однако поедание друг друга, как форма искусственного отбора, не имело особого значения. Его быстро заменили более эффективные межпопуляционные столкновения, которые принято называть войнами.

Намного бóльшие эволюционные последствия вызвал социально ориентированный отбор обладателей больших лобных областей. В результате этих событий наш несчастный мозг оказался в двойственном положении, которое продолжает влиять на наши поступки до сих пор.

С одной стороны, головной мозг унаследовал инстинктивно-гормональные ценности животного мира. Эти поведенческие корни делают из нас обыкновенных млекопитающих, которым безразличны социальные начинания сообщества архантропов или гуманистические идеалы современных пацифистов. Звериный индивидуализм аморален и направлен на решение исключительно личных проблем биологического происхождения. С другой стороны, в результате искусственного отбора возникли развитые лобные области, которые, выполняя тормозные функции, позволяют долгое время осознанно заботиться о потомках и поддерживать социальные отношения. Эти центры мозга наделили человека не только достоинствами, но и недостатками. Мы получили невероятное для биологического мира снижение агрессии, способность к обмену пищей с неродственными особями и возможность формирования длительных социальных контактов. Вторичными производными этих эволюционных приобретений стала возможность творческого созидания нового материального мира, гуманистические и моральные правила существования социальных сообществ.

Платой за эти достоинства были пассивность, конформизм и скрытые системы подавления индивидуальных особенностей поведения. Кроме очевидных личностных потерь, возникли и скрытые проблемы мышления. Самой значимой из них является двойственность сознания, тиранившая наш несчастный мозг уже сотни тысяч лет. Эти чудесные события происходили намного позднее рассматриваемого нами периода появления искусственного отбора и будут рассмотрены в конце книги.



1.8. Мифология эволюции мозга

Причиной появления этого раздела в третьем издании книги стало неистребимое желание многих авторов упорно эксгумировать давно опровергнутые теории и повторять антикварные заблуждения. Даже вынужденное рассмотрение модных нелепостей в основном тексте книги мне кажется крайне неуместным. По мере возможности я постарался удалить все упоминания о сомнительных выдумках по поводу эволюции мозга человека, чтобы не возбуждать неокрепшие умы. Однако церебрология настоятельно требует регулярной санации от мозговых поллюций децеребрализованных, но многочисленных и плодовитых компиляторов и популяризаторов. По этой причине пришлось свести большую часть завиральных идей в специальную отхожую главу, которая поможет разобраться в достоверности ряда антропологических идей. Самых авторов винить особенно не в чем, поскольку знания о строении, физиологии и эволюции головного мозга нетривиальны и требуют значительной профессиональной подготовки. Ещё меньше может быть претензий к популяризаторам науки. Их убеждённость в своей природной правоте, как и агрессивное невежество, вполне объяснима и простительна. Обычно популяризаторы пытаются неумело паразитировать на чужих знаниях, пытаясь перепродать их наименее искушённой публике. Дилетантские попытки что-либо сказать о мозге человека и приматов, как правило, приводят к анекдотическим и печальным последствиям. Стремясь предупредить распространение нелепостей, я попытался перечислить и обсудить наиболее популярные заблуждения.

Чаще всего среди психологов, социологов и антропологов встречается представление о том, что мозг человека совершенно не изменился за последние 50—150 тыс. лет (Клейн, 2014). При этом загадочное прекращение увеличения массы мозга на последнем этапе человеческой эволюции давно объясняется господством социальных закономерностей (Bert, 1972). Это странное утверждение, поскольку метасация палеоантропов и неоантропов в Европе происходила не менее 50 тыс. лет (Lewin, 1989). За гранью здравого смысла остаётся наивное убеждение антропологов в том, что морфологический прогресс мозга может быть связан только с увеличением его массы. Это не так, в предыдущих главах было показано, что мозг эволюционирует на основании перестройки отдельных полей коры и подкорковых структур, которые выполняют специфические функции. Искусственному отбору абсолютно безразлично направление анатомических изменений. Мозг может уменьшаться или увеличиваться в зависимости от полезных для вида репродуктивных

результатов. По этой причине мозг европейцев последние несколько десятков тысяч лет непрерывно уменьшается (Савельев, 2010, 2014, 2016).

Совершенно непонятно, как идея непрерывного увеличения мозга смогла возникнуть. По-видимому, в начале XX в. многим казалось, что черепов палеоантропов, очень похожих на современных людей, вполне достаточно для таких выводов. В те времена изучение нервной системы ограничивалось довольно поверхностной анатомией, слабо связанной с эволюцией цитоархитектонической организации мозга. Вполне понятно, что мозг неандертальцев и кроманьонцев никто в руках не держал и с современным человеком не сравнивал. В конце книги приведены сведения об объёме черепа этих палеоантропов. Даже столь простые знания показывают, что наш мозг с тех далёких времён заметно полегчал. Это означает, что самые грубые анатомические изменения точно происходили с мозгом всё это время. Мы не можем ничего сказать о его структурной организации 150 тыс. лет назад, но уменьшение массы более чем на 200 г не могло не затронуть многие структуры головного мозга.

Биологически обусловленное желание снизить нагрузку на собственный мозг иногда затрагивает и исследователей нервной системы. Наиболее ярким примером, подтверждающим общую закономерность, является гипотеза ограничения размеров головного мозга приматов и человека, предложенная М. Хофманом из Голландского института исследования мозга. Суть рассуждений М. Хофмана примерно такова. Антропогенез начался с эволюции мозга архаичных антропоидов примерно около 2 млн лет назад. Исходным материалом для возникновения человека были бипедальные приматы с массой мозга примерно 400 г (*Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*). В дальнейшем головной мозг антропоидов увеличивался преимущественно за счёт неокортекса. При этом различные участки коры развивались асинхронно, в соответствии с задачами конкретного периода эволюции (Hofman, 1989, 2000).

Пытаясь реконструировать эволюционные события возникновения человека, М. Хофман исследовал соотношение общего объёма мозга, серого и белого вещества у современных обезьян и человека. Он показал, что у мармозетки (*Cebuella pygmaea*) белое вещество мозга составляет 9%, а у человека — 34% массы мозга. Из этих данных был сделан вывод о том, что размер неокортекса и масса головного мозга увеличиваются линейно, а объём серого вещества в несколько раз быстрее (Hofman, 1989, 2000). По этим причинам М. Хофман пришёл к убеждению, что человек достиг конструкционного предела увеличения размеров мозга и его дальнейшее развитие невозможно. С его точки зрения, эволюция мозга приматов тупиковая, хотя и привела к появлению чело-

века. Эта гипотеза показалась бы странной некоторым обитателям планеты, если бы они могли с ней ознакомиться. Так, мозг китообразных устроен по общему для всех млекопитающих принципу, но вопреки предложенному закону достигает массы 9600 г, что в 3 раза больше, чем по теории М. Хофмана. Вместе с тем киты ничего о своих недостатках не знают и не испытывают неудобств. Предположение М. Хофмана не имеет под собой никаких оснований и ещё по одной тривиальной причине. Дело в том, что мозг состоит из рыхло расположенных и гидратированных нейронов. Они разделены большими межклеточными пространствами, заполненными спинномозговой жидкостью. Эта особенность нервной ткани позволяет безопасно дегидратировать мозг и проводить сложные хирургические операции.

Этой нелепой теорией можно было бы пренебречь, если бы ни одно обстоятельство. Оно связано с априорным утверждением о едином типе строения мозга всех антропоидов и человека. В соответствии с этой идеей мозг эволюционировал пропорционально сразу всеми структурами, а ограничения связаны только с соотношением белого и серого вещества. По сути дела, М. Хофман не допускает даже мысли о том, что мозг многочисленных видов и подвидов гоминид мог иметь оригинальные структурные особенности, которые известны из сравнительной цитоархитектоники.

Несмотря на сомнительность многих предположений, мы не можем исключить ни одного из известных вариантов строения мозга архаичных гоминид. Вполне вероятно, что эволюционные задачи могли решаться в результате увеличения как толщины неокортекса, так и площади поверхности коры полушарий большого мозга. В первом случае мозг мог быть слабо гирифицирован, а во втором — отличаться полигирией. Маловероятно, что эволюция мозга гоминид линейна. Наоборот, нелинейность развития и внутривидовой полиморфизм организации мозга стали основой для скоротечной эволюции человека.

Для быстрых эволюционных событий необходимы высокая популяционная изменчивость мозга и агрессивный отбор. Необходимо отметить, что однажды возникшие структуры нервной системы не заменяются новыми центрами, а почти всегда сохраняются в эволюции. Мозг позвоночных на протяжении всей эволюции непрерывно достраивается и дополняется новыми образованиями. Древние структуры обычно сохраняются для выполнения автономных функций, новые образования включаются в их произвольный контроль. Следовательно, исследование организации мозга приматов и человека может предоставить уникальные возможности для реконструкции далёких эволюционных событий, приведших к возникновению человека.

Основной проблемой изучения мозга наших далёких предков является ограниченность и неполнота материала. По этой причине объективность исследования организации мозга крайне важна для антропологии и нейробиологии. За время изучения эволюции человека разработано множество приёмов изучения как черепов, так и слепков (эндокастов) головного мозга. Установлены и математически формализованы соотношения между мозгом и черепом. Разработаны механические, томографические и компьютерные методы реконструкции мозга как для палеоантропологического материала, так и для живых людей. Основой большинства исследований являются несколько скромных параметров, которые удаётся извлечь из анализа эндокаста и черепа. По степени объективности можно расположить данные в следующем порядке: объём мозга, общая форма мозга, рельеф поверхности полушарий.

Для количественной оценки объёма мозга ископаемых гоминид и современного человека используется множество способов. Если речь идёт о мозге современного человека, то самым разумным можно считать его взвешивание сразу после извлечения. В этом случае возникают только две легко учитываемые ошибки: масса оболочек мозга и объём спинномозговой жидкости, оставшейся в мозговых желудочках. Надо отметить, что при изучении палеоантропологического материала объём оболочек и желудочков мозга не учитывается.

При наличии только черепа или его реконструкции ситуация несколько усложняется. В идеальном случае обычно изготавливают слепок с внутренней поверхности мозгового отдела черепа. Затем его погружают в жидкость и измеряют объём (Holloway et al., 2004)  *рис. 29*. До этого способа практиковались несколько иные приёмы, которыми заполнена большая часть литературы по антропологии. Рассмотрим некоторые из них. Для определения величины мозга в затылочное отверстие черепа вставляли каучуковый шарик и наполняли его водой. Измерив объём воды и учтя объём мозговых оболочек и желудочков, вычисляли массу мозга. С не меньшим успехом мозговой отдел черепа заполняли просом, стеклянными бусинками диаметром до 6 мм и горохом. Наиболее популярно измерение объёма мозга при помощи охотничьей дроби диаметром 2,2 мм. Дробь предложил использовать ещё П. Брока, и пока это один из наиболее распространённых и удобных методов измерения вместимости мозгового черепа. Тем не менее заполнение черепной коробки просом не утратило популярности. Объём сунгирских черепов был исследован именно с помощью проса (Бунак, Герасимова, 1984; Герасимова, 2000).

На заре антропологии краниометрия была популярнейшим методом исследования. В связи с этим были предприняты многочисленные поис-

ки метода вычисления объёма мозга по краниометрическим данным. Долгое время достоверный метод создать не удавалось, а прозаическая дробь и просо явно отравляли жизнь исследователей. В конце концов во Франции были предложены оригинальные методы вычисления объёма мозга по измерениям черепа (Бушан, 1912). Простой способ: половина произведения длины, ширины и высоты черепа (в миллиметрах) делится на 1200 для мужского и на 1150 для женского черепа. Более точен сложный метод измерения черепа по формуле:

$$\frac{\text{Горизонтальная окружность} \times \text{Сагиттальная окружность}}{3} \times \frac{\text{Поперечная дуга}}{2}.$$

Следующим шагом является деление полученного результата на 2000. Затем необходимо увеличить полученное число на 0,3% для каждой единицы черепного (головного) индекса для брахицефалов (короткоголовых) и уменьшить на столько же для каждой черепной единицы долихоцефалов (длинноголовых). Пограничным является черепной индекс, равный 80. В свою очередь черепной индекс вычисляют как отношение поперечной оси черепа к длине, выраженное в процентах:

$$\text{Черепной индекс} = \frac{\text{Ширина черепа}}{\text{Длина черепа}} \times 100\%.$$

Вполне понятно, что столь наукообразный способ измерения объёма черепа приобрёл огромную популярность. Вместе с тем любители краниологии в математическом азарте позабыли об изменчивости толщины костей черепа, что заставляет нас вернуться к гороху и охотничьей дроби. Тем не менее при отсутствии аутопсийного материала или томографа наиболее рациональным способом оценки вместимости черепа остаются краниометрические вычисления по формуле:

$$\frac{1}{3} \text{ горизонтальной окружности} \times \frac{1}{3} \text{ линии от корня носа до затылка} \times \frac{1}{3} \text{ дуги между ушными отверстиями},$$

где имеются в виду горизонтальная окружность головы, максимальное расстояние от корня носа до самой выступающей части затылка и расстояние между ушными отверстиями через свод черепа. Полученный результат следует разделить на 2000, что покажет величину массы мозга. Если нужно рассчитать объём черепа, то следует увеличивать на 0,3% каждую единицу черепного индекса выше 50. Метод вычисления черепного индекса приведён выше. Следует отметить, что все поверхностные краниологические способы вычисления объёма мозга не учитывают толщину костей черепа. Кости мозгового отдела черепа могут различаться в норме по толщине в 1,5–3 раза, а при некоторых типах патологий в 5–8 раз.

Специальное сравнение методов оценки объёма мозга по наружным краниологическим измерениям показало невысокую достоверность самых распространённых формул (Кочеткова, 1965). Образцом для оценки достоверности поверхностных измерений был череп Костёнки 14 (Маркина Гора) объёмом 1160–1170 см³. Краниометрическое вычисление объёма мозга по формуле Валькера дало 1474 и 1441 см³, Мануврие — 1297 см³, Топинара — 1267 см³, Пирсона — Ли — 1311 см³, Беннина — 1217 см³. По мнению В.И. Кочетковой, наиболее достоверны вычисления по межрасовой формуле Пирсона — Ли, так как реальный объём мозга почти совпадал с результатами вычислений (1222 см³). Возможность применения формулы Пирсона — Ли была основана на традиционном недостатке материалов по индивидуальной изменчивости европейских неантропов (Кочеткова, 1965). В настоящее время известны находки черепов объёмом от 1090 см³ (Minatogawa 4) до 1650 см³ (Mladec 5). В связи с этим косвенные методы оценки объёма мозга следует использовать в максимально однородных группах людей и с большой осторожностью.

К сожалению, использование этих методов не привело ни к установлению закономерностей эволюции мозга, ни к пониманию причин расовых различий. Основными достижениями стали подсчёты объёма мозга разных народов и введение словесной классификации мозга по массе:

наноцефалы	— до 1150 г;
элаттоцефалы	— от 1151 до 1300 г;
олигоцефалы	— от 1301 до 1400 г;
эметроцефалы	— от 1501 до 1700 г;
мегацефалы	— более 1700 г.

Надо отметить, что приведённая схема названий в науке не прижилась из-за очевидной расовой направленности. Исследования по измерению массы мозга у разных народов привели к довольно странным результатам. Так, уже упоминавшийся Г. Бушан утверждал, что «народы, стоящие на низших ступенях культурного развития, обладают несравненно меньшей вместимостью черепа, чем культурные народы». Он обосновывал этот вывод сравнительными измерениями объёмов черепов 95 австралийцев, 387 немцев и 108 китайцев. Автор показал, что у австралийцев мозг массой более 1400 см³ встречается в 5,2%, у немцев — в 51,5%, у китайцев — в 64,7% случаев. Из этих наблюдений был сделан оригинальный вывод, основанный на беспричинной убеждённости автора в преимуществах европейской культуры: «Таким образом, длительная культура повышает вес мозга, вследствие чего увеличивается вместимость черепа». Столь популярный вывод, на наш взгляд,

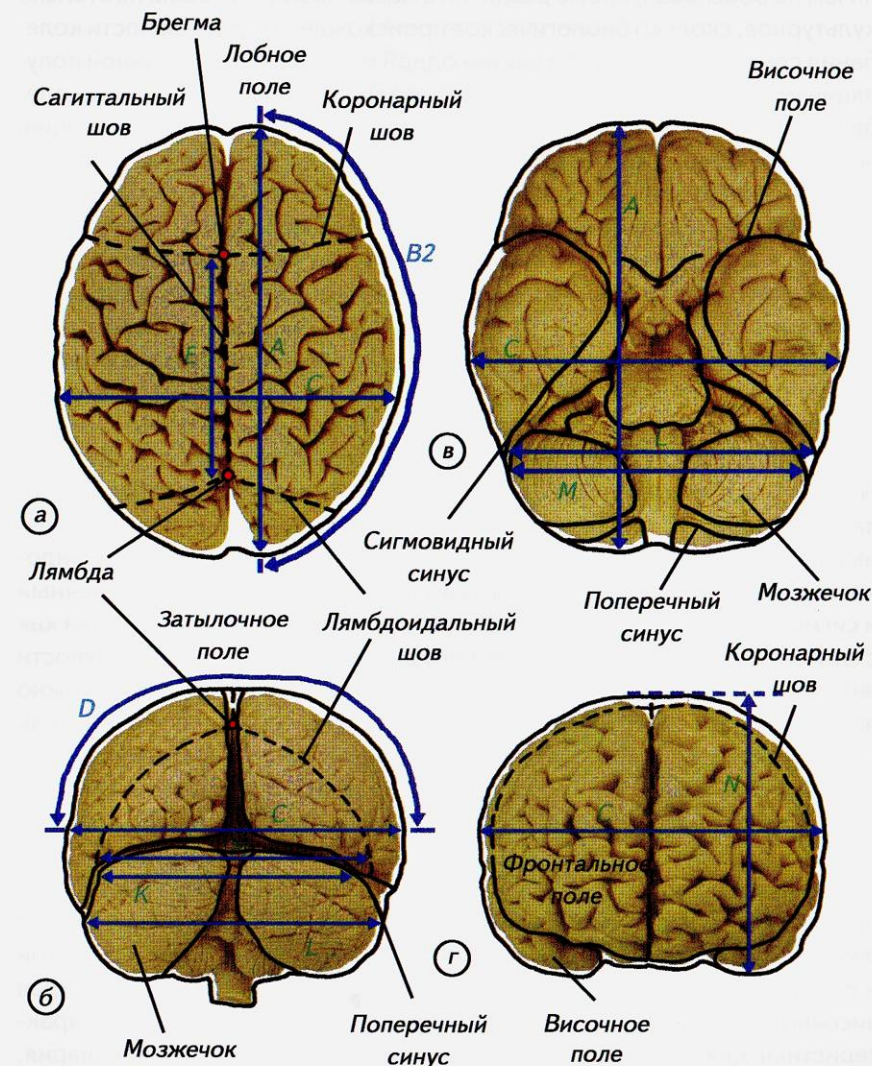


Рис. 29. Основные общепринятые параметры, используемые при измерении эндокастов гоминид (по Holloway et al., 2004).

Поверхность мозга: а — дорсальная; б — каудальная; в — вентральная; г — роstralная. Эндокаст и черепные швы обозначены чёрным цветом. В границы эндокаста вписан головной мозг, что позволяет оценить биологический смысл проводимых измерений. Синими стрелками и буквами показаны измеряемые участки мозга. Пояснения в тексте.

ничем не обоснован, кроме различий в массе мозга, имеющих не столько культурное, сколько биологическое происхождение. В реальности колебания средней массы мозга внутри одной и той же изолированной популяции могут изменяться на 30–35 г (Савельев, 1996, 2005а). Такие колебания зависят от уровня питания и качества жизни конкретной популяции, но прямой связи с интеллектом и образованием они не имеют.

Кроме определения объёма мозга, часто применяют метод геометрической оценки расстояний между более или менее постоянными точками на эндокастах. Большинство измерений осуществляют по нескольким схемам, приведённым на *рис. 29* и *рис. 30*. На эндокранном отливке можно выделить от 15 до 30 участков поверхности, пригодных для измерений. В мировой практике выбор точек измерения определяется объективными границами структур, которые можно однозначно идентифицировать на внутренней поверхности черепа. Обычно определяют максимальную длину, ширину и высоту мозга *рис. 29, А, С, N*. Стабильными показателями являются латеральный обвод эндокаста от лобного до затылочного полюса и дуга, соединяющая височные полюса правого и левого полушарий *рис. 29, В2, D*. На эндокастах часто хорошо сохраняются следы от мозжечка, поперечный и сигмовидный синусы. Это позволяет установить ширину мозжечка как с сигмовидным синусом, так и без него *рис. 29, L, M*. На поверхности эндокаста большинства гоминид и человекообразных обезьян можно ясно различить сагиттальный, коронарный и лямбдоидальный швы, как правило, используемые в качестве опорных точек для измерений. Пересечение сагиттального и коронарного швов даёт очень стабильную брегму, а сагиттального и лямбдоидального швов — лямбду *рис. 29, а, б*. Лямбдоидальный шов в месте пересечения с сигмовидным синусом мозжечка формирует астрион, а передний край затылочного отверстия принято считать точкой базииона *рис. 30, а*. В дополнение к этим параметрам обычно измеряют расстояния между лямбдой и брегмой и от вершины, или роландовой точки, до максимально удалённого края височной доли *рис. 30, F, N*. Пытаясь найти количественные характеристики для описания формы латеральной поверхности полушария, часто используют дополнительные измерения. Большинство авторов определяют расстояние от брегмы до астриона, вентрального края мозжечка и базииона *рис. 30, G, I, H*. Эти измерения позволяют объективно охарактеризовать форму эндокаста и дополнить качественные фотографии оригинала (Holloway et al., 2004).

Такие работы требуют довольно много времени и сил, хотя показатели в цереброметрии примерно такие же, как и в краниологии. Лучше всего охарактеризовал результаты измерительных подходов ещё

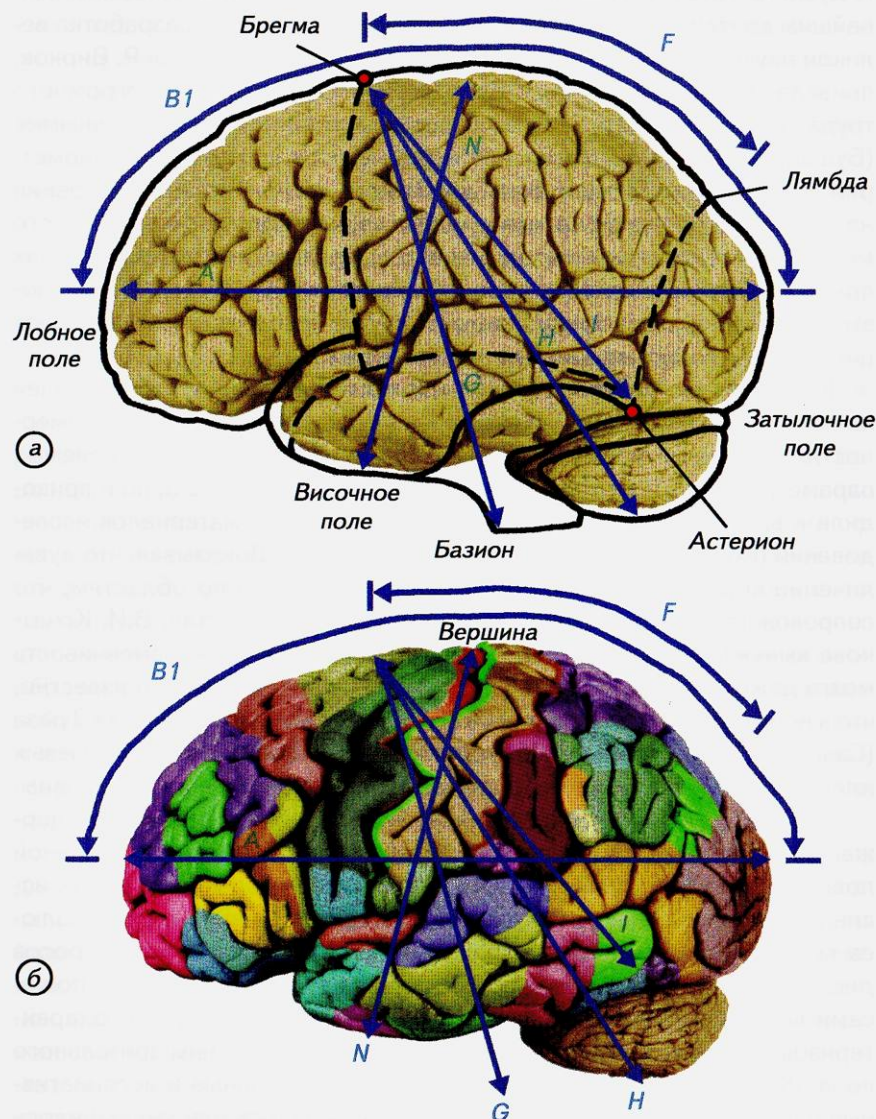


Рис. 30. Измеряемые параметры эндокастов латеральной поверхности мозга (а) и расположение реальных морфофункциональных полей неокортекса (б; схема измерений по Holloway et al., 2004).

Границы эндокаста обозначены чёрным цветом, измеряемые величины — синим. Пояснения в тексте.

Г. Бушан в 1912 г. Он писал: «В течение полвека краниология была важнейшим критерием в антропологии. Эта односторонняя разработка великой науки о человеке, которой особенно много сил отдал Р. Вирхов, привела всю антропологию в тупик; результаты бесконечно огромного труда, затраченного на измерения черепов, оказались минимальными» (Бушан, 1912). Приведённый текст был написан по поводу краниометрии, где анатомические и функциональные интерпретации измерений на несколько порядков проще и надёжнее, чем при анализе головного мозга. Вместе с тем, как широко известно, на историческом опыте своих предшественников большинство учёных почти ничему не учатся. Поэтому современные исследователи столь же бесплодно прикладывают циркуль к эндокастам, как и полтора века назад.

К сожалению, эти подходы не оправдали надежд исследователей на получение объективной информации об эволюционных закономерностях изменения формы мозга. Попытки увеличить число измеряемых параметров (до 71) не только не дали никакого результата, но и привели к вынужденной фальсификации собственных материалов исследований (Кочеткова, 1973; Дробышевский, 2007). Доказывая, что «увеличение коры показывает явную неравномерность по областям, что сопровождалось появлением очагов интенсивного роста», В.И. Кочеткова вынуждена практически отрицать индивидуальную изменчивость мозга даже у палеоантропов. Для всех больших рас хорошо известно, что в норме масса головного мозга может различаться более чем в 2 раза (Савельев, 1996, 2005а), поэтому рассуждения о «выпячивании» речевых или ассоциативных областей в отдельных эндокастах весьма условны.

Самые большие трудности связаны с нейробиологическим содержанием измерений эндокастов. Рассмотрим на примере латеральной поверхности мозга современного человека осмысленность таких исследований *рис. 30* . Расстояние от лобного до затылочного полюса является анатомической характеристикой и не вызывает вопросов *рис. 30, А* . Вместе с тем смысл измерения дуги между этими полюсами весьма проблематичен *рис. 30, В1* . Что же может охарактеризовать длина этой дуги? Она начинается от середины зрительного поля 18, проходит через сенсомоторные, двигательные и ассоциативные центры. Увидеть на эндокасте, что увеличилось или уменьшилось у конкретного гоминида, просто невозможно. Ещё менее понятна дуга между брегмой и лямбдой *рис. 30, F* . Начинаясь с середины подполя ба, дуга проходит через шесть функционально различных полей и заканчивается на границе зрительных центров. Её увеличение нельзя однозначно связать ни с одним из полей. Самые нелепые замеры приведены на *рис. 30*  стрелками под буквами I, G, H и N. В одном изме-

рении перемешиваются двигательные, сенсомоторные, слуховые, вкусовые и вестибулярные центры. Какую же «существенную качественную разницу в мыслительных процессах» удавалось находить по результатам подобных исследований, остаётся загадкой. Особенно занятно, что многие измерения проводились не на реальных эндокастах, а по опубликованным в печати фотографиям. Недостоверность и нейробиологическая бессмысленность подобных исследований усиливаются тем, что от 30 до 70% поверхности неокортекса находится в глубине борозд, а доля скрытой поверхности зависит от индивидуальной изменчивости и функциональной специализации поля. В связи с этим в исследовании мозга предков человека приходится опираться на самые общие сведения о его размерах и скромные данные о масштабах гирификации.

Фрагментарная возможность оценки развития борозд и извилин связана с тем, что на внутренней поверхности черепа иногда сохраняется рельеф полушарий. Особенно хорошо заметны крупные извилины и борозды, и создаётся иллюзия «отпечатка» поверхности мозга. Однако никакого «продавливания костей» и «отпечатывания» извилин на поверхности черепа нет. Между черепом и мозгом находятся три мозговые оболочки. Ближе к мозгу расположена мягкая мозговая оболочка, затем паутинная и снаружи — твёрдая. Пространство над мозгом заполнено циркулирующей спинномозговой жидкостью. Над твёрдой мозговой оболочкой нет эпидурального пространства, и она сливается с внутренней надкостницей черепных костей. Между поверхностью полушарий и черепом происходит активное движение крови в сосудах и спинномозговой жидкости в мозговых оболочках. Неравномерность метаболизма над поверхностью борозд и извилин приводит к формированию вторичного рельефа мозга на внутренней поверхности черепа. Этот рельеф динамически изменяется на протяжении жизни. Особенно заметны в дорсальной части лобной области так называемые пальцевидные вдавления (*impressiones digitatae*), ограниченные чёткими перемычками (*juga cerebraalia*). Они образуются в местах расположения арахноидальных ворсинок, где скорость движения спинномозговой жидкости выше, чем в окружающих мозговых оболочках. Следовательно, выраженность рельефа мозгового черепа неравномерна и зависит от возраста особи и особенностей движения как крови, так и спинномозговой жидкости.

Тем не менее рельеф поверхности мозга предоставляет довольно много полезной информации об анатомической организации полушарий. В идеальной ситуации удаётся идентифицировать 2–3 лобные извилины, роландову, пред- и постцентральные, внутритеменную, височные и некоторые затылочные борозды. Обычно хорошо заметны сильвиева борозда и общие контуры долей мозга. Сосудистая система мозговых

оболочек позволяет уточнить невидимые на мозговом рельефе детали. Все эти сведения весьма интересны, хотя позволяют оценить только общие анатомические тенденции в эволюции мозга. При сравнении мозга современного человека с эндокастом австралопитека или шимпанзе отсутствие сходства будет очевидно. Вместе с тем различия в уровне гирификации между архантропами и палеоантропами уже перекрываются индивидуальной изменчивостью борозд и извилин (Holloway et al., 2004). Более того, уровень гирификации мозга современных людей может быть намного ниже, чем у архантропов (Савельев, 1996). В связи с этим никакие рассуждения о появлении «гирификационных признаков гоминидизации» или «гирификационных расовых различий» всерьёз воспринимать нельзя.

Таким образом, для реконструкции эволюции мозга современного человека мы располагаем довольно скромными сведениями. В настоящее время известны достоверные описания и проверенные измерения около 200 эндокастов. В их число входят австралопитеки, архантропы и палеоантропы, имеющие проверенные несколькими методами датировки. Далеко не весь материал хорошо сохранился, поэтому новые реконструкции постепенно дополняют имеющиеся сведения об объёме и форме мозга (Schwartz, Tattersal, 2002; Holloway et al., 2004). Тем не менее современная ситуация в палеоневрологии позволяет реконструировать нейробиологические события, которые привели к появлению человеческого мозга.

Наиболее важной нейробиологической проблемой является возникновение приматов. Ранние этапы эволюции этой группы не вызывают особых дискуссий, но причины появления «церебральной» ветви, приведшей к формированию человека, весьма туманны. Не ясно, зачем древним приматам мог понадобиться гигантский головной мозг, когда даже современные лиссэнцефальные (с мозгом без борозд и извилин) мартышки являются процветающими группами. Какова же должна быть окружающая среда для появления столь крупного мозга? Если мозг увеличивался в размерах по отношению к предковым формам, то можно допустить, что он явно не удовлетворял его обладателей. Чем же питались и каким способом добывали пищу далёкие предки человека? В общепринятых теориях предлагается поверить, что всеядные существа широко использовали манипулирование с предметами, которое постепенно и привело к развитию крупного мозга. Примерно так же питаются дикие свиньи, но прогресс их мозга немного задержался. У слонов и попугаев манипуляторы намного эффективнее свиного пятачка, но и тут чрезмерного интеллекта не возникло. В связи с этим среда и причины возникновения мозга современного человека кажутся загадкой.

Среди наиболее сомнительных представлений об эволюции человека выделяется особой странностью популярная модель катастроф. Религиозность всех катастрофических гипотез развития жизни на Земле следует отнести к психиатрическим проблемам исследователей. Однако в антропологии они принесли нелепый, но поучительный результат. В основе данной гипотезы лежит известная математическая теория Р. Тома и К. Зимана (Rene Thom, Christopher Zeeman), которая носит очень общий характер. Катастрофой называют резкое качественное изменение объекта при плавном количественном изменении параметров, от которых он зависит. Суть идеи при переносе на биологические объекты состоит в том, что структурная катастрофа организмов всегда приводит к радикальному изменению направления эволюционного развития. Причиной такой катастрофы является эффект постепенного изменения соотношения действия биологических сил в неожиданном или даже радикальном направлении. Эти общие представления решили применить к антропологии без всяких оснований и доказательств.

Очень условная и общая математическая модель быстро нашла сторонников. Появились имитаторы научной деятельности, умудрившиеся применить этот подход к псевдоизучению австралопитековых и неандертальцев (Weaver, 1980). Вполне понятно, что кроме не имеющих биологического смысла арифметических манипуляций и голословных рассуждений в статье ничего обнаружить не удалось. Тем не менее гипотеза стала активно разрабатываться, и вскоре был найден способ её глобального доказательства. Для этого была подобрана подходящая катастрофа, которая произошла на месте современного озера Тоба на острове Суматра в Индонезии. Озеро является жерлом остывшего вулкана, извергавшегося около 75 тыс. лет назад. Смелая теория катастрофы Тоба утверждает, что взрыв вулкана вызвал глобальную вулканическую зиму, продержавшуюся 1000 лет. Эта выдуманная и недоказанная идея мгновенно была дополнена антропологической теорией «популяционно узких мест», а затем и «генетически узких мест». Под данными терминами надо понимать массовое вымирание людей, животных и растений от действия вулкана.

Как и следовало ожидать, с помощью точнейшей арифметики было неопровержимо доказано сокращение населения Земли после извержения до минимальной популяции 3–10 тыс. человек. Это рассчитанное вымирание людей легко подтвердили молекулярно-генетическими методами, что доказывает их ценность и достоверность для антропологии. Сразу были обнаружены и доказаны «генетически узкие места» для обитавших в Восточной Африке шимпанзе, горилл, орангутанов Борнео, индийских макак, гепардов и тигров.

Выводы катастрофистов вызывали вполне закономерную критику, закончившуюся только в 2018 г. детальным исследованием геологии Африки (Yost et al., 2018). Оказалось, что вулкан Тоба не вызвал даже 6-летнего похолодания в Восточной Африке. Следовательно, генетически узких мест среди африканских популяций анатомически современных людей не возникало, что никак не могло подтолкнуть человечество к грани вымирания. Этот пример наглядно показывает, как умозрительное моделирование эволюции человека привело к многолетним и бесплодным антропологическим имитациям научной деятельности и фальсификации социогенеза.

Особое место в антропологической мифологии занимают идеи датировки эволюции человека по молекулярным часам и генетическим различиям. Методическая ограниченность и упрощение сложной биологической фактологии до математического аппарата школьной арифметики регулярно приводят к «революционным» открытиям. Мода на эти исследования началась с 1967 г., когда Алан Вилсон и его аспирант опубликовали простенькую работу по сравнению связывания альбумина у человекообразных обезьян и человека (Sarich, Wilson, 1967). Основная идея состояла в том, что, по мнению авторов, надо исследовать белки или генетический аппарат современных животных и анализировать различия в строении молекул. Их величина показывает степень родства или эволюционные различия. Примитивность этой иммунологической работы и глобальность выводов стали образцом для подражания.

Используя эти незатейливые принципы, передовые исследователи научились строить генетические родословные человечества. Ярким примером может быть возникшая 30 лет назад наиболее убедительная «теория Евы», регулярно и бурно обсуждаемая. Гипотеза существования проматери высказана Р. Кенн и соавторами, которые на основе изучения митохондриальной ДНК решили, что предком всех людей является одна женщина, жившая в Африке 200 тыс. лет назад (Cann et al., 1987). Смелый вывод построен на довольно странных представлениях.

Рассмотрим их немного подробнее. Длина митохондриальной ДНК (мтДНК) всего 16 500 пар нуклеотидов, а ядерной ДНК — 3 млрд пар. Следовательно, мтДНК коротенькая, а митохондрий в клетке много, что упрощает работу генетиков. Драгоценная мтДНК целиком достаётся потомкам только от матери и меняется лишь в результате мутаций. Дополнительным удобством для исследователей стало существование в мтДНК так называемой D-петли. Это образование является некодирующим и очень изменчивым участком в мтДНК. Вполне естественно, что некодирующий участок изменяется в эволюции очень быстро. мтДНК имеет скорость мутирования в 5–10 раз выше, чем в ядерном

геноме, а в D-петле скорость мутаций возрастает ещё в 5–10 раз. Этот гипервариабельный участок ДНК имеет только 300 пар нуклеотидов, а происходящие в нём мутации не дают их обладателям метаболических преимуществ и не вызывают каких-либо патологий.

Р. Кенн, М. Стоунинг и А. Уилсон использовали 147 плацент от женщин из Европы, Африки, Австралии и Новой Гвинеи, что и позволило им прийти к идее африканской Евы (Cann et al., 1987). Они сравнили различия по частоте встречаемости нуклеотидных замен в D-петле у человека. Оказалось, что у африканцев разнообразие максимально и составляет 0,47%, у азиатов — 0,35%, а у европейцев — меньше 0,23%. Сравнивая попарно мтДНК между разными образцами плацент, исследователи построили генеалогическое древо, где одна из ветвей оказалась полностью африканской. На этих данных и были основаны выводы о появлении 200 тыс. лет назад «митохондриальной Евы» в Африке. Спустя полтора десятка лет время появления проматери уменьшили до 125 тыс. лет.

Через несколько лет после появления этой гипотезы она была адекватно оценена специалистами по эволюции человека (Thorne, Wolpoff, 1981; Varinaga, 1992). Было показано, что существует специфическое сходство, начиная с питекантропов и заканчивая более поздними популяциями людей. Преемственность развития палеолитических культур доказана в многочисленных археологических исследованиях, а преимуществ африканской каменной индустрии не найдено. Критика была достаточно аргументирована, и идея генетической проматери постепенно исчезла.

Эта стройная гипотеза вызывает большие сомнения не только из-за существования подробной палеонтологической летописи и разнообразных археологических данных. Давно выявлены и чисто методические проблемы, которые стараются не обсуждать. Во-первых, существование общего предка человека гарантирует наличие в прошлом точки схождения у любого устойчивого к рекомбинациям участка ДНК. Генетики считают, что таких участков в человеческой ДНК может быть от 80 до 100 тыс. Следовательно, по каждому из участков можно построить свою генетическую историю и отыскать оригинальных предков из самых неожиданных территорий. Во-вторых, для пресечения материнской линии мтДНК достаточно, чтобы у женщины не было дочерей. Сыновья получают материнские митохондрии, но своим детям их уже не передадут. Если мы принимаем идею «митохондриальной Евы», то должны допустить крайне маловероятную непрерывность наследования одной единственной мтДНК. По сути дела, в 8000 поколений подряд (125 тыс. лет) должны были всегда появляться плодовые дочери.

Однако есть ещё более фундаментальные противоречия в самой основе используемого метода. Безусловным фактом является наследование мтДНК по материнской линии. В мтДНК человека находится 16 500 пар нуклеотидов и крайне полиморфный участок — D-петля, где регулярно происходят мутации, что также никем не оспаривается. А дальше начинаются аксиоматические утверждения авторов, которые никак не доказаны. Они предлагают принять на веру, что каждая мутация в мтДНК уникальна и стабильна. Это значит, что, возникнув один раз, она сохраняется навсегда и никогда не исчезает. Более того, надо обязательно поверить в абсолютную невозможность повторной или заменяющей мутации в одном и том же месте мтДНК. Описанные принципы возведены в религиозную форму и ничем не подтверждены. На основании столь смелых допущений сделаны примитивные расчёты совпадений или несовпадений мутаций мтДНК в разных популяциях. Этого авторам показалось достаточно, чтобы свести всех предков человека к одной нестарой проматери — «митохондриальной Еве».

К сожалению, для глубоко верующих в молекулярно-генетические парадигмы неопитов появление современного человека и вычисление «митохондриальной Евы» между собой никак не связаны. Дело в том, что мутации, используемые в генетических родословных, преимущественно нейтральны. Они не сказываются на морфологии скелета или работе головного мозга гоминид. Полиморфная D-петля является всего-навсего индифферентным участком мтДНК, который изменялся независимо от появления человека современного типа. Приведённые выше соображения и археологические данные о времени расселения людей из Африки ставят под сомнение ценность изучения мтДНК из позвонков взрослого неандертальца или ребёнка. Тем не менее здравому смыслу и многочисленным результатам других направлений исследований этот подход противопоставляет простоту безграмотной убеждённости. В конечном счёте коммерческое тестирование наивных обывателей по митохондриальным гаплогруппам в программе «семи дочерей Евы» стало наукообразным и очень доходным занятием.

Ещё более спорны утверждения о «речесоциально-трудовом» поводе возникновения мозга человека. Идея о том, что использование орудий труда и коммуникативных сигналов в социальной структуре обезьяньего стада может привести к формированию человеческого мозга, не выдерживает даже поверхностной критики. В настоящее время известно много видов животных, использующих орудия, системы сложных коммуникаций и развитую структуру сообществ, но это не привело к появлению крупного мозга. Так называемая трудовая теория появления бипедальности и развития мозга человека была продуктом адаптации

социальных заблуждений марксизма-ленинизма к процессам гоминидной эволюции. Идея была крайне проста и состояла в «научном доказательстве» роли труда в эволюции человека. Переноса эти парадигмы в антропологию, подобострастные коммунистические исследователи и их последователи утверждают, что гоминиды встали на задние конечности для освобождения рук. При этом руки были необходимы для орудийной деятельности, что доказывало появление пролетариата и трудовой интеллигенции среди австралопитеков или их ближайших родственников. Если допустить существование «орудийно-трудовой» теории появления бипедальности, то остаются загадочными причины вставания на задние конечности австралопитеков примерно за миллион лет до создания первых орудий.

В не менее спорном состоянии находится вопрос возникновения бипедальности, или прямохождения. Двухногие существа с манипулирующими передними конечностями многократно возникали в эволюционной истории позвоночных. Достаточно упомянуть процветание нескольких отрядов двухногих динозавров и птиц на протяжении десятков миллионов лет. Вместе с тем даже свободные передние конечности в сочетании с бипедальностью не стали основанием для появления мозга и речи, поэтому предположения о первичности развития рук и прямохождения в качестве причин возникновения архетипа мозга человека весьма сомнительны.

Реконструкции происхождения бипедальности человека в антропологической литературе напоминают сборник странноватых анекдотов. Так, долгое время было распространено представление о том, что неандертальцы не обладали полностью выпрямленным телом и ходили с наклонённым вперёд туловищем. Столь безрадостную картину дополняли подогнутые колени, явно свидетельствовавшие об убогости и архаичности неандертальцев. Эти нелепые представления до сих пор кочуют по произведениям сомнительных популяризаторов науки. На самом деле неандертальцев изуродовал популярный французский антрополог М. Буль, который ещё в 1921 г. описал скелет пожилого мужчины, страдавшего тяжёлой формой артрита. В дальнейшем неандертальцев представляли мощными, заросшими волосами дикарями, которые перемещались на полусогнутых конечностях. Это описание старика с патологией посткраниального скелета и позвонков из Ла Шапель-о-Сен на долгие годы стало популярным образом всех неандертальцев. Вполне понятно, что потребовались десятки лет для доказательства как выпрямленности неандертальцев, так и их высоким интеллектуальным и культурным развитием (Brauer, 1972). На самом деле неандертальцы имели развитую культуру, орудийную деятельность, а их внешний вид

мало отличался от современных людей. Они проиграли эволюционный конфликт нашим предкам только по причине различий в социальной организации групп, которая предопределила направление искусственного отбора мозга.

Для объяснения появления бипедальности в условиях леса существует множество занятных объяснений. Наиболее популярны «брахиаторные» модели, пытающиеся объяснить различия стопы человека и приматов. Иногда предполагается, что бипедализм сопровождался «брахиацией на низких ветвях» деревьев. В «брахиаторной» гипотезе подразумевается, что архаичные гоминиды были неустойчивы на земле и хватались за низкие ветки для сохранения равновесия. В соответствии с теорией, спустя несколько миллионов лет подобных перемещений приматы предпочли бипедальность, а не способ передвижения гиббонов. Биологический смысл, механизмы естественного отбора и преимущества столь нелепой техники появления бипедальности пока установить не удалось. Доказать жизнеспособность брахиаторной гипотезы происхождения бипедальности пытались по анализу сравнительной локомоции у 81 вида современных и 8 видов миоценовых антропоморфных обезьян (Aiello, 1981). Занимательно, что исследование завершилось смелым признанием полубрахиаторов Нового Света наилучшей моделью для предка гоминидов. Это скорее говорит об эволюционной тупиковости брахиации, которая многократно возникала повсюду, где жили приматы.

Вполне понятно, что эта замечательная гипотеза была с блеском опровергнута. Довольно быстро исследователи сообразили, что архаичные приматы не стали бы отказываться в лесу от «руконогих» способов перемещений. Способы передвижения современных горилл и шимпанзе дают в лесу слишком очевидные преимущества, поэтому теоретики решили «выгнать» архаичных приматов из леса. Возникло сразу несколько смелых умозрительных гипотез «антибрахиаторного» типа. Наиболее популярно предположение о том, что леса вдруг стали резко исчезать. Образовался своеобразный буш или даже полустепь. По неведомым причинам архаичные приматы проявили удивительный патриотизм и не мигрировали вслед за исчезающим лесом вместе с богатыми источниками белковой пищи. Они остались на исторической родине и перешли к выковыриванию питательных корешков из земли. Корешков было немного, но их надо было находить и умело выкапывать. Древние приматы были вынуждены метаться по открытому бушу в поисках пищи на четырёх конечностях. Почему-то предкам австралопитеков этот способ передвижений не понравился, хотя они могли, как млекопитающие, на открытых пространствах перейти к пальцехождению и продолжать

использовать все четыре конечности. Вместо этого на бескрайних просторах буша появились бипедальные архаичные приматы на коротких кривеньких ножках. Какие могли быть получены преимущества при такой смене типа движения — непонятно. Освободившимся рукам было предназначено стать инструментом для изготовления орудий, сбора и переноса пищи. Желание исследователей доказать возникновение бипедальности в безлесом пространстве было так велико, что известный палеонтолог Осборн призывал начать розыски предка человека в безлесых областях Центральной Азии (Osborn, 1930). Теория была очень популярна до тех пор, пока не выяснилось, что гоминиды и их предки обитали во влажных лесах по берегам различных водоёмов. Эти данные были столь многочисленны, что появились компромиссные гипотезы происхождения бипедальности человека. Как «брахиаторные», так и «антибрахиаторные» гипотезы почти одинаково биологически необоснованны, а их анатомические противоречия десятки лет горячо, но бесплодно обсуждаются (Jeas, 1972).

В основе «синтетических» гипотез лежат две предыдущие идеи, объединённые различными способами. Суть новой концепции довольно тривиальна. Предполагается, что архаичные приматы преимущественно жили в лесу и передвигались, как современные человекообразные обезьяны. Вместе с тем они часто выходили на опушки дождевого леса, граничащего с неизвестно откуда взявшейся степью или бушем. В такой загадочной экологической системе и возникла бипедальность. Архаичные приматы выбегали из джунглей и подолгу бродили по открытым пространствам в поисках наивкуснейших корешков. Страстное желание добыть корешки и растения с открытых пространств можно объяснить только тягой к валериане, конопле или маку. Как бы там ни было, создатели гипотезы утверждают, что подобные регулярные экскурсии в буш привели к появлению бипедальности. Эта гипотеза выглядит предпочтительнее, чем две предыдущие. В ней даже есть место для действия естественного отбора на развитие бипедализма. Видимо, передвигаясь именно на двух ногах, предки австралопитеков старались привлечь к себе максимум хищников, чтобы ускорить отбор наиболее быстроногих особей. Дискуссии на тему о предпочтительной среде появления бипедальности ведутся непрерывно и абсолютно безрезультатно (Fittkau, Reichholf, 1982). Это происходит от того, что невозможно придумать какие-либо внятные биологические мотивы как для смены среды обитания, так и для неожиданного вставания на две ноги. Некоторые авторы сомневаются в использовании брахиации и полностью отрицают четвероногую фазу гоминидов при переходе от обитания в кронах деревьев к наземной бипедальности.

В поиске разумного выхода из создавшегося положения исследователи иногда выдвигают совершенно невероятные причины. Например, уже упоминавшаяся Д. Фальк распространила «термостатическую», или «рефрижераторную», гипотезу увеличения мозга антропоидов и происхождения бипедальности (Falk, 1992; Falk et al., 2000). С точки зрения Д. Фальк, бипедальность антропоидов возникла как способ борьбы с перегреванием мозга. Оказывается, грацильные австралопитеки (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*) обитали в саваннах. Ночью они мирно спали на деревьях, зато днём бродили по травянистым равнинам в поисках пищи и постоянно перегревались на ярком солнце. Это неудобство было связано с тем, что при движении на четырёх конечностях обширная спина, голова и ягодицы антропоидов получали слишком много солнечной энергии. В связи с этим наиболее сообразительные особи стали подниматься на задние конечности и сокращать площадь ожогов. По-видимому, автор гипотезы уверена, что настоящая необходимость спасения от перегревания спины и ягодиц стала основной причиной бипедальности архаичных антропоидов. При этом голова оказывается в наиболее невыгодном положении, испытывая дополнительное нагревание, хотя, с точки зрения Д. Фальк, именно охлаждение мозга является основным условием для его увеличения в эволюции.

Его надо охлаждать при помощи увеличения протока холодной крови через мозг. Этот процесс организован с помощью сосудов, проходящих через специальные отверстия в костях черепа. У австралопитеков таких отверстий мало и они меньшего диаметра, чем у гоминид. Следовательно, чем больше таких отверстий в черепе, тем больше крови протекает через головной мозг и охлаждает его. Если мозг охлаждён, то он лучше работает и у него есть ресурс для наращивания массы. Только после появления эффективной системы охлаждения мозг антропоидов может далее увеличиваться в размерах (Zenker, Kubik, 1996; Falk et al., 2000). Вся церебральная эволюция шла по совершенствованию охлаждающих систем головного мозга. Как только возникала эффективная система охлаждения, мозг увеличивался. Если охлаждение было неэффективно, эволюция мозга сразу тормозилась.

В соответствии с теорией Д. Фальк, кровь охлаждается под кожей лица. При избыточной нагрузке капиллярная сеть лица расширяется и физиономия краснеет. В результате расширения лицевой капиллярной сети кровь охлаждается. По мнению авторов, остывшая кровь охлаждает мозг (Cabanac, Brinnet, 1985; Falk, 1992; Falk et al., 2000). Более того, считается, что «температура мозга является единственным наиважнейшим фактором, лимитирующим выживание человека и других животных на территориях с высокой температурой» (Baker, 1979).

Температура мозга, безусловно, важна для выживания. Это генерализованный процесс, в который включены лёгкие, кожа, регуляция мышечного и общего тонуса организма. Доля лица в этом процессе ничтожно мала. Следует отметить, что кровь, поступающая в мозг по крупным артериям, имеет самую высокую температуру плазмы и форменных элементов. Именно благодаря ей достигается стабилизация температуры головного мозга. Мозг требует не охлаждения, а температурной стабильности для поддержания высокого уровня метаболизма. Температура в сонных артериях (*arteria communis dextra et sinistra*), кровоснабжающих головной мозг, очень точно регулируется и постоянно высока. В связи с этим у северных народов интенсифицируется кровообразование в лицевых костях. Причиной является более высокая по сравнению с телом температура головы. Кроме того, уже давно известно, что функциональная нагрузка на одну из сенсорных систем увеличивает температуру соответствующей области мозга. Это происходит преимущественно из-за перераспределения потока крови внутри мозга. Кровоснабжение активно работающей структуры мозга всегда больше, чем в окружающих отделах. На этом принципе было построено множество тепловизоров, использовавшихся для анализа функционального состояния участков коры ещё до появления позитронно-эмиссионной томографии. Для эффективной работы мозга требуется стабильная температура, которая выше, чем в остальном теле. При функциональной нагрузке она ещё более локально повышается в конкретном участке мозга. Однако эти явления не патофизиологический процесс, а необходимое условие для нормальной работы мозга приматов и человека. Следовательно, идея об эволюции мозга в зависимости от эффективности его охлаждения вызывает сомнения.

Основные рассуждения Д. Фальк и её сторонников базируются на подсчёте диаметра венозных отверстий в черепе антропоидов и человека. Самым веским аргументом в пользу «рефрижераторной» гипотезы почему-то является строение пещеристой пазухи, или кавернозного синуса (*sinus cavernosus*) в основании мозга. Он формирует множество синусов и крупное базиллярное сплетение (*plexus basilaris*). Однако многочисленные отверстия в базальной части черепа от венозных сосудов никакого отношения к охлаждению мозга не имеют. Через них кровь оттекает от мозга, а увеличение количества отверстий снижает внутричерепное давление и уменьшает скорость оттока крови. Чем ниже скорость кровотока, тем медленнее кровь оттекает от мозга и выше его температура. Венозная кровь, выходя из мозга, собирается в крупных синусах, а затем через кавернозный (*sinus cavernosus*) и сигмовидный синусы (*sinus sigmoideus*) попадает во внутреннюю яремную вену (*vena*

jugularis interna). В неё притекает также кровь от лица и головы по двум венам (vena facialis anterior et posterior). Внутренняя яремная вена направляется к сердцу. В этой ситуации остаётся полной загадкой то, как остывшая в лицевых капиллярах кровь может попасть в мозг против венозного кровотока. Значит, кровь лицевых вен никак не может охлаждать мозг.

Таким образом, к забавной «рефрижераторной» гипотезе эволюции мозга человека Д. Фальк привели элементарные анатомические и физические ошибки. Идеи возникновения бипедальности в результате борьбы австралопитеков с перегреванием ягодич являются таким же следствием умозрения, как и освобождение рук для «трудовой деятельности». Примерно такие же странные рассуждения лежат в основе представления о размерах большого носа у неандертальцев. Одни авторы считают, что неандертальская внешность была обусловлена тем, что огромный нос был своеобразным охладителем крови для мозга. Другие горячо отрицают эту смелую гипотезу и настаивают на охлаждении крови в сосудах кожи головы, которая снижала свою температуру за счёт испарения пота (Dean, 1990; Wheeler, 1990). Эти весёлые дискуссии забавны, но по указанным выше причинам довольно умозрительны. Им не помогает даже изобретение связи лицевых или дермальных сосудов с мозгом при помощи отсутствующей у человека каротидной сети или загадочных эмиссарных вен.

Однако могучий неандертальский нос постоянно беспокоил впечатлительных антропологов. Почти через 30 лет новое поколение естествоиспытателей поразило мир компьютерным анализом возбуждающего носа неандертальцев. Дружная компания из 13 исследователей убедительно показала, что большой нос был нужен неандертальцам для согревания и увлажнения воздуха, поступающего в лёгкие. По их представлениям, через большой нос воздух быстрее поступал в организм, чем обеспечивался высокий уровень метаболизма неандертальцев во время ледникового периода. Иначе говоря, большой нос был нужен не для охлаждения мозга, а для согревания воздуха, поскольку неандертальцы мучились от холода, а не от перегрева (Wroe et al., 2018). Эти работы вызывают удивление и сочувствие к авторам, которым явно недоступны базовые знания по школьной физике.

По нелепости с гипотезами мозгового охлаждения может сравниться лишь идея С.В. Дробышевского. С его точки зрения, человек стал передвигаться на задних конечностях для того, чтобы тяжёлый мозг не так сильно тянул к земле, не вызывал «изменение распределения массы и смещения центра тяжести» (Дробышевский, 2007). Этот сочинитель предполагает, что тоненькая шея гоминоидов не позволяла удерживать

большой мозг, поэтому ранние австралопитеки заранее распрямились и стали ходить на двух ногах. В качестве «доказательства» предполагается, что для облегчения головы череп антропоидов постепенно истончался: «Снижение биомеханического стресса привело к уменьшению толщины стенок черепа, а стало быть — массы головы». Оказывается, только в тонкостенном черепе мозг смог увеличиться без «усиления шейных мышц, поддерживающих голову» (Дробышевский, 2006).

Подобные навязчивые идеи похожи на плохой анекдот. С одной стороны, измерения толщины стенок черепов предков человека не показали утончение черепа в пользу увеличения мозга. С другой стороны, медведи, львы и другие крупные четвероногие млекопитающие не страдают от массы крупной головы и совершенно не стремятся немедленно встать на две ноги. Более того, современные птицы с очень лёгким черепом и небольшим мозгом прекрасно передвигаются на двух ногах, а с точки зрения диковатой гипотезы их двуногость беспричинна. Следовательно, нелепые идеи о происхождении бипедальности от перегрева ягодич или перевешивании отяжелевшей головы антропоидов можно объяснить лишь беспредельной и некритичной увлечённостью авторов.

Личные проблемы и навязчивые идеи очень часто порождают самые невероятные фантазии по поводу причин совершенствования мозга наших далёких предков. Один из таких теоретиков предложил, что наиболее существенную роль в эволюции человека играло бросание камней (Darlington, 1975). Встав на столь неожиданную точку зрения, он посчитал метание булыжников важнейшим способом добывания пищи, защиты и развития головного мозга. По его мнению, наиболее ловкие метатели получали пищевое и репродуктивное преимущество, которое закреплялось в конструкции мозга. Однако ярмарочный опыт неумелого бросания мячиков в цель показывает, что метательная эволюция дарлингтона пока ещё в самом начале своего тернистого пути.

Есть и более странные теории церебрализации мозга наших далёких предков. Существует представление о том, что причиной увеличения головного мозга гоминид могла быть неотения. Этот термин введён в 1882 г. Кольманом для обозначения способности организма воспроизводиться (размножаться) на ранних стадиях онтогенетического развития. Классическим примером является личинка хвостатой амфибии — аксолотль, которая может размножаться в воде. Эта способность амбистомы сохраняется после метаморфоза и выхода на сушу. В дальнейшем неотению называли эпистазом, педогенезом, протерогенезом, пedomорфодом, фетализацией, ретардацией и брадигенезом. Вполне понятно, что столь модное явление не могли не применить к эволюции человека. Для доказательства неотении автор проанализировал

наиболее удобные особенности черепа современного человека и молодых форм австралопитековых (Privratsky, 1981). При таком избирательном и незатейливом подходе он быстро обнаружил многочисленные и очевидные сходства. Результатом стало заключение о большом значении неотении как важного фактора прогрессивной эволюции человека и причины увеличения мозга.

У этой точки зрения есть и многочисленные последователи. Они считают, что у человека постоянно удлинняется онтогенез. Длительное развитие человека после рождения вынуждает мозг расти дольше, чем у предковых форм. К сожалению, эти авторы не догадываются о том, что пролиферация нейробластов практически прекращается к рождению человека, а её следы не могут повлиять на размеры мозга (Савельев, 2001, 2005б; Sorrells et al., 2018). Общее сходство зародышей на ранних стадиях развития говорит не столько об общности происхождения, сколько о единстве механизмов формообразования. Любые соматические или церебральные преобразования должны иметь биологический смысл и давать репродуктивные преимущества. Умозрительные привилегии далёкого будущего в биологическом и искусственном отборе приматов ценностью не обладают.

Многими исследователями гипотеза неотении как основного эволюционного механизма становления гоминид не принимается полностью, но допускается в качестве частного события (Shea, 1989). Имеется в виду соотношение мозгового и лицевого черепа, очень похожих у современных людей на поздние плоды высших приматов. При этом довольно трудно объяснить неотенией половой диморфизм или расовую изменчивость. Долго считалось, что африканские племена пигмеев являются доказательством гоминидной неотении. Однако изучение динамики концентрации факторов роста показало наличие у пигмеев простейшей наследуемой недостаточности по одному из гормонов.

Существуют и прямые проверки завиральной неотенической гипотезы. Наиболее показателен количественный анализ развития головного мозга человека. В незатейливой работе по проверке неотенической гипотезы происхождения человека была проведена оценка динамики роста таламуса и новой коры после рождения и в плодный период (Armstrong, 1992). Оказалось, что во внутриутробном периоде развития человека таламус растёт быстрее, чем кора, а после рождения соотношение меняется. При сравнении с макаками резусами выяснились различия в характере роста исследованных структур, а гипотеза неотении не подтвердилась.

Среди модных нелепостей изучения эволюции мозга человека и животных процветают индексы и коэффициенты. Навязчивое желание

облагородить и украсить никчёмные работы при помощи школьной арифметики или примитивных программных средств постоянно развивается. Среди наиболее популярных приёмов имитации наукообразия самыми известными являются разнообразные индексы энцефализации. Имеется в виду соотношение массы мозга и массы тела, которое даёт некий коэффициент. История связи между размерами мозга и тела у позвоночных началась с работы знаменитого анатома Ж. Кювье в 1802 г. Затем в 1868 г. Ф. Брандт в общих чертах установил характер этой закономерности, а О. Снелл вывел основную формулу. В современных обозначениях она имеет вид:

$$E = k \times S^a,$$

где E — масса мозга, S — масса тела, k — коэффициент энцефализации, a — коэффициент аллометрии, близкий к $2/3$. Спустя почти 50 лет после введения коэффициента цефализации Г. Бониним были установлены значения k и a для млекопитающих, которые составили $k=0,18$, $a=0,655$. С той поры начался бум применения наукообразной арифметики в эволюционных антропологических и неврологических исследованиях. Особенно увлекались этими закономерностями два широко известных персонажа Э. Дюбуа и Л. Лапик. Они умудрялись делать из примитивного и бессмысленного коэффициента глобальные выводы. Объективность их умозаключений была столь низка, что осуждалась даже сторонниками этого подхода (Bauchot, 1989).

Дело в том, что коэффициент энцефализации не учитывает качественных различий и совершенно непригоден для больших таксонов. Так, сравнивать динозавров и птиц по данным коэффициентам абсолютно бессмысленно, хотя большинство палеонтологов с удовольствием этим занимаются. У птиц, в отличие от динозавров, утрачено обоняние, развит гипер- и неостриатум, гирифицированный мозжечок и гигантские зрительные доли. Качественные различия строения большинства структур между группами столь велики, что масса мозга ничего не отражает. Эволюционный смысл таких сравнений ничтожен и не отражает ни изменений в поведении, ни адаптивные перестройки организма, ни физиологические адаптации. Это классический пример увеличения наукообразия статей за счёт введения бессмысленных, но количественных параметров оценки межгрупповых связей.

Если снизить ранг таксонов сравнения, то ситуация улучшится, но не намного. Популярное сравнение всех млекопитающих между собой по энцефализации не менее бесполезно, чем птиц и насекомых. Даже в одном классе млекопитающих различия мозга крайне велики (Савельев,

2001, 20056). У насекомоядных и сумчатых размеры неокортекса не достигают и пятой части массы мозга, а у хищных и копытных он в 2–3 раза превосходит все остальные структуры мозга, вместе взятые. Кроме этого, невозможно корректно сравнивать между собой лиссэнцефальный и гирифицированный мозг, что отражает эволюционную специализацию функций коры. Примерно такую же ценность представляет модный кладистический анализ, построенный на переборе отдельных параметров, которые сравниваются большими группами. Дело в том, что выбор параметров сравнения, как и их ценность, назначается автором произвольно, а математический аппарат алгоритма сравнения предполагает только дихотомические описания любых событий.

Надо отметить, что порочна сама идея сквозного сравнения массы головного мозга без спинного. Ещё более сомнителен анализ спинного мозга без периферической нервной системы. Доля каждого компонента в эволюционном ряду животных очень непостоянна, а соотношение всех компонентов между собой с особенностями организации тела животного и метаболизмом авторам в голову не приходит. Довольно трудно сравнивать холоднокровных рептилий с теплокровными млекопитающими, а последних с птицами. Уровень метаболизма мозга в этих группах столь же различен, как и энергетический обмен в скелетной мускулатуре. Достаточно упомянуть нервный аппарат электрогенерирующих органов скатов или пищеварительной системы приматов, которые по массе равны или превосходят головной мозг своих владельцев. Без учёта роли специализированных периферических компонентов, зачастую определяющих биологию и поведение животных, применять нелепые индексы цефализации крайне неосмотрительно.

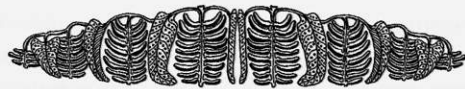
Попробуем оценить использование этих индексов на уровне семейств, родов и отдельных видов, что ближе всего к эволюции человека. На первый взгляд кажется, что особых проблем быть не должно. Действительно, мозг у высших приматов, гоминидов и человека очень похож, хотя и различается размерами. С одной стороны, есть очевидная проблема, связанная с индивидуальной изменчивостью массы мозга, которая для здоровых людей изменяется в пределах от 800–900 до 2300 г (Савельев, 2012). С другой стороны, масса тела не менее изменчива, что даёт крайне приблизительные показатели энцефализации, зависящие не от уровня интеллекта, а от масштабов переедания и накопления драгоценного жира. Ещё более обесмысливает эти коэффициенты изменение соотношения двигательных и кортикальных отделов мозга. Так, относительные размеры мозжечка в ряду от антропоидов до человека постоянно уменьшаются, а неокортекс увеличивается непропорционально. В результате индекс отражает невидящие параметры, кото-

рые надо относить то к развитию интеллекта, то к совершенствованию моторной активности. По этой причине я избегаю использования красивых, но бессодержательных индексов цефализации.

Среди очень модных и столь же бессмысленных подходов процветает наукообразное анатомическое сравнение мозга разных людей для выявления расовых, этнических и индивидуальных различий. Этот подход имеет право на жизнь, но его надо использовать с большой осторожностью. Рассмотрим конкретные примеры традиционных методических ошибок и заблуждений такого рода. Так, на основании анатомического строения зоны Брока некоторые исследователи пытались доказать речевую локализацию функций в левом полушарии (Albanese et al., 1989). Был исследован мозг людей в возрасте от 21 года до 87 лет, у которых были отпрепарированы и взвешены участки правой и левой нижнелобной извилины. Затем были сделаны лаковые слепки поверхностей каждого выделенного участка. Измерили массу и площадь, которые коррелировали между собой ($r=0,96$). На основании этих исследований было установлено, что речевая область левого полушария преобладает в 62,5% случаев, а правого — в 12,5%. Следовательно, как считают авторы, речевое полушарие расположено слева (Albanese et al., 1989). Это подтверждается столь же безграмотными работами других авторов и поддерживает идею неравноценности полушарий, «двойного типа мышления» и других психологических нелепостей.

Рассмотрим суть этой большой работы. Во-первых, авторы исходят из традиционной для XIX в. парадигмы о том, что локализация функций детерминирована бороздами и извилинами. К сожалению, это не так, а локализация речевых полей изучена очень подробно. Многочисленные цитоархитектонические работы начала XX в. гирификационный локализационизм полностью отвергают (Кононова, 1935; Савельев, 2012). Границы речевых полей очень вариабельны, а сами поля различаются в несколько раз по площади поверхности. Границы можно установить только по цитоархитектоническим срезам, которые авторы не делали. При анатомическом подходе величина ошибки обычно составляет 300%. Во-вторых, авторы на глазок «отсепарировали» кору мозга от белого вещества — волокон нейронов. Как они устанавливали границы между клетками и волокнами остаётся загадкой, но увеличивает на 30–40% величину ошибки, поскольку толщина коры индивидуально изменчива. Таким образом, реальная ошибка «точных» измерений массы и площади поверхности коры речевого поля составляет около 300–340%. Удивительное незнание предмета исследований, методическая безграмотность и дилетантизм сочетаются у этих авторов с революционными, но ничем не обоснованными выводами.

Примерно те же проблемы встречаются в аналогичных исследованиях с привлечением компьютерной томографии в сочетании с функциональными тестами. Они обусловлены индивидуальными особенностями дифференциальной активности сосудов головного мозга и низким разрешением современных приборов. Пока не видно границ морфофункциональных кортикальных полей больших полушарий, какое-либо разумное использование томографии весьма затруднено. По этой причине экстраполяции полуанатомических результатов на уровень эволюции мозга очень приблизительны. Преодолеть трудности умозрительных гипотез и ошибок используемых методов можно при применении сравнительной анатомии вымерших и современных видов приматов. Сочетание гистологических исследований мозга обезьян и людей с данными морфофункциональных исследований даёт скромную надежду на понимание происходивших в далёком прошлом процессов. Информация об архаичных приматах, архантропах и гоминидах очень неполная, но каждая новая находка чрезвычайно расширяет наши представления об их биологии и эволюции. По этим скромным данным попробуем восстановить основные биологические этапы становления нашего творческого мозга.



Глава II. От антропоидов к гоминидам

История формирования мозга приматов насчитывает около 70 млн лет. Столь давние события имеют к мозгу антропоидов весьма косвенное отношение, так как отражают раннее становление всего отряда приматов. Для исследования эволюции мозга человека интересен намного более поздний период, связанный с ключевыми этапами выделения архаичных гоминоидов из отряда приматов. Принято считать, что история ранних антропоидов началась в раннем или среднем олигоцене (Хрисанфова, Перевозчиков, 2005; Fleagle, 2013). Эти предположения подтверждают несколько находок как до, так и после разделения гоминид от обезьян Старого Света. В этом отношении интересен фрагмент черепа из олигоцена Саудовской Аравии возрастом 28–29 млн лет. Останки были названы *Saadanius hijazensis* и отнесены к катарриновым обезьянам, жившим до начала выделения гоминидной ветви (Zalmout et al., 2010). Разделение общего ствола обезьян Старого Света (*Cercopithecoidea*) и гоминоидов произошло на несколько миллионов лет позднее. Доказательством этого предположения являются находки, сделанные в районе Восточно-Африканского разлома Танзании. Там были найдены фрагмент нижней челюсти представителя гоминоидной ветви — рукапитека (*Rukwapithecus fleaglei*) и третий моляр обезьян Старого Света возрастом 25,2 млн лет (Stevens, 2013). Эти данные подтверждают предположение об эволюционном разделении двух ветвей приматов около 25–28 млн лет назад.

Среди наиболее древних форм представителей гоминидной ветви эволюции выделяется камойяпитек (*Kamoyapithecus hamiltoni*) возрастом от 24 до 27 млн лет, которого некоторое время считали проконсулом, и более поздний (20 млн лет) моротопитек (*Morotopithecus bishopi*). Последний интересен наличием поясничного позвонка, поперечный отросток которого развёрнут назад. К поперечным отросткам крепилась достаточно развитая мускулатура, позволявшая ему эпизодически распрямлять спину. Это означает, что прогрессивный моротопитек мог передвигаться на задних конечностях, что стало одной из причин будущего появления бипедальности. Кроме указанных выше примеров, хорошо изучены, правда, по фрагментарным находкам несколько видов ископаемых гоминоидов. К ним относят лимнопитека из Кении и Уганды возрастом 17–22 млн лет, угандапитека (19–21 млн лет), Кенийско-го рангвапитека (19 млн лет) и постоянно описываемые новые находки приматов возрастом от 10 до 15 млн лет.

II.1. Ранние антропоиды

В группу проплиопитеков (*Propliopithecus*) в настоящее время включают 5 видов: *Propliopithecus haeckeli*, *Propliopithecus ankela*, *Aegyptopithecus zeuxis*, *Moeripithecus markgrafi*, *Aeolopithecus chiobates*, систематическое положение которых постоянно пересматривается. Основу проплиопитеков составляют катарриновые приматы, известные главным образом из олигоценовых лесов Файюма на территории современного Египта. Однако проплиопитеки были распространены намного шире, чем предполагалось после первых находок. Так, *Moeripithecus markgrafi* был найден на Аравийском полуострове, а в Малембе (Malembe) в Анголе обнаружены отдельные зубы. Проплиопитеки были неспециализированными приматами размером с небольшого гиббона и сохраняли четырёхногость в качестве основного способа передвижения. У приматов этой группы сочетались анатомические особенности архаичных обезьян Нового Света и антропоидов. У проплиопитеков был вытянутый череп, имелось надмыщелковое отверстие на плечевой кости и короткий канал наружного уха. При этом клыки у проплиопитеков были развиты значительно меньше, чем у современных мартишек (рис. 31). Это позволяет предположить, что проплиопитеки использовали достаточно мягкую пищу и были всеядны. По совокупности признаков большинство авторов считают, что проплиопитеки являются родственной группой древнейших африканских дриопитеков из позднего олигоцена и миоцена (Harrison, 1987; Simons, Rasmussen, 1991).

Примером классического проплиопитека является *Aegyptopithecus zeuxis*. На сегодняшний день найдено достаточно много элементов скелета этого вида различной полноты. В некоторых случаях удавалось частично восстановить организацию поверхности головного мозга (Simons, Rasmussen, 1991). Мозг египтопитека был сопоставим по размерам с мозгом современных мартишек и мало напоминал человеческий. Одна из первых попыток описания головного мозга египтопитека была сделана в 1973 г., всего через 6 лет после обнаружения фрагментов черепа возрастом 26–28 млн лет в Файюмских верхнеолигоценовых отложениях Египта (Radinsky, 1973). Реконструкция внутренней поверхности эндокаста этой находки показала наличие мозга более прогрессивного строения, чем у полуобезьян. Автор посчитал, что у египтопитека была хорошо развита зрительная область, центральная борозда и незначительно выражены обонятельные луковицы. Эти признаки говорят о полудревесной среде обитания, постепенной утрате обоняния и быстром совершенствовании бинокулярного зрения.

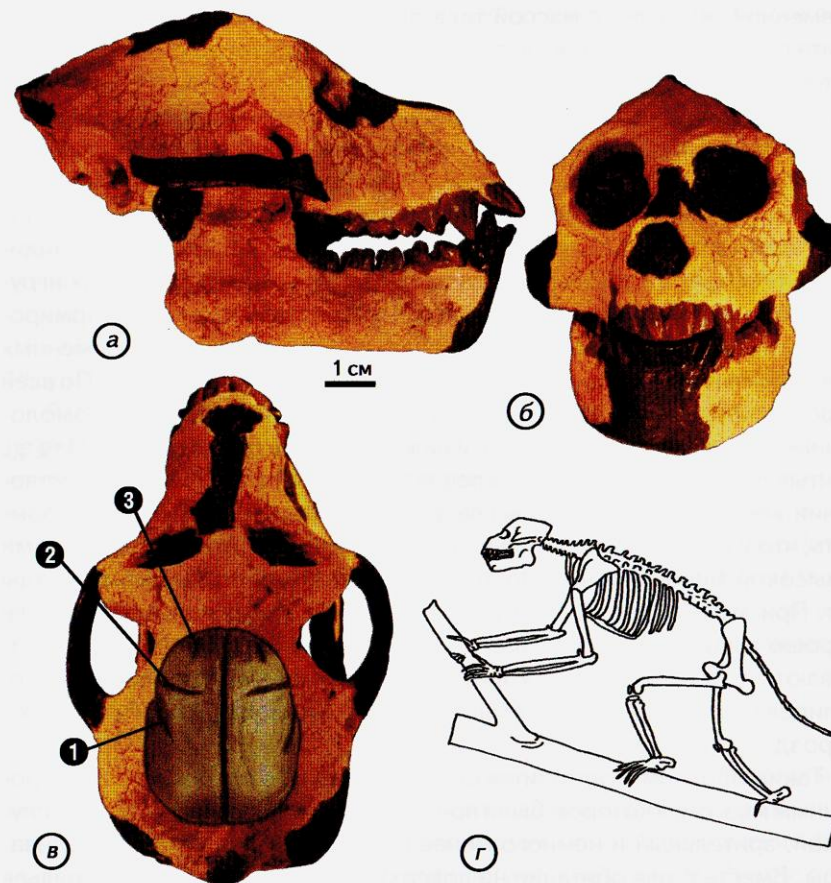


Рис. 31. Череп, реконструкция скелета и возможная форма головного мозга проплиопитека (*Aegyptopithecus zeuxis*).

Латеральная (а), роstralная (б) и дорсальная (в) поверхности с вписанным в череп реконструированным мозгом; г — контуры скелета египтопитека. Реконструированные участки черепа египтопитека выделены коричневым цветом. Метка относится ко всем фотографиям черепа.

- ① сильвиева борозда *sulcus Sylvii*
- ② центральная борозда *sulcus centralis*
- ③ дугообразная и нижняя лобная борозда *sulcus arcuata et frontalis inferior*

Масса мозга египтопитека составляла 25–27 г, что соответствует современной обезьяне с массой тела около 2 кг. Многие исследователи считают, что египтопитек был размером с небольшого гиббона, мозг которого обычно достигает 100 г, а масса тела составляет 5–6 кг. Вероятно, египтопитек был намного меньше современных гиббонов. У архаичных млекопитающих мозг был, как правило, меньше, чем у современных животных с равной массой тела. В связи с этим вполне справедливо предположение, что масса тела египтопитека едва ли превышала 3 кг. Мозг египтопитека довольно примитивен даже для приматов. По-видимому, его строение было ненамного сложнее, чем у современных игрунок, рассмотренных выше. Можно быть уверенным только в сформированности сильвиевой и центральной борозд, типичных для современных примитивных приматов с удлинённой этмоидной частью черепа. По всей вероятности, у египтопитека могли присутствовать складки, гомологичные комплексу дугообразной и нижней лобной борозды *рис. 31*. Учитывая отсутствие глубокой специализации египтопитека, о существовании «обезьяньей» борозды говорить не приходится. Следует напомнить, что у игрунок с фронтально расположенными глазами яблоками и высокой бинокулярностью зрения никакой «обезьяньей» борозды нет. При этом у некоторых игрунок (*Hapale oedipus*) на височной доле хорошо выражена дорсальная височная борозда. Эти примеры показывают, что только глубокая зрительная специализация приводит к превалированию развития зрительной коры и образованию «обезьяньих» борозд.

Таким образом, египтопитек обладал довольно слабо специализированным мозгом, в котором были примерно одинаково представлены слуховой, зрительный и немного менее развитый обонятельный анализаторы. Вместе с тем обитание на поверхности земли и в кроне деревьев сказалось на вестибулярном анализаторе и теменном ассоциативном центре. По-видимому, мозг египтопитека достаточно быстро приобрёл основные приматные черты. Развитие постцентральной части мозга было обусловлено важной ролью интегративного теменного центра, куда сходилась сенсомоторная, слуховая, вестибулярная и зрительная информация. Предцентральные отделы увеличивались в связи с совершенствованием манипуляторной активности, что было вызвано морфофункциональной дифференцировкой передних и задних конечностей. Организация мозга египтопитека позволяет предположить, что он был всеяден, но предпочитал богатую белком пищу. Исследование микроструктуры сохранившихся зубов подтверждает этот вывод. Пищевые предпочтения заставляли его много передвигаться, что отразилось на размерах его скелета и форме конечностей *рис. 31*.

Дальнейшая эволюция проплиопитеков привела к появлению широко известного семейства плиопитеков (*Pliopithecidae*). Плиоитеки распространились в середине миоцена и процветали на протяжении почти 10 млн лет (17–9 млн лет). На сегодняшний день найдено более 70 останков плиопитеков от Франции до Китая. Это семейство было явно биологически очень успешным, что позволило ему за 4–5 млн лет обширно расселиться на территории Европы и Азии. Интересно отметить, что плиопитеки сохранили небольшие размеры тела, как у проплиопитеков. Однако выглядит странным, что зубная система плиопитеков продолжала интенсивно приобретать гоминоидные черты. Клыки уменьшались, а форма моляров отражала дальнейшее развитие всеядности. Это особенно заметно на находках отлично сохранившихся челюстей *Pliopithecus vindobonensis* из Чешской Республики (Andrews et al., 1996).

Расселение плиопитеков и последующая географическая изоляция не способствовали глубоким морфологическим изменениям, за исключением деталей строения зубной системы. Преимущественно на основании строения зубной системы плиопитеки разделены на 13 видов, что позволило сформировать два подсемейства (*Pliopithecinae*, *Crouzeliinae*) и одну сводную группу с неясным систематическим положением (в неё входят *Dinonyssopithecus* и *Platodontopithecus*). Наиболее архаичные плиопитеки были явными потомками проплиопитеков, напоминая их и размерами тела, и уровнем развития мозга.

II.2. Ранние гоминоиды

Плиоитеки стали своеобразными коллатеральной и терминальной ветвями проплиопитеков, которые могли дать начало как мартышкам, так и другим специализированным приматам. Это предположение формально не противоречит нейроморфологическим данным. Вместе с тем наибольший эволюционный интерес представляет совершенно иная группа возможных потомков проплиопитеков. Речь идёт о семействе проконсулов (*Proconsulidae*), которое включает 5 видов рода *Proconsul* и несколько спорных находок, обнаруженных преимущественно на территории современной Кении и Уганды в Африке. Семейство проконсулов является одной из ключевых групп в истории происхождения человека, на что указывает мозаицизм проплиопитековых, плиопитековых и гоминоидных признаков. Проконсулы появились в позднем олигоцене и процветали на территории Африки в первой трети миоцена. Эти события происходили параллельно с расселением плиопитеков по территории Европы и Азии. Наиболее древняя находка представителя проконсулов была сделана в Кении (Lothidok) и датируется 26 млн лет (Leakey et al., 1995). Более поздние экземпляры проконсулов относятся

к среднему миоцену, и они также были найдены в Кении (Rusinga 18–17 млн лет, Fort Ternan 14 млн лет). Африканские проконсулы, в отличие от плиопитеков, дали крайне интересные внутриродовые формы. Среди них были относительно небольшие *Proconsul heseloni* и *P. africanus*, которые имели массу тела от 13 до 19 кг, средние — *P. pyanzae* массой 26–46 кг и гигантские виды массой от 63 до 87 кг — *P. major*. Весьма существенно, что, несмотря на увеличение размеров, зубная система проконсулов приобретала всё больше гоминоидных признаков. Редукция зубной системы и увеличение массы тела *P. major* до 70 кг плохо сочетаются с гипотезами питания архаичных приматов корешками и фруктами. По-видимому, морфологическое и видовое разнообразие проконсулов было опосредовано избытком как углеводной, так и белковой пищи. Пища была достаточно нежной и дискретной, так как для её освоения не требовались ни клыки хищников, ни возобновляемые зубы растительоядных животных.

К сожалению, на сегодняшний день обнаружено только два черепа мелких проконсулов (рис. 32 и шесть более или менее сохранных скелетов, принадлежащих к одному роду. Известна одна попытка восстановления объёма черепа *P. africanus*, сделанная ещё в 1983 г. (Walker et al., 1983). По данным указанных авторов, мозговая полость африканского проконсула составляла 167,3 см³. По неясным причинам измерения объёма мозга африканского проконсула Т. Харрисон распространяет и на *P. heseloni* (Harrison, 2002). Он считает, что объём мозга не мог превышать 130,3 см³. По-видимому, оба измерения близки к истине, так как масса тела этого вида проконсула составляла в среднем 18 кг, а вычисления объёма мозга до долей процента крайне сомнительны (Fleagle, 2013).

Череп хорошей сохранности со следами гирификации мозга известен для *P. heseloni*. Этот образец был найден М.Д. Лики в Кении (Rusinga Island) ещё в 1948 г. (рис. 32). Внутренняя поверхность черепа сохранила следы борозд и извилин, что позволило частично восстановить основные особенности гирификации этого представителя проконсулов. Мозг проконсула *P. heseloni* мог быть объёмом около 100 см³ и массой от 100 до 110 г. Эти данные вполне согласуются с предположением о том, что средняя масса тела этого вида могла быть около 11 кг. На искусственном отливке дорсальная поверхность полушарий неокортекса представлена наиболее полно (рис. 32). Лучше всего выражены центральная, сylvиева, внутритеменная, нижняя лобная и дугообразная борозды. Общий архетип гирификации мозга проконсула напоминает мозг мартишек, но принципиально отличается от мозга современных лемуров. Вместе с тем в гирификации мозга проконсула есть несколько особенностей, которые следует рассмотреть отдельно.

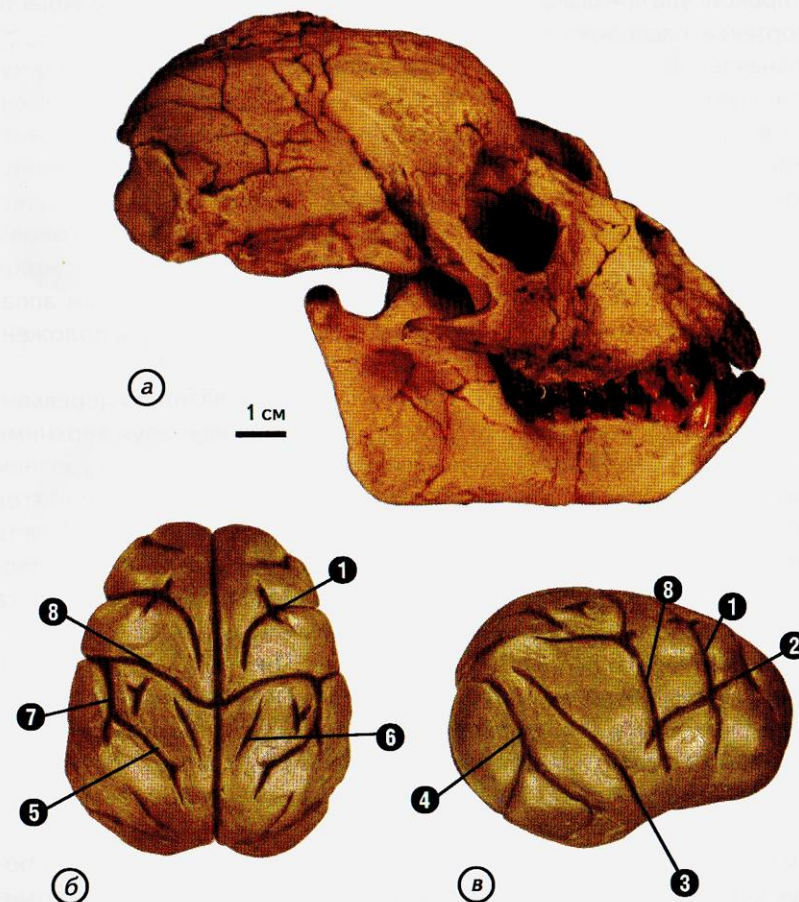


Рис. 32. Череп и реконструкция мозга проконсула (*Proconsul heseloni*).

а — латеральная поверхность немного деформированного черепа проконсула; дорсальная (б) и латеральная (в) поверхности мозга проконсула. Реконструкция выполнена по искусственному отливу внутренней поверхности черепа проконсула. Метка относится к черепу.

- | | | |
|---|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 1 | дугообразная борозда | <i>sulcus arcuata</i> |
| 2 | нижняя лобная борозда | <i>sulcus frontalis inferior</i> |
| 3 | сильвиева борозда | <i>sulcus Sylvii</i> |
| 4 | «обезьянья» борозда | <i>sulcus simialis</i> |
| 5 | внутритеменная борозда | <i>sulcus intraparietalis</i> |
| 6 | верхняя постцентральная борозда | <i>sulcus postcentralis superior</i> |
| 7 | нижняя постцентральная борозда | <i>sulcus postcentralis inferior</i> |
| 8 | центральная борозда | <i>sulcus centralis</i> |

У проконсула чрезвычайно развиты пред- и постцентральные области неокортекса, расположенные вокруг центральной борозды *рис. 32*. Это означает, что становление мозга проконсула происходило с преимущественным развитием сенсомоторных полей. Совершенствование сенсомоторной системы и развитие контроля за произвольными движениями были принципиально важны для выживания проконсулов. Именно поэтому у исследованного образца так заметно развитие лобных центров, тонкой моторной координации движений конечностей, головы и глаз. По-видимому, проконсул решал адаптивные задачи при помощи манипуляторных способностей, не связанных с вестибулярным аппаратом. На это указывает небольшое вестибулярное поле, расположенное каудальнее сильвиевой борозды.

Следовательно, проконсул не столько прыгал и лазил по деревьям, сколько находился на земле и добывал пищу, манипулируя верхними конечностями. Такой образ жизни проконсула подтверждается уровнем развития зрительной части коры. Затылочный полюс всех приматов является зрительным центром. Однако у проконсула зрительная область весьма невелика. Она несопоставимо меньше, чем у современных мартышек, павианов и бабуинов. Недалеко от затылочного полюса мозга проконсула расположена почти концентрическая борозда, которую у приматов обычно называют «обезьяньей». Она ограничивает очень небольшой участок коры, что говорит о невысокой зрительной специализации проконсула. Безусловно, проконсул является приматом, у которого зрение играет крайне важную роль. Тем не менее зрительные области проконсула в несколько раз меньше, чем у современных мартышек с той же массой мозга.

Мозг проконсула интересен сформированностью «обезьяньей» борозды. Если проконсулы были узловым звеном в эволюции мозга гоминид, то следы «обезьяньей» борозды должны быть у всех последующих приматов и человека. Поскольку у человека такой борозды нет, то приходится сомневаться в ключевой эволюционной роли всего семейства проконсулов. Для решения этой проблемы следует обратить внимание на локализацию и форму «обезьяньей» борозды у проконсула. Она ограничивает небольшой участок неокортекса и практически замкнута *рис. 33*. У современных приматов борозд такой формы и локализации не обнаружено. Зато в эмбриональном периоде подобное образование в головном мозге человека хорошо известно, хотя и является временным (Савельев, 2005а).

В онтогенезе неокортекса человека на 7-м месяце внутриутробного развития обособляется самая каудальная область затылочной доли *рис. 32*. Вокруг затылочного полюса формируется

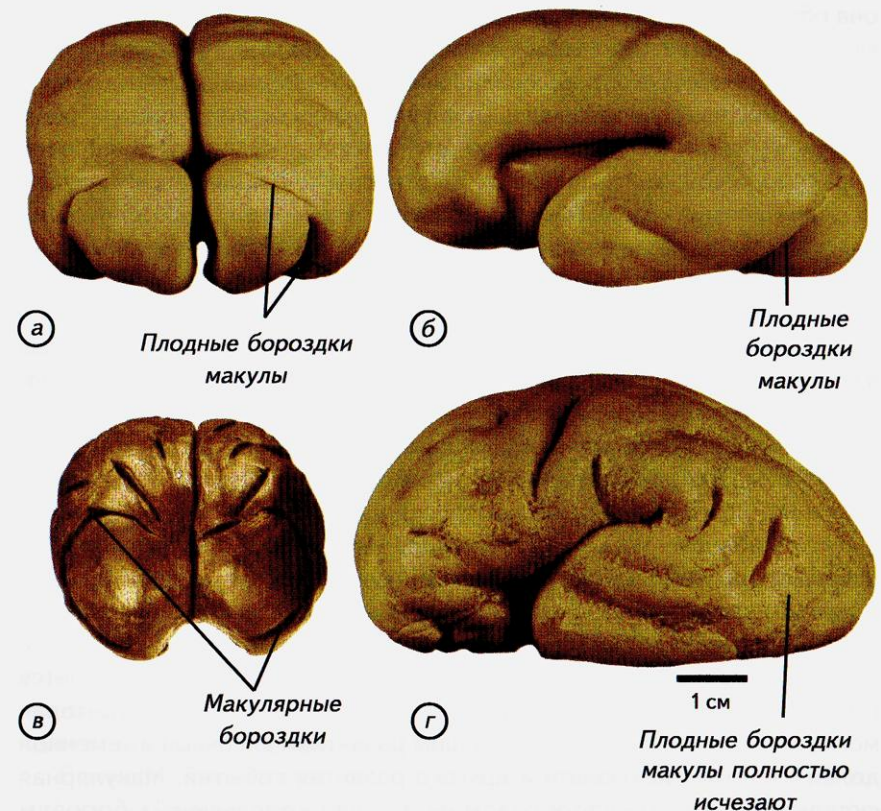


Рис. 33. Головной мозг плодов человека (*Homo sapiens sapiens*) и реконструкция мозга проконсула (*Proconsul heseloni*).

а — каудальная поверхность затылочной доли плода человека на 28-й неделе внутриутробного развития; б — латеральная поверхность полушария мозга плода человека на 28-й неделе внутриутробного развития; в — каудальная поверхность затылочной доли мозга проконсула; г — латеральная поверхность полушария мозга плода человека на 30-й неделе внутриутробного развития. На реконструкции мозга проконсула хорошо заметны затылочные борозды, обычно идентифицируемые как «обезьянья» борозда. Эти борозды не совпадают с границами зрительных полей затылочной доли и являются границами области макулярного зрения. У человека гомологичные бороздки образуются на 27–28-й неделе внутриутробного развития, но полностью исчезают к 30-й неделе. Метка относится к мозгу плодов человека.

своеобразное выпячивание неокортекса — макула. Своим названием она обязана прямой связи центрального пятна острого зрения сетчатки глаза с затылочным полюсом коры. При травматизации центрального пятна сетчатки глаза перерождение нейронов наблюдали только в макулярном полюсе. При повреждении макулы перерождению подвергалось центральное пятно сетчатки. Поскольку центр сетчатки традиционно называли макулой, это название стали относить и к затылочному полюсу коры. Необходимо подчеркнуть, что этот участок первичного зрительного поля коры созревает первым к рождению ребёнка. Именно поэтому дети непроизвольно рисуют на больших листах бумаги мелкие объекты, перенасыщенные деталями.

Следовательно, ранняя дифференцировка центрального пятна глаза в постнатальный период развития человека отражает первичное эволюционное становление макулярного зрения архаичных гоминоидов. Судя по всему, псевдообезьянья борозда проконсула и ценогенетические макулярные складки затылочной коры человека представляют собой явления общего порядка. Надо подчеркнуть, что макулярные складки у человека формируются к 27-й неделе внутриутробного развития, но исчезают на 30-й неделе. Эти временные образования в затылочной области отражают архаичный эволюционный этап становления макулярного зрения ещё во времена проконсулов. Если сделанное предположение верно, то затылочная круговая борозда проконсула не является глубокой и постоянной. Это, скорее всего, макулярная складка, которая могла исчезнуть в связи с дальнейшим развитием височной и теменной долей. Не стоит исключать и другого развития событий. Макулярная складка могла стать прообразом настоящей «обезьяньей» борозды у проконсулов, давших приматов негоминидной линии. Косвенное подтверждение такой точки зрения можно найти в работах Д. Фальк (Falk, 1983, 1987). Она считала, что мозг проконсула сходен с мозгом современных широконосых обезьян, обитающих на Американском континенте. Видимо, на этот вывод Д. Фальк натолкнула не столько картина гирификации мозга проконсулов, сколько общие представления об эволюции архаичных приматов. Многие авторы считают, что у проконсулов уровень цефализации (отношение массы мозга к массе тела) намного больше, чем у современных обезьян Старого Света. У широконосых обезьян Нового Света церебральный индекс сходен с человеческим или даже превышает его. Бессмысленный церебральный индекс так возбудил Д. Фальк, что она обнаружила «сходства» в гирификации мозга, вызывающие большие сомнения.

В настоящее время известны черепа только небольших проконсулов. Остаётся гадать о том, какой мозг мог быть у большого прокон-

сула (*P. major*) с массой тела около 70 кг. Масса мозга приматов пропорциональна массе тела, поэтому у большого проконсула можно ожидать, что масса мозга будет в пределах от 320 до 400 г. При такой массе мозг приобретает новое качество, меняющее поведение его обладателя. К сожалению, находок мозгового отдела черепа крупных проконсулов нет, а умозрительные реконструкции часто не подтверждаются новыми фактами.

Проконсулы дали начало множеству приматов, обитавших на территории Африки, Европы и Азии. Они начали мигрировать из Африки около 20–16 млн лет назад. Широко расселившись на территории Азии, проконсулы сформировали довольно разнородную группу рамаморфов, в которую входили рамапитеки (*Ramapithecus*), сивапитеки (*Sivapithecus*) и гигантопитеки (*Gigantopithecus*). Сивапитеки обитали на территории Азии на протяжении почти всего миоцена (18–7 млн лет). Они стали предками современных орангутанов и тупиковой линии гигантопитеков, следы которых найдены на территории современных Китая, Индии и Пакистана. Гигантопитеки достигали массы 200–400 кг и существовали вплоть до появления человека выпрямленного (*Homo erectus*). Единичные находки из Китая имеют возраст от 1,5 до 0,5 млн лет. Гигантопитеки были тупиковой линией эволюции. Они показывают, как вторичная специализация позволяет длительно выживать приматам с мозгом, сходным с мозгом современных орангутанов. Азиатские рамаморфы не эволюционировали в направлении гоминид, а специализировались на новых пищевых ресурсах.

Примерно такая же участь постигла европейских дриоморфов (*Dryopithecinae*), найденных в Венгрии (*Rudapithecus*), Греции (*Ouranopithecus*, или *Graecopithecus*) и Грузии (*Udabnopithecus*). В Европе они появились не ранее 13–12 млн лет назад в результате нескольких волн миграций из Африки. Об этом свидетельствует сходство лицевого отдела черепа греческого *Graecopithecus* и африканского дриопитека (*Samburupithecus*), которого часто рассматривают как гориллообразного архаичного гоминида. Найдено довольно много переходных форм, указывающих на прямую связь азиатских, африканских и европейских архаичных гоминид. Примером может служить *Ankarapithecus* из Турции возрастом около 10 млн лет. Эта находка обладает признаками лицевого скелета, типичного как для *Sivapithecus* (Индия и Пакистан), так и для *Dryopithecus* (Африка).

Для эволюции мозга интересен только тот факт, что все мигранты из Африки не приобрели каких-либо особых неврологических свойств. Фрагментарные эндокасты показывают, что головной мозг рамаморфных и дриоморфных гоминоидов не превышал 250–350 г. Вероятно,

часть этих гоминоидов могли передвигаться как на четырёх, так и на двух конечностях. Большинство этих гоминоидов исчезли около 10–8 млн лет назад. Уникальной находкой «тёмного» периода, длившегося около 3–4 млн лет (от 8 до 4,5 млн лет), является череп *Sahelanthropus tchadensis* рис. 34. Этот образец был найден Мишелем Пуатье во время раскопок на территории Чада в Центральной Африке (Brunet et al., 2002; Wolpoff et al., 2002). Хорошо сохранившийся череп, названный Тоумаем, стал одним из лучших образцов возрастом около 7 млн лет. Размер и форма черепа сближают Тоумая с обезьянами, а лицевой угол, строение зтмоида и зубов — с гоминоидами. По расположению затылочного отверстия (foramen magnum) М. Пуатье сделал вывод о возможности прямохождения Тоумая.

Дальнейшие краниометрические исследования подтвердили намного более смелые предположения о том, что Тоумай является ключевым эволюционным звеном в происхождении человека (Guy et al., 2005). Хорошо сохранившийся череп позволяет вычислить объём мозга Тоумая, который мог быть от 320 до 380 см³. Это объём головного мозга современных шимпанзе, что позволяет приблизительно оценить неврологический потенциал *S. tchadensis*. По-видимому, это был примат, крайне сходный с современными шимпанзе. Расположение затылочного отверстия у *S. tchadensis* более сходно с австралопитеками, чем с шимпанзе рис. 34, что не исключает возможности прямохождения.

Внятная палеоантропологическая летопись возобновляется с появлением многочисленных останков ардипитеков (*Ardipithecus*). Они были обнаружены в Восточной Африке на территории современной Эфиопии. Ценность этих находок определяется как их древностью, так и обилием найденного материала. Наиболее архаичные особи *Ardipithecus kadabba* имеют возраст около 5,6 млн лет, а *Ardipithecus ramidus* — 4,32–4,51 млн лет. В результате масштабных работ были найдены скелеты отдельных особей с высокой степенью сохранности, что крайне редко случается с приматами, относящимися к позднему миоцену. Эти образцы были дополнены более чем сотней фрагментов костей от десятков особей (White et al., 1995, 2009).

Обилие сохранного материала привело исследователей к крайне интересным для понимания эволюции мозга результатам. Реконструкция мозгового черепа показала объём мозга 300–350 см³, который был похож на мозг упомянутого выше Тоумая. При этом не было найдено полового диморфизма даже по строению клыков, который прекрасно выражен у современных человекообразных обезьян. Это означает, что биологические различия, связанные с половыми особенностями социальных взаимодействий и диморфизмом питания, начали исчезать.

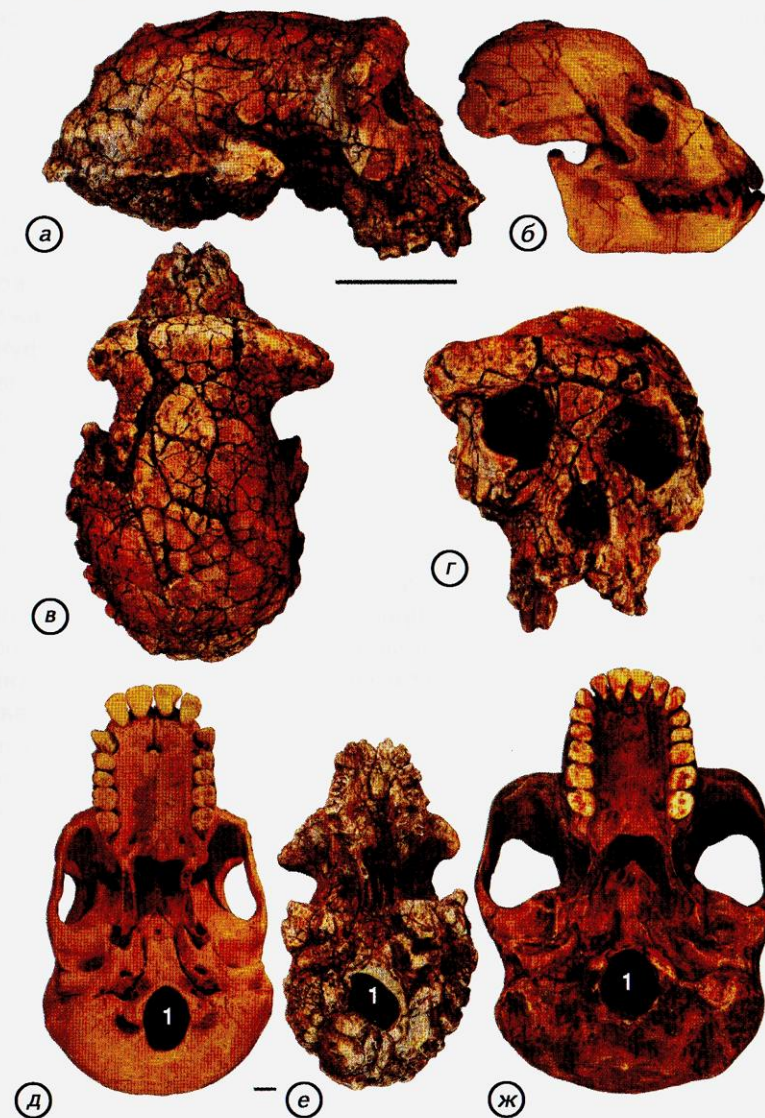


Рис. 34. Сравнение черепов сахелантропуса (*Sahelanthropus tchadensis*), проконсула (*Proconsul heseloni*), шимпанзе (*Pan troglodytes*) и австралопитека (*Australopithecus afarensis*).

а, в, г, е — сахелантропус (7 млн лет); б — проконсул; д — шимпанзе; ж — австралопитек. Затылочное отверстие обозначено цифрой 1. Верхняя метка для а–г — 5 см, нижняя метка для д–ж — 1 см.

Некоторые особенности строения скелета ардипитеков проливают свет на необычность их образа жизни. С одной стороны, у представителей этой группы палец противопоставлен, что принято считать древесной адаптацией. С другой стороны, поясничный отдел позвоночника состоит из 6–7 позвонков, что говорит о его высокой гибкости.

Необходимо отметить, что ардипитеки рекордсмены по числу позвонков в поясничном отделе наших ближайших родственников. У современных горилл и шимпанзе их всего 3–4, а у человека только 5. Следовательно, ардипитеки обладали более гибким позвоночником, чем нынешние люди. Сочетание таких анатомических особенностей заставило исследователей начать поиски внятного объяснения функциональной необходимости таких адаптаций. Это привело их к предположению о возможности полуводного сбора пищи, что и стало причиной начала возникновения бипедальности. Гипотеза подтверждается находками животных и тропических растений в местах обитания ардипитеков. Они жили в лесу по берегам водоёмов, что объясняет особенности строения стопы, приспособленной как для лазанья по деревьям, так и для бипедального передвижения.

Судя по всему, этот наиболее примитивный представитель гоминид передвигался преимущественно на двух ногах, имел смещённое в ростральном направлении затылочное отверстие и редуцированные хищнические зубы. Питаясь в полуводной среде, где бипедальность давала очевидные преимущества, он мог обладать и неплохими вокальными способностями. Существует вполне обоснованное предположение о потенциальной возможности ардипитеков издавать сложные звуки (Clark, Henneberg, 2017). Если это так, то нельзя исключить их способности к звуковой коммуникации, как у современных гиббонов, обладающих зачатками речевых полей мозга высших приматов.



II.3. Австралопитеки

История формирования мозга ранних гоминид насчитывает около 10 млн лет — срок для биологической эволюции одной группы приматов более чем скромный. Однако за это время возникли типичные гоминидные признаки: крупный мозг, свободные верхние конечности, прямохождение, уменьшение числа потомков и увеличение заботы о них. Бипедальность австралопитеков несомненна, так как были обнаружены многочисленные следовые дорожки с отпечатками стоп различной сохранности. Самые древние следы возрастом 3,66 млн лет были найдены в Танзании (Laetoli). Эти дорожки следов позволили не только доказать бипедальность австралопитеков, но и выявить основные тенденции изменения их роста, походки и способов опоры на стопу. При анализе следовых дорожек была показана высокая вариабельность представителей этой группы и основные тенденции в развитии бипедальности гоминид (White, Suwa, 1987; Jungers, 2016; Masao et al., 2016).

Видимо, в то же время были заложены основы речевой коммуникации и социальной структуры раннегоминидных сообществ. С абсолютной уверенностью такие предположения делать невозможно, но и полностью исключать нельзя. Что же произошло в Африке с мозгом потомков проконсулов за 10 млн лет своеобразной гоминидной эволюции? Головной мозг австралопитеков достиг своеобразной размерной границы в 400–450 г, принципиально сказывающейся на поведении даже современных приматов. У высших человекообразных обезьян средняя масса головного мозга обычно выше 400 г, что почти в 2 раза больше, чем у ближайших обезьяньих родственников (см. табл. 1), *рис. 7*. Мозг массой 400 г является своеобразным рубежом как для начальной социализации микроцефалов, так и для появления признаков гоминидного поведения у обезьян.

В настоящее время большинство авторов считают, что австралопитеки представляют собой довольно обширное семейство, включающее грацильные и массивные виды (табл. 6). К массивным австралопитекам относят *Australopithecus robustus*, *A. aethiopicus* и *A. boisei*, имевшим крупные размеры и развитый челюстной аппарат *рис. 35*. Эти виды обычно выделяют в самостоятельный род, а иногда и в семейство парантропов (*Paranthropus*). Для большинства исследователей очевидно, что парантропы являются специализированными видами, которые стали тупиковой ветвью в эволюции австралопитеков (Зубов, 2004; Schwartz, Tattersall, 2002). Это не означает, что парантропы не могли метисоваться с грацильными австралопитеками и полностью выпали из процесса эволюции гоминид.

Необходимо отметить, что с парантропами связано много антропологических теорий и устоявшихся заблуждений. Самая убогая реконструкция образа жизни массивных австралопитеков основана на их мощном челюстном аппарате (рис. 35, 36). Увидев столь массивную челюсть, простодушные антропологи решили, что такие зубы необходимы для разгрызания твёрдых орешков, жёстких клубней и корешков, найденных на открытых пространствах саванн. По этой причине многих представителей парантропов называли «щелкунчиками». Более того, бытовало убеждение, что массивные австралопитеки были преимущественно растительноядными грызунами. По загадочным причинам считалось, что благодаря своим крупным размерам и простодушному вегетарианству парантропы просуществовали в гоминидной истории очень долго. Занимательные фантазии о растительноядности парантропов довольно давно подвергнуты обоснованной критике. Так, почти полвека назад было исследовано 589 зубов грацильных и массивных австралопитеков (Wallace, 1973). В работе определяли встречаемость истёртости эмали и основного вещества зуба. Оказалось, что повреждения зубов с одинаковой частотой встречаются как у массивных форм, так и у грацильных. Затем на протяжении десятков лет накапливались данные о всеядности и даже хищничестве парантропов. Так, исследование соотношения изотопов стронция и кальция в костях австралопитеков показало, что массивные австралопитеки были, скорее всего, всеядны (Sillen, 1994).

Вполне естественен вопрос о природе длительного существования массивных австралопитеков. Самой вероятной причиной гоминидного успеха крупных архантропов следует считать пищевую специализацию, поскольку их мозг почти не изменялся. Судя по всему, палеоантропы представляли обширную группу каннибалов, которые специализировались на потреблении мяса приматов и грацильных австралопитеков. Это не означает, что в их рационе не присутствовали растения и другие животные. Однако доступность ближайших родственников в качестве отличного источника животного белка гарантировала репродуктивный успех. Склонность к эффективному каннибализму объясняет как размер челюстного аппарата, так и быстрое увеличение величины тела. Для грацильных австралопитеков наличие таких опасных конкурентов было эволюционно полезно. Охотясь на грацильных австралопитеков, парантропы увеличивали давление искусственного отбора, что неизбежно повышало требования к социальным взаимодействиям и увеличивало ценность индивидуальной сообразительности.

Среди грацильных австралопитеков лучше всего представлены эндокасты *A. africanus* и *A. afarensis* (рис. 36, 37). В эти два вида сейчас



Рис. 35. Череп, верхняя челюсть и реконструкция головы афарского австралопитека (*Australopithecus afarensis*), выполненная Т.С. Балуховой и Е.В. Веселовской, возраст 3,6–2,9 млн лет.

Самые древние австралопитеки уже имели практически человеческие зубы с выраженным кариесом. Это говорит о том, что даже такие зубы им были не очень нужны. Для поедания птичьих яиц, икры рыб и небольшого количества растительной пищи достаточно самой примитивной и неспециализированной зубной системы. Гоминидный принцип организации зубов сложился на заре эволюции и с небольшими изменениями сохранился до настоящего времени.

включают ранее самостоятельные *A. anamensis*, *A. ramidus* и *A. bahrelghazali*. Грацильных австралопитеков традиционно считают формами, наиболее близкими к основной эволюционной ветви гоминид (Strait et al., 1997). Грацильность надо понимать весьма условно. Наиболее мелкие африканские австралопитеки были массой около 45 кг, а крупные достигали 65 кг. Видимо, самые массивные парантропы могли достигать 85 кг (*A. boisei*).

Первое появление австралопитеков датировано 4,4 млн лет. Костные останки 17 австралопитеков были обнаружены в районе Арамиса (Aramis) в Эфиопии Т.Д. Вайт и соавт. в 1994 г. (White et al., 1995). Австралопитеки просуществовали довольно долго, но в виде наиболее перспективных для эволюции человека парантропов. Самые поздние парантропы были найдены в Эфиопии и Кении. По разным данным, *A. boisei* мог жить ещё около 1 млн лет назад. Следовательно, австралопитеки успешно просуществовали около 3–3,5 млн лет, что может свидетельствовать как об их высокой приспособленности, так и об исключительно благоприятных условиях обитания. Многочисленные находки черепов австралопитеков позволили довольно точно определить и размер мозга, и основные принципы гирификации коры больших полушарий.

II.4. Масса мозга австралопитеков

На сегодняшний день известно довольно много фрагментов черепа австралопитеков разной сохранности, позволяющих реконструировать объём черепной коробки. Известны не только образцы принадлежащие взрослым особям, но и детские находки (Berger et al., 2010; Dirks et al., 2010). По фрагментам и целым черепам австралопитеков обычно удаётся восстановить объём мозга и определить его массу. Средний объём мозга как массивных, так и грацильных австралопитеков приближается к 470 см³. Нейрокраниальные отливы находок показывают вариабельность размеров мозга при сохранении общего плана строения. У наиболее массивных парантропов мозг больше, что связано не с интеллектом, а с соматическими функциями. По тем же причинам мы видим массу мозга китообразных, превышающую 10-килограммовый рубеж. Если исключить из предполагаемых предков человека массивные формы, то средний объём мозга грацильных австралопитеков не превысит 450 см³ (см. табл. 6). Из табл. 6 хорошо видно, что мозг австралопитеков за несколько миллионов лет существования практически не изменился по массе. Следовательно, он эволюционировал исключительно на качественном уровне, который позволил появиться гоминидам.

По-видимому, мозг грацильных австралопитеков заложил основы дальнейшей эволюции антропоидов. За несколько миллионов лет они

Таблица 6. Возраст находок эндокастов и вычисленный средний объём мозга австралопитеков (по данным разных авторов)

Вид	Возраст, млн лет	Объём черепа, см ³
<i>Australopithecus afarensis</i>	3,6–2,9	445,8
<i>Australopithecus africanus</i>	3,5–2,4	425–460
<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	3,5–3,0	400–550
<i>Australopithecus aethiopicus</i>	2,75–2,33	431,7
<i>Australopithecus garhi</i>	2,6–2,5	450
<i>Australopithecus boisei</i>	2,5–1,0	500–550
<i>Australopithecus robustus</i>	2,0–1,2	520
<i>Australopithecus sediba</i>	1,95–1,78	420

стали основным эволюционным материалом для дальнейшего становления гоминид. Это означает, что уровень развития их головного мозга так удачно справлялся с возникавшими задачами, что стало возможным появление различных специализированных форм и их расселение на обширных пространствах. Такой биологический успех австралопитеков обусловлен двумя ценными достижениями — 400-граммовым мозгом и бипедальностью.

Попробуем реконструировать причины и биологический смысл этих событий. Для решения проблемы происхождения мозга ранних гоминид надо ответить на вопрос об эволюционном механизме такого сомнительного приобретения, как большая нервная система. Известно, что большой мозг крайне невыгоден при небольших размерах тела (Савельев, 2005б). В общих чертах можно напомнить основные трудности содержания такого органа. Мозг человека в покое потребляет около 10% всей энергии и около 20% всего потребляемого кислорода. Необходимо учитывать, что мозг составляет только $1/50$ массы тела. При максимальной интеллектуальной нагрузке эти цифры существенно увеличиваются. Общие энергетические затраты на содержание мозга приближаются к 25%, а потребление кислорода почти удваивается. По этой причине небольшие животные не могут использовать свой относительно крупный мозг для интеллектуальной деятельности.

Это невозможно по двум причинам. С одной стороны, затраты на поддержание высокой активности мозга могут достигать 35–50% расходов на весь организм. Постоянно поддерживая такой метаболизм мозга, животное просто погибнет от голода. Рекордсменами в метаболизме пока являются хорошо известные буроzubки, напоминающие пищеварительную машину и имеющие высокий церебральный индекс. Вместе

с тем в природе пока не существует естественных метаболических систем, которые смогли бы обеспечить 35–50% уровень обмена мозга по отношению ко всему остальному телу животного. С другой стороны, массы мозга мелких млекопитающих просто недостаточно для работы не на инстинктивных, а на ассоциативных принципах. Для регулярного использования ассоциативного выбора при принятии решений необходим довольно развитый материальный субстрат — нейроны неокортекса. Возникает первый вопрос: сколько «нейронального субстрата» необходимо для появления «человеческих» признаков поведения и ассоциативных форм принятия решений? Второй вопрос автоматически возникает из решения первого. Он связан с энергетической ценой содержания достаточно большого мозга массой 400–450 г, свойственного австралопитекам. Если масса тела грацильных австралопитеков составляла от 30 до 60 кг, то на 1 г массы мозга у них приходилось 70–140 г массы тела. У современного человека на 1 г массы мозга приходится в среднем 55–80 г массы тела. Это означает, что, увеличив мозг почти в 3 раза, современный человек непринципиально проиграл в масштабах энергетических потерь на его содержание. Уже австралопитеки столкнулись с проблемами минимизации затрат на содержание мозга и повышения калорийности питания. Иначе говоря, для того чтобы у австралопитеков смог появиться большой мозг, они должны были несколько миллионов лет очень хорошо питаться. Для ответа на эти вопросы обратимся к современному человеку как «тест-объекту» в реконструкции происхождения гоминид.

Для начала отметим крайние значения массы мозга, которые не отражались на умственных способностях исследованных людей. По данным различных источников и результатам собственных исследований, можно утверждать, что средняя минимально возможная масса мозга человека близка к 900 г. Половые различия существенно влияют на минимальную массу мозга. У женщин в норме минимальная масса мозга равна 800 г, у мужчин — 960 г. Однако у женщин Австралии, коренных жительниц центральных и северных районов этого континента, средняя масса мозга составляет 794 г, что ниже минимального показателя для женщин. Вероятно, в данном случае мы сталкиваемся с пограничным вариантом массы мозга, допустимым для поддержания нормальных социальных контактов в примитивном сообществе и использования каменных орудий времён мезолита. Существуют исключения и среди цивилизованных народов. Самый маленький мозг, принадлежавший 46-летнему европейцу (мужчине), имел массу 680 г. Столь небольшая масса мозга не сказывалась на его психологическом и социальном статусе, а морфологические особенности нервной системы были установлены только после смерти.

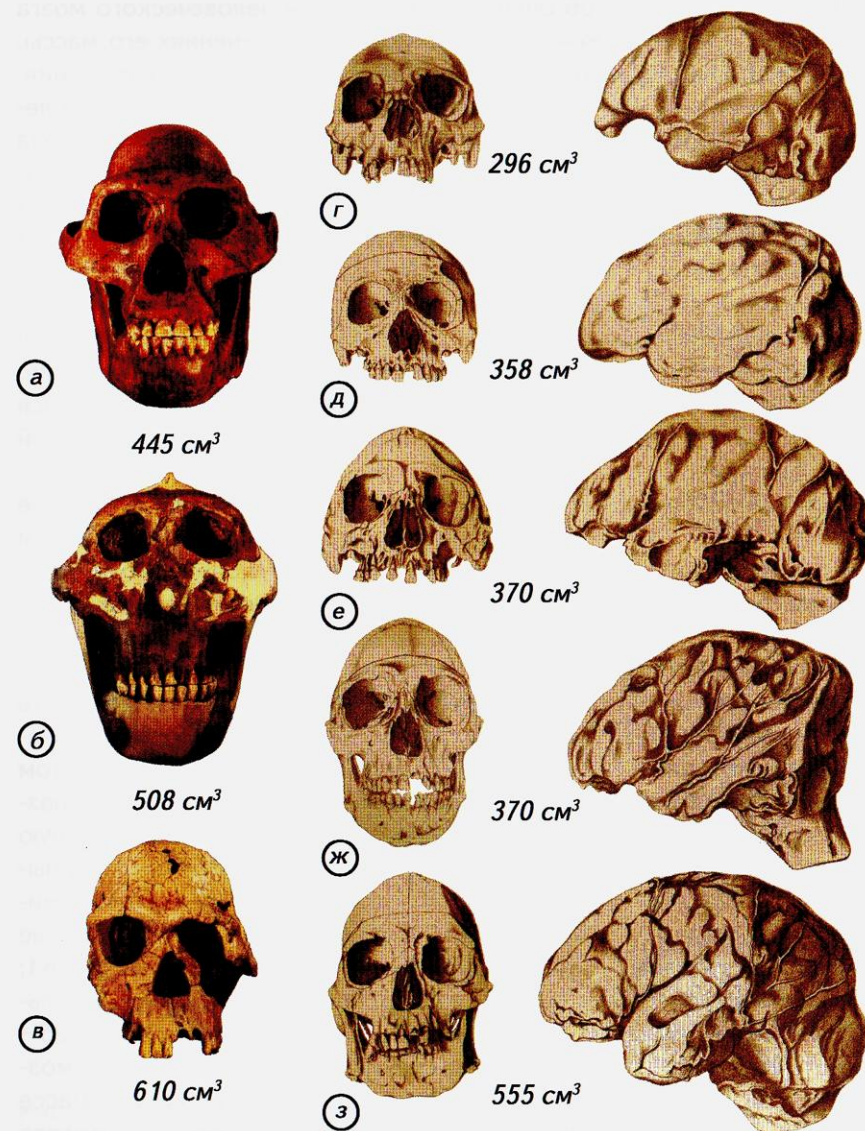


Рис. 36. Черепы гоминид, микроцефалов и отливы мозга с патологией. а — *Australopithecus afarensis*; б — *Australopithecus boisei*; в — *Homo habilis*; г–з — черепы и искусственные отливы головного мозга микроцефалов (по Фохту, 1873). Под черепами гоминид и рядом с мозговыми отливами микроцефалов — объём черепа. Остальные пояснения в тексте.

Есть ещё один способ оценки возможностей человеческого мозга небольших размеров. Речь идёт о возрастных изменениях его массы. Для мозга современного человека известны возрастные изменения, которые детально изучены (Савельев, 2005а). Для настоящего исследования интересен тот факт, что после 50 лет масса мозга человека уменьшается примерно на 30 г за каждые последующие 10 лет. Очевидно, дожив до 90 лет, можно «потерять» 120–150 г массы мозга. По моим данным, на 1000 европейцев приходится 1–2 случая с массой мозга менее 1000 г. Изучение этих редких явлений у пожилых людей показало, что в европейской части России встречаются вполне социализированные личности с мозгом массой от 700 до 850 г. Даже в старческом возрасте они не демонстрировали никаких очевидных отклонений в поведении. Исследование 11 таких случаев показало, что, не обладая выдающимися способностями, эти люди могли заниматься самой разнообразной деятельностью.

Следовательно, даже среди современных людей возможно вполне адаптированное и социализированное существование особей с мозгом массой около 700 г. Однако наши интересы лежат в оценке возможностей австралопитеков, масса мозга которых значительно меньше. В связи с этим стоит обратиться к морфогенетическим и патологическим причинам уменьшения размеров мозга современного человека. На возможности небольшого мозга архаичных антропоидов может пролить свет изучение случаев микроцефалии при патологии. Отчасти эти знания позволяют оценить потенциальные возможности гоминид с мозгом массой менее 900 г. Особо интересен мозг минимальной массы при различных формах патологии, когда больной ещё может вести социальную жизнь. В XIX и XX вв. этому вопросу уделяли большое внимание, пытаясь установить связь между интеллектуальными способностями и минимальной массой мозга. Всего достоверно изучено немногим более 60 случаев выживания микроцефалов (Фохт, 1873; Theile, 1861; Mierzejewsky, 1874; Vogt, 1887; Jensen-Jazbutis, 1970). Продолжительность жизни микроцефалов невелика и обычно составляет около 25–30 лет. До 74 лет в психиатрической клинике дожила женщина с мозгом массой 277 г. Специальные исследования показали, что при массе мозга от 232 до 622 г микроцефалы могли произносить отдельные слова и вести предельно упрощённую социальную жизнь. В основном это были пастухи, собиратели дров, деревенские дурачки, обитатели богаделен или психиатрических клиник.

Микроцефалия может вызываться различными причинами, что отражается на её классификации, введённой ещё Джакомини (Giacomini, 1876). Он предложил вполне рациональное разделение микроцефалий

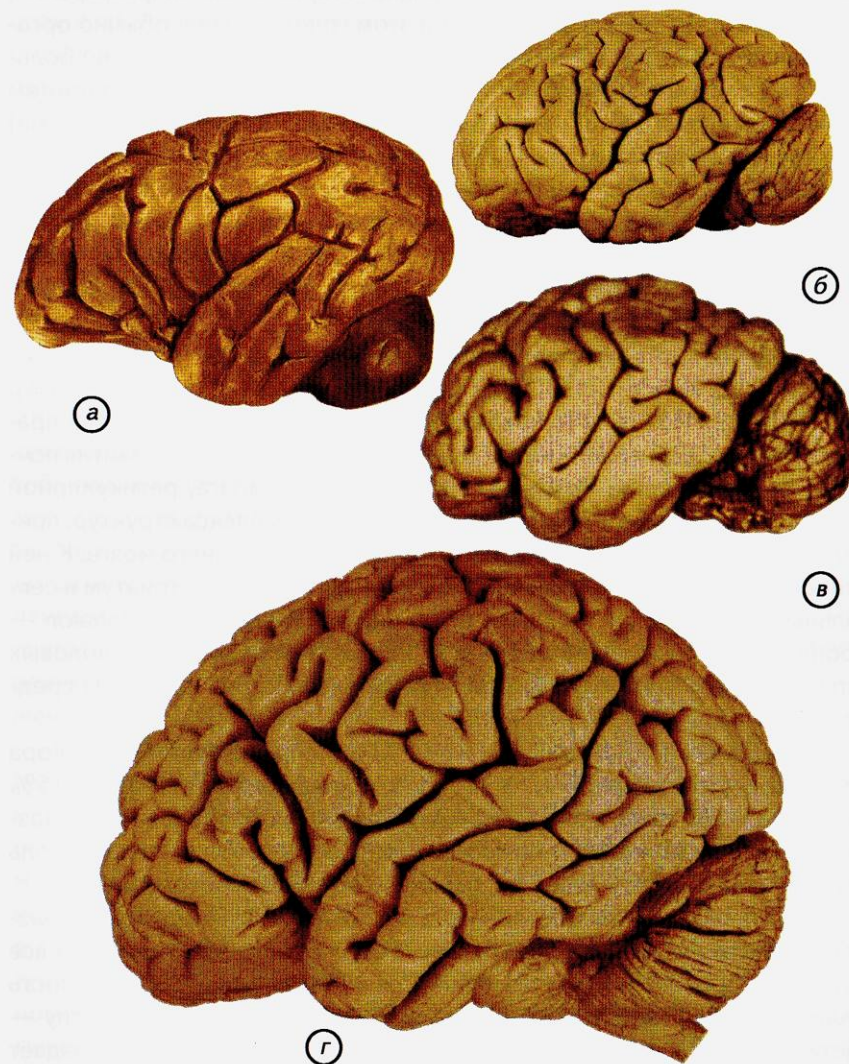


Рис. 37. Латеральная поверхность мозга австралопитека (а), шимпанзе (б), микроцефала (в) и здорового человека (г) в одинаковом масштабе.

а — мозг массой 450 г австралопитека (реконструкция мозга по фрагментам эндокастов *Australopithecus africanus*, 2,5 млн лет); б — мозг массой 379 г шимпанзе; в — мозг массой 385 г 59-летнего мужчины-микроцефала (*microcephalia vera*); г — мозг массой 1380 г 54-летнего мужчины без неврологических патологий. (Микроцефал из работы G.T. Jensen-Jazbutis, 1970.)

на три типа. К первому типу (*microcephalia vera*) он отнёс микроцефалии, вызванные остановкой развития. При этом головной мозг обычно организован практически нормально: присутствуют все структуры, но большинство отделов пропорционально уменьшено, за исключением неокортекса *рис. 36, 37*. Ко второму типу (*microcephalia spuria*) Джакомини отнёс случаи уменьшения размеров мозга, связанного с различными патологическими процессами. Третий тип (*microcephalia combinata*) включал как задержку развития, так и патогенетические причины уменьшения размеров мозга. Для нас имеет значение только первый тип микроцефалии, неотягощённый патологическими процессами. В этом случае головной мозг микроцефала содержит все структуры полноценно развитого мозга, но существует некоторая диспропорция представительства подкорковых и неокортикальных структур *рис. 37*. Мозжечки микроцефалов и здорового человека, как правило, по размерам практически не отличаются. Остановка развития почти не сказывается на размерах продолговатого мозга, ретикулярной формации, промежуточного и среднего мозга, комплекса структур, принадлежащих наиболее древней базальной части переднего мозга. К ней относят обонятельные луковицы, палео- и архикортекс, стриатум и септальные ядра. По сути наиболее сохранным остаётся *rhinencephalon* — обонятельный отдел мозга. Если суммировать массу древних стволовых структур и мозжечка, то на их долю придётся примерно 200–250 г средней массы мозга (1350 г).

Следовательно, наибольшим изменениям подвергаются новая кора и базальные ядра переднего мозга, на которые приходится более 75% массы мозга. В связи с этим интересно рассмотреть возможности мозга человека с минимально развитой корой. Это позволит оценить роль неокортекса в становлении специфического поведения человека.

Для оценки возможностей мозга архаичных гоминид можно разделить микроцефалов на две группы. В одну группу следует внести все случаи микроцефалии, исключая даже теоретическую возможность существования пациентов вне специальных условий. В другую группу — частично социализированных микроцефалов. Такое разделение создаёт условную границу в 380–400 г. Если мозг микроцефалов не достигал этой границы, то их содержали в социальных приютах и клиниках. Обладатели мозга массой больше 400 г уже могли приспособиться к незатейливым деревенским или поселковым сообществам. В исключительных случаях даже при массе мозга 300–380 г микроцефалы могли понимать отдельные слова и подражать окружающим. Вместе с тем общее развитие микроцефалов с мозгом массой более 400 г редко превосходило уровень 3–6-летних детей. В единичных случаях малоголовость не соче-

талась с множественными сопутствующими патологиями. Тогда микроцефал продолжал уверенно вести «детскую» жизнь, неплохо интегрировался в несложное деревенское сообщество и мог изготавливать примитивные орудия, которые отличались от раннепалеолитических находок только в худшую сторону.

Таким образом, неполноценная интеграция человека в сообщество может быть обеспечена головным мозгом массой примерно 400 г и выше. При такой массе мозга микроцефал может относительно адекватно отвечать на простые требования, вступать в коммуникации и ограниченно адаптироваться к изменяющимся условиям. По-видимому, мозг такого размера является первичным условием для начала формирования «ассоциативных гоминид».

Прижизненный анализ поведения и анатомическое строение мозга микроцефалов позволяют оценить потенциальные возможности древнейших предков человека. Для реконструкции давно прошедших событий пригодны только случаи, описываемые как *microcephalia vera* *рис. 36, 37*. При этой форме микроцефалии мозг не имеет выраженных патологических изменений. Основное отличие от нормы сводится к его размерам. При этом особенно интересен чётко установленный факт дифференциального уменьшения размеров мозга. При *microcephalia vera* практически никогда не подвергаются существенной редукции промежуточный, средний, задний и продолговатый мозг, мозжечок и обонятельные отделы переднего мозга.

Основные изменения сосредоточены в коре больших полушарий переднего мозга, но даже кора, как правило, редуцирована неравномерно. Архикортикальные, палеокортикальные и переходные зоны коры практически не подвергаются модификации. Размеры мозга максимально уменьшаются за счёт неокортекса. У микроцефалов на долю неокортекса приходится немного меньше половины общей массы мозга в 350–450 г. Остальная часть массы нервной ткани принадлежит структурам ствола — среднему, промежуточному мозгу и мозжечку. Эта закономерность подтверждает преимущественное уменьшение массы мозга микроцефалов за счёт неокортекса больших полушарий переднего мозга.

Надо подчеркнуть, что редукция неокортекса микроцефалов происходит непропорционально. Хорошо сохранены зрительные, слуховые, вкусовые и сенсомоторные центры коркового представительства. Первичные сенсорные поля периферических анализаторов и моторные области практически не изменяются или редуцируются очень незначительно. Самые большие потери неокортекса связаны с лобными долями, теменными ассоциативными центрами и височными зонами памяти. Это как раз те области мозга, которые традиционно считаются чисто

«человеческими» образованиями. Именно с лобными и теменными полями связаны как ассоциативные, так и аналитические способности мозга современного человека.

Отсутствие этих областей у микроцефалов позволяет хотя бы отчасти представить основные церебральные возможности древних гоминид. Случаи *microcephalia vera* являются своеобразным естественным экспериментом, возвращающим нас в прошлое человечества. Наиболее древние сенсорные и двигательные-моторные центры не изменяются, а редуцируется только кора. По сути дела воспроизводится строение мозга массой 350–500 г у архаических гоминид. В первую очередь к этой группе следует отнести австралопитеков с относительно небольшим объёмом черепной коробки. Средний объём мозга австралопитеков составляет 466,7 см³ (Holloway et al., 2004).

Попробуем реконструировать поведенческие возможности древних гоминид на основании наблюдений за современными микроцефалами. При развитии описанной выше *microcephalia vera* возникают ситуации, когда микроцефал проживает довольно продолжительную жизнь (более 70 лет). Это позволяет провести тщательное обследование и свидетельствует о нормальном состоянии органов и систем, обеспечивающих полноценное функционирование организма *рис. 36, 37*. Исследованные случаи *microcephalia vera* показывают, что многие микроцефалы могли вести ограниченную социальную жизнь. Если они находились в пределах сельской общины, то пасли домашних животных, собирали дрова или помогали по хозяйству. Если мозг достигал массы 400–450 г, то микроцефал обычно мог вполне осмысленно произносить слова или короткие фразы. Обычно такие фразы содержали просьбы получить пищу, воду или сигареты. Практически все микроцефалы были способны воспринимать человеческую речь и выполнять просьбы или простые задания. Крайне интересно то, что небольшой объём неокортекса сохранил способность к осознанным речевым контактам. Это позволяет допустить возможность существования довольно сложной звуковой коммуникации уже у ранних австралопитеков. Следует особо подчеркнуть, что никаких особых «выпячиваний» в речевой области Брока у владеющих речью микроцефалов не обнаруживали. Это ставит под сомнение как доказательную базу, так и научный смысл чрезмерно детальной краниометрии (Guy et al., 2005).

Для оценки вероятных возможностей австралопитека сравним реконструкцию его мозга с мозгом микроцефала, шимпанзе и взрослого современного человека *рис. 37*. Реконструкция мозга *Australopithecus africanus* по вполне понятным причинам недостаточно полная и базируется на анализе искусственных отливов нескольких

образцов (Sterkfontein: Sts 5, Sts 26, Sts 60, Sts 71, Sts 505, Type 2, Type 3). Мозг африканского австралопитека отличается от мозга шимпанзе развитой височной, теменной и затылочной долями. Весьма интересно, что относительный размер лобных долей у шимпанзе явно больше, чем у австралопитека. Лобные доли у «говорящего» микроцефала немного меньше, чем у шимпанзе. Как у австралопитека, так и у микроцефала преобладают височная и теменная доли. Самое поверхностное сравнение мозга микроцефалов и эндокастов австралопитеков позволяет найти множество общих черт.

Необходимо отметить, что важнейшим этапом развития мозга эпохи австралопитеков стало начало культивирования лобных долей. Это основные тормозные области головного мозга человека, которые позволили создать социальные системы человеческих отношений, построенные на обмене пищей. Культивирование этих центров было довольно болезненным, поскольку обмен пищей между неродственными особями является наиболее сложной формой поведения. Однако следы начала отбора мозга по развитию тормозных центров можно обнаружить даже у современных шимпанзе (Lefebvre, 1982). В этой занимательной работе изучали стратегию обмена пищей у молодого шимпанзе. Использовали специальный язык «сленг» и два пищевых объекта. Один давали обезьяне, а затем предлагали поменять его на другой. Второй пищевой объект не отдаётся, если шимпанзе не вернула первый. Оказалось, что шимпанзе может ограничивать потребление ценной пищи и отдавать её часть в обмен. Более того, эти манипуляции она проводила с большой осторожностью, если не была уверена в благоприятном результате обмена. Эти опыты показывают, что зачатки пищевого обмена с неродственными особями присутствуют даже у человекообразных обезьян. В подходящих условиях эти особенности строения мозга могли стать причиной направленного искусственного отбора и дальнейшей социализации австралопитеков. Небольшого мозга оказывается вполне достаточно для выполнения базовых функций, как и в случае с микроцефалами.

Сходство организации мозга микроцефалов и приматов столь очевидно, что Карл Фохт был твёрдо убеждён в том, что «микроцефалия есть частное атавистическое образование, являющееся в частях мозгового свода и влекущее за собою, как необходимое следствие, уклонение от эмбрионального развития; это развитие в своих существенных признаках приводит к тому общему началу, из которого развился высший член зоологического царства» (Фохт, 1873). Нужно простить невероятную убеждённость и наивность первопроходцев нейроантропологии. В то время доказанность даже клеточной теории была неочевидна,

большинство структур мозга ещё не имели названий, а Ч. Дарвин был знаменем экстремистов в биологии. Конечно, *microcephalia vera* не может рассматриваться как атавизм. Эта уникальная форма задержки развития демонстрирует нам лишь потенциальные возможности маленького мозга. Необходимо обратить внимание на то, что масса мозга минимально социализированных микроцефалов и австралопитеков совпадает.

Следовательно, австралопитеки могли совершать осмысленные, хотя и грубые манипуляции с помощью рук. Можно допустить, что они обладали системой звуков-символов, а *A. africanus* — уже примитивной символической речью 3–4-летнего ребёнка. Видимо, полноценная примитивная речь сложилась несколько позднее. Примерно к этому детскому возрасту следует отнести и интеллектуальное развитие австралопитеков. Если учесть, что австралопитеки были двуногими существами с развитыми манипуляторными конечностями и совершенным зрительным анализатором, то можно реконструировать расположение и примерные размеры основных функциональных полей на поверхности их мозга. Наибольшую площадь поверхности коры полушарий занимали сенсомоторные и зрительные поля, определяющие нейробиологическую сущность мозга приматов. Намного меньшую поверхность полушарий занимали слуховые и вкусовые поля. Мозг австралопитеков был меньше мозга современного человека из-за небольшого размера лобной доли *рис. 37*. В лобной доле, по-видимому, были минимально выражены поля, связанные с ассоциативными функциями, и зоны интегрированного контроля за сложной координацией движения глаз, рук, головы и шеи. Примерно те же зоны мозга максимально редуцированы и у современных микроцефалов.

Таким образом, у австралопитеков превалировали сенсомоторные поля вокруг центральной борозды, височные области, связанные с памятью, и теменные ассоциативные центры. Австралопитек был bipedalным существом с развитыми конечностями, которыми он мог совершать довольно сложные движения. По-видимому, австралопитеки имели возможности осуществлять осмысленные проторечевые звуковые коммуникации, как и современные микроцефалы. Не исключено, что звуковые коммуникации австралопитеков напоминали «песни» современных гиббонов. Протяжные звуковые сигналы могли нести достаточно информации, но не требовали особого развития специализированных лобных областей, как у человека. В сочетании с развитыми теменными ассоциативными центрами и индивидуализированной памятью австралопитеки представляли собой вполне сложившуюся базовую биологическую модель для возникновения человека. По этой причине наличие речи у человека умелого (*Homo habilis*) особых сомнений давно не вызывает (То-

bias, 1983). При этом особых количественных различий между мозгом поздних австралопитеков и человека умелого не найдено.

Остаётся открытым один простой вопрос о биологическом смысле всех этих перестроек мозга и скелета австралопитеков. Для того чтобы встать на задние конечности, начать манипулировать руками, вступать в необычные коммуникации и хранить персонифицированный опыт, должны быть очень веские причины. Природа смены направления эволюции приматов, приведшая к появлению австралопитеков, требует специального рассмотрения.

II.5. Специализация мозга австралопитеков

Поиск причин изменения направления эволюционных процессов является наиболее сложным и неблагодарным занятием. Реконструкция давно минувших событий всегда умозрительна и противоречива. Консерватизм строения мозга позволяет преодолеть многие традиционные противоречия антропогенеза, но не снимает всех сложных вопросов. Если согласиться с тем, что структурная эволюция нервной системы консервативна, то можно попытаться восстановить причины возникновения мозга ранних гоминид. По-видимому, в далёком прошлом сложились некие невероятные условия эволюции архаичных приматов. На первый взгляд кажется, что 30 млн лет назад кто-то собрал наших предков в одну большую клетку. Затем их обучали и сортировали. «Двоечников» выпускали на волю, а «отличников» размножали в клетке. Спустя почти 30 млн лет «умников» выпустили, и они быстро вытеснили или съели свободных «двоечников», а затем и всё остальное, что было пригодно в пищу. Если это эксперимент, то он выглядит диковато даже с религиозной точки зрения. Попробуем поискать более разумные объяснения появления мозга архаичных антропоидов и человека. Для этого надо обратиться к отличиям сенсорных и эффекторных систем современных приматов от большинства млекопитающих.

Превалирующим дистантным органом чувств у высших приматов и человека является зрение, а контактным — соматическая чувствительность. Затем по значимости идут слух, вкус и обоняние. Уровня развития зрения и соматической чувствительности достигает вестибулярный аппарат, позволяющий приматам очень точно оценивать ориентацию тела в пространстве. Эти гиперразвитые органы чувств очень полезны для жизни в лесу или на деревьях, что демонстрируют современные приматы. Вместе с тем в этих условиях нет особой надобности при развитом ассоциативном мозге. Развитый мозг шимпанзе повседневно реализует свои способности намного меньше, чем мозг мартышек. Поведение шимпанзе и мартышек в лесу отличается не так принципиально, как можно было бы ожидать. Различия проявляются только если шимпанзе

начинают охотиться на мартышек или пытаются применять примитивные орудия. При этом надо оговориться, что орудийная деятельность хорошо развита у птиц, хоботных и других животных.

Даже у мартышек Старого Света уже давно известны случаи осмысленного изготовления и использования орудий. Так, львинохвостые макаки (*Macaca silenus*) самостоятельно разрабатывали и создавали инструментарий для добывания сладкого сиропа из бутылок. Они не только применяли имеющиеся прутики для запихивания в бутылку, но и делали новые, подгоняя их по размеру. Занимательно, что похожие опыты с мандрилами, имеющими более крупный мозг, такого интеллекта не выявили (Westergaard, 1988). Способность использовать примитивные орудия скорее свидетельствует о существовании эффективного манипулятора и разнообразии способов добывания пищи, чем о развитии интеллекта. Тем не менее долго основой становления мозга антропоидов считали два свойства: манипуляции с предметами и речевые коммуникации.

В поисках причин происхождения передних конечностей приматов любопытны представления физиологов и зоопсихологов советского периода. В конце жизни И.П. Павлов заинтересовался приматологией и даже сформулировал не очень удачный, на мой взгляд, термин «ручное мышление». Этим «способом» думать и решать экспериментальные задачи он награждал обезьян. Его многочисленные ученики и последователи до настоящего времени убеждены в том, что «обезьяна приобретает сведения и мыслит прежде всего руками». Такой вывод выглядит диковато, если учесть, что ведущими органами чувств приматов являются зрение и слух. Видимо, советские приматы были слепоглухонемыми и изучали мир на ощупь. Как это ни удивительно, но Н.Н. Лодыгина-Котс, Н.Ю. Войтонис, Я.Я. Рогинский, К.Э. Фабри утверждали, что причиной появления человека стало использование «орудий труда» (палку и камень они орудиями не считали). Оказывается, только «орудия труда» у обезьян «разорвали узкие рамки животного ручного мышления и перед человеком открылся путь беспредельного умственного развития» (К.Э. Фабри, предисловие к книге В. Фишель, 1973). Причиной таких нелепых выводов советских зоопсихологов является стремление научно обосновать «общественно-трудовую» теорию происхождения человеческого мозга и сознания. Она состоит в том, что только при использовании орудий труда и развитии речевой коммуникации могла возникнуть морфологическая структура человеческого мозга. При таком подходе мозг оказывался вторичным образованием по отношению к типу «общественной формации».

Оставалось только изменить формацию и сформировать новую общность советских людей. В соответствии с дикими идеями научного ком-

мунизма мозг должен был трансформироваться вслед за обществом. Общество изменили, но мозг перестраиваться почему-то отказался. Отголоски подобных «трудовых» гипотез постоянно появляются в антропологической литературе. Сторонники «общественно-трудового» происхождения человеческого мозга были правы в одном: для пользования орудиями труда нужны развитые для манипуляций руки. Налицо чудесное совпадение. Нужны были предкам человека руки — они тут как тут. У архаичных австралопитеков они появились без явных причин. Ручки очень умелые, с развитой манипуляторной активностью, эффективным церебральным контролем движений и способностью предсказывать результат действий. Такими руками изготовить настоящее марксистское «орудие труда» не представляло никаких трудностей.

Не решён только один небольшой вопрос о причинах возникновения совершенных рук австралопитеков. Реальный механизм реализации биологических преимуществ австралопитеков, способных к сложным манипуляциям рук, не ясен. Орудийная деятельность австралопитеков весьма спорна. Даже если допустить существование развитой остеодонтокератической орудийной деятельности, механизм отбора австралопитеков по принципу «способные» — «неспособные» остаётся непонятен. Должны были возникнуть очень жёсткие условия целенаправленного отбора особей как с развитыми руками, так и с мозгом. Руки абсолютно бесполезны без системы коркового контроля произвольных движений и способности предвидеть результат сложной и многофазной двигательной активности. Попробуем рассмотреть потенциальные условия и биологический смысл формирования передних конечностей и мозга приматов.

Структурные изменения мозга архаичных антропоидов создают впечатление, что они постоянно решали сверхсложные биологические задачи. Примерно такие же проблемы были у пилотов истребительной авиации времён Второй мировой войны. Пилотам надо было сосредоточенно следить за огромным пространством, прекрасно координировать свои движения и точно предсказывать перспективу многофакторных событий воздушного боя. Иначе говоря, антропоиды должны были оказаться в среде со сходными требованиями к зрению, координации движений и ассоциативным предугадываниям или просчитываниям развития ситуации. Такой набор условий является своеобразной подсказкой для поиска потенциальной среды обитания древних приматов. При этом надо учесть, что большинство современных приматов не живёт в тех условиях, которые привели к возникновению мозга человека. Вместе с тем они обладают крупным мозгом с развитой гирификацией и выраженными ассоциативными областями. Важно подчеркнуть, что образ жизни современных человекообразных обезьян очень несущественно

отличается от поведения более примитивных приматов. Обитая в тропических лесах, шимпанзе, орангутаны и гориллы ведут довольно однообразный образ жизни. Преимущественно растительная пища, далеко не сверхсложные социальные отношения и скромная орудийная деятельность не делают чести развитому мозгу человекообразных обезьян. Абстрагируясь от антропоморфного сходства с человеком, легко увидеть весьма выраженное подобие группового поведения лемуру и бабуинов с искусственно очеловеченными бонобо и шимпанзе.

Хочется подчеркнуть, что поведенческие отличия между лемурами и шимпанзе несоизмеримо меньше, чем различия в организации их мозга. Иначе говоря, мозг шимпанзе отличается от мозга примитивных обезьян больше, чем шимпанзе и человека. Казалось бы, мы должны ожидать сходных различий и в поведении. Однако поведение большинства приматов очень похоже. Для ведения такого образа жизни, как у человекообразных обезьян, не нужен развитый мозг. Они могли обойтись и лиссэнцефальной корой переднего мозга современной игрушки. Налицо несоответствие между огромным мозгом современных человекообразных обезьян и убогими поведенческими задачами, которые с его помощью решаются. Можно сказать, что человекообразные обезьяны являются своеобразными живыми «нейробиологическими консервами». Выйдя из среды, вызвавшей увеличение размеров мозга, они донесли до нас след тех отдалённых событий. Это эволюционное послание закреплено в структуре мозга. Мозг сохранил архаичные черты эпохи интенсивного формирования, а поведение приматов безнадежно упростилось.

Современные человекообразные обезьяны воспользовались новоприобретением — крупным мозгом — для эффективной, но тупиковой специализации уже на ранних этапах эволюции приматов. Отделившись от «человеческой» эволюционной ветви, человекообразные обезьяны сделали нам огромный подарок. Они сохранили уровень организации мозга времён зари гоминидной эволюции. Это означает, что мозг современных высших приматов можно использовать для воссоздания давно прошедших событий и возможной среды обитания предков человека. Радикальных отличий в организации мозга и органов чувств у приматов и человека нет. Следовательно, та далёкая среда обитания предъявляла высокие требования именно к зрению, соматической чувствительности, вестибулярному аппарату, моторной координации и сложной ассоциативной деятельности.

В такой среде должно соблюдаться первое и главное условие любых эволюционных событий — наличие пищи. В предполагаемой зоне появления первичных приматов её должно было быть в избытке, особенно на первом этапе. В новых ареалах обитания сразу оказались высоко-

эффективными адаптации, возникшие у приматов в лесу. Разница между лесом и новой средой сводилась к тому, что надо было совершенствовать не только зрение, вестибулярный аппарат и сенсомоторную систему, но и ассоциативные центры. Условием для такого улучшения должны были быть несколько неординарные и постоянно меняющиеся задачи при добывании пищи.

Можно предположить три параметра среды формирования мозга человека. Во-первых, изобилие пищи, причём очень калорийной. Во-вторых, возможность добывать пищу, используя имеющиеся адаптивные навыки обитания в лесу. В-третьих, разнообразие пищи, а её добыча требовала постоянной смены тактики добывания — ассоциативного подхода. Совершенно ясно, что это были не питательные корешки для поросят, а наши предки были далеко не собирателями. Следует отметить две морфологические особенности в строении архаичных антропоидов, предопределившие эволюцию человека. У самых ранних антропоидоподобных существ строение зубной системы существенно отличалось от её организации у современных приматов. Если сравнить строение зубной системы проконсула (*Proconsul africanus*) и современных шимпанзе (*Pan troglodytes*) или бонобо (*Pan paniscus*), то они будут довольно схожи. Однако клыки у шимпанзе и бонобо больше, чем у проконсула. Таким образом, шимпанзе даже немного проигрывает проконсулу при сопоставлении с современным человеком (Fleagle, 2013; Chimpanzees and Human Evolution, 2017).

Следовательно, примерно 23–14 млн лет назад радикально изменились источники питания всей обширной группы приматов. Их пища стала несоизмеримо более питательной и менее структурированной. Необходимость в клыках практически отпала, хотя о специальной подготовке пищи для поедания не могло быть и речи. Эти факты неизбежно приводят к выводу о принципиальной смене типа питания архаичных приматов. Они стали употреблять в пищу весьма нежные, но очень питательные продукты, которые стали причиной существенной редукции зубной системы. Эти адаптации становятся хорошо заметны уже у ардипитеков (*Ardipithecus*) (White et al., 2009).

У современных человекообразных приматов довольно крупные клыки, особенно у орангутанов и горилл. У шимпанзе и бонобо они выражены значительно меньше. Вполне правомочно предположение, что у современных человекообразных обезьян зубная система изменилась вторично, а не сохранилась неизменной с исторических времён.

Совершенно иная ситуация сложилась с головным мозгом. Даже поверхностное сравнение мозга современного рода шимпанзе и проконсула далеко не в пользу последнего. Его мозг невелик и составляет всего 130–170 г. Однако столь небольшого мозга вполне хватило для

перехода на крайне питательную пищу с невысокой механической плотностью. Понятно, что архаичный примат не мог совершать интеллектуальных подвигов при незначительных размерах головного мозга. Логично предположить, что неведомой калорийной, вкусной и нежной пищи было очень много. Возникший или открытый архаичными приматами источник питания был явно очень доступен и не иссякал на протяжении миллионов лет. Только подобные условия могли привести к редукции зубной системы при незначительном размере мозга. Иначе говоря, мозг проконсула ещё не мог так изменить образ жизни своего владельца, чтобы тот не нуждался в челюстном аппарате современных бабуинов. Причины изменений явно надо искать во внешних условиях обитания. По-видимому, «человеческая» тенденция в эволюции мозга гоминид началась намного позднее, чем сменился тип питания и произошла перестройка большей части мозга и зубной системы.

Следовательно, налицо парадоксальная ситуация. Архаичный примат с маленьким мозгом перешёл на столь энергетически значимую, неплотную и обильную пищу, что утратил основные хищнические зубы. Параллельно с упрощением зубной системы ранние гоминиды оказались бипедальными обладателями великолепных манипуляторов, развитых сенсомоторных и теменных ассоциативных центров мозга. Возникает справедливый вопрос о природе таких изменений. Поскольку предположить существование развитой кулинарии 15 млн лет назад невозможно, то придётся обратиться к более естественным причинам этих странных событий.



II.6. Условия возникновения бипедальности

Гипотез происхождения бипедальности довольно много, но они рассмотрены в главе I.8 книги. Ключевым вопросом является не механизм возникновения бипедальности, а её биологические причины. Следовательно, необходимо найти условия, в которых бипедальность и сложное манипулирование передними конечностями, память и ассоциативный анализ давали бы реальное биологическое преимущество. Таким условиям соответствуют мелководные прозрачные реки с медленным течением, заливы с изрезанной береговой линией, устья рек, болотистые леса и затопляемые пещеры. Древние приматы питались преимущественно животной пищей, обитавшей под слоем воды, где не столь важны слух и обоняние, но абсолютно необходимы развитое зрение и прекрасная координация движений. При этом они передвигались в воде на задних конечностях. Это имеет биологический смысл, так как можно зайти относительно глубоко в воду и оставить над водой передние конечности. Остаётся вопрос о причинах смены среды обитания.

Причина резкой смены среды обитания любого животного обычно связана с пищей. По-видимому, многие группы перешли на некую соблазнительную пищу, которая была более доступна и питательна, чем всё остальное. Учитывая относительно быструю утрату клыков, придётся согласиться и с тем, что пища была необычайно нежна и очень калорийна. При этом объёмы пищи были практически безграничными, что создавало для наших далёких предков «райские» условия существования. Наиболее разумным объяснением этих феноменов является переход на питание нерестящейся рыбой, икрой или водными беспозвоночными. Это единственный тип пищи, не требовавший развитой зубной системы. Такую пищу можно было почти не пережёвывать. Зубы были нужны для других пищевых ресурсов. Судя по всему, эта калорийная пища долго была доступна древним приматам.

Зубные системы египтопитека (*Aegyptopithecus zeuxis*), проконсула (*Proconsul africanus*) и современных приматов принципиально не различаются. Это свидетельствует о том, что около 20 млн лет назад нежная и калорийная пища стала частью обычного рациона архаичных антропидов. Питание прибрежными беспозвоночными и нерестящейся рыбой сопровождалось поеданием яиц на птичьих базарах. Для сбора яиц на скалистых берегах или отмелях приматы были прекрасно подготовлены длительным обитанием на деревьях. Им не понадобилось решать проблемы морфологической адаптации к новым условиям обитания. Они уже могли некоторое время сохранять баланс при передвижении на задних конечностях и схватывать пищу руками как в воде, так и на

птичьих базарах  рис. 38. Косвенным свидетельством столь ранней бипедальности может быть находка Тоумая (*Sahelanthropus tchadensis*), который обитал в Центральной Африке около 7 млн лет назад и имел мозг объёмом 320–380 см³ рис. 34 . Вместе с Тоумаем были обнаружены многочисленные следы разнообразной водной фауны. Тоумай жил вблизи водоёмов или болот, которые были источником белка в его пище. По-видимому, этим объясняется и роstralное смещение затылочного отверстия Тоумая, типичное для бипедальных приматов рис. 34  (Brunet et al., 2002; Wolpoff et al., 2002; Guy et al., 2005). Специальные палеоботанические исследования территорий наиболее вероятного формирования ранних гоминидов показали, что их занимала не саванна, как считалось ранее, а тропический лес (Jacobs, Kabuye, 1987; Jacobs, Herendeen, 2004). Это говорит о том, что избыток животной белковой пищи сочетался с богатой углеводами прибрежной растительностью, что создавало почти «райское» разнообразие и доступность источников энергии. Даже на юге Африки, в районе местонахождения Макапансгат (ЮАР) 3 млн лет назад климат был влажным и тёплым. Австралопитеки, по-видимому, жили и расселялись по границам тропического леса, а не в саванне (Rayner, Masters, 1993).

Рассмотрим последовательность событий, приведших к изменению скелета, прямохождению и редукции зубной системы. Исходной группой для появления архаичных антропоидов мог быть практически любой вид древних приматов, перешедших к обитанию в новой среде — мелководных реках с нерестящейся рыбой. Столь богатые пищевые ресурсы привлекали огромное разнообразие животных. Подобные пиршества происходят до сих пор на севере Норвегии во время нереста сельди. Зоны выметывания икры занимают многие километры побережья. Птицы и животные передвигаются около берега по полуметровому слою икры, являющейся неисчерпаемым источником белка. В настоящее время такой массовый нерест сельди происходит сезонно. Невероятное изобилие икры кончается за несколько недель.

Вполне вероятно, что 20 млн лет назад в теплых районах Земли нерест не имел жёсткой сезонности. Период размножения мог быть более растянут по времени. Этот процесс охватывал значительные пространства побережья. На обильной пищевой базе наверняка процветало огромное количество животных. В первую очередь это были птицы. Они до сих пор образуют птичьи базары и размножаются вблизи значительных запасов океанской пищи. Следовательно, у древних приматов появилось несколько источников питания: с одной стороны, это приходящая для размножения рыба и её икра, с другой — многочисленные животные, питающиеся рыбой и икрой. Вероятно, это были птичьи яйца

и сами птицы. Возник практически неистощимый источник калорийной пищи, которую не надо было ловить, разрывать или долго перетирать зубами, а можно было не спеша собирать и глотать не пережёвывая. Специальное исследование зубов и питания австралопитековых показало, что их зубы очень схожи с человеческими, а употребляли они как растительную, так и животную пищу (Pellicciotta, 1984). Единственной ошибкой этой работы является предположение о питании массивного австралопитека (*A. robustus*) твёрдой растительной пищей. Ложные впечатления создают большие и мощные моляры, которые не имели следов повреждения эмали, характерных при потреблении твёрдой растительной пищи. Быстрее всего массивные австралопитеки были тривиальными каннибалами, что будет рассмотрено в следующих главах книги.

Довольно интересно сравнение зубов современных народов, ведущих существование вне цивилизации, с зубами австралопитеков. В Центральной Африке обитают пигмеи Бака, которые добывают пищу собирательством и охотой, что многократно описано в научной литературе. Они употребляют много довольно грубой растительной пищи. Это приводит к сильной стёртости зубов, что усугубляется выбиванием и подпиливанием резцов. Стёртость зубов пигмеев намного превосходит следы повреждений зубов у австралопитеков, что говорит о существенно лучшем питании наших далёких предков. Смешанное питание при изобилии легкодоступных ресурсов не вызывает особого сомнения. Единственным затруднением стало передвижение на задних конечностях по мелководью в поисках источников белка и лазанье по птичьим базарам за яйцами. Для такой незатейливой жизни древние приматы были хорошо подготовлены. Их двигательные навыки обитания в кронах деревьев полностью исчерпывали новые поведенческие задачи. Они могли легко ходить на задних конечностях и лазить по каменистым склонам.

Идея возникновения бипедальности при передвижении в воде предков австралопитеков далеко не нова. Впервые это предположил более полвека назад Алистер Харди (Hardy, 1960). Он опубликовал гипотезу, в которой предполагалось возникновение бипедальности человека в результате специфической адаптации архаичных приматов. Первичной средой, вызвавшей бипедальность, А. Харди считал водоёмы. При передвижении в неглубокой воде даже современные приматы встают на задние конечности. Зайдя в воду, шимпанзе и гориллы балансируют и добывают приглянувшуюся пищу свободными руками. Сущность идеи А. Харди состояла в том, что подобные условия были и во времена ранних австралопитеков. Передвигаясь по пояс в воде, приматы постепенно адаптировались к новому типу движения. Впоследствии австралопитеки

перенесли этот способ передвижения и на сушу. Идея не завоевала признания, но спустя 30 лет Элейн Морган выпустила книгу с фундаментальной разработкой этой гипотезы (Morgan, 1990). В настоящее время способность долго передвигаться на двух ногах в полуводной среде доказана для шимпанзе, бонобо и горилл. Детальные наблюдения за бонобо показали, что на земле современные приматы тратят на бипедальность 2%, а в неглубокой воде — 90% времени.

Похожие наблюдения были неоднократно сделаны не только для высших приматов. Так, наблюдения за павианами анубисами (*Papio anubis*) в рифтовой долине Кении показали, что за 4 нед они становились на две ноги 498 раз. Эти непродолжительные циклы бипедальности всегда были связаны с пищевой активностью (Rose, 1976). Следовательно, заинтересованность в пище лучше всего поднимает на задние конечности любых приматов.

Строение клыков проконсула (*Proconsul africanus*), жившего 23–14 млн лет назад, сходно с современными шимпанзе (*Pan troglodytes*) и бонобо (*Pan paniscus*). Вполне правомочно предположение, что у современных человекообразных обезьян зубная система изменилась вторично, а не сохранилась неизменной с незапамятных времён. Вероятно, около 30–35 млн лет назад большая группа приматов перешла на некий щадящий тип питания, вызвавший редукцию «хищнических» зубов. Сначала появился архетип зубной системы египтопитека (*Aegyptopithecus zeuxis*), а затем и проконсула (*Proconsul africanus*). Это указывает на очень благоприятные условия существования приматов на протяжении нескольких миллионов лет. В течение этого времени экологические условия и среда обитания неоднократно менялись, и многие группы приматов пошли собственным эволюционным путём  рис. 39.

Орангутаны, гориллы и шимпанзе на каком-то этапе возвращались в лес и вновь меняли тип питания. Грубая растительная пища снова модифицировала зубную систему, которую мы ошибочно считаем архаичным типом строения челюстного аппарата. У современных человекообразных обезьян зубная система сложилась вторично уже после того, как они «побывали» на пути, ведущем к современному человеку. В связи с этим «водная» бипедальность у современных приматов весьма отдалённо напоминает архаичный тип движения. Слишком велика, но преодолима, разница между типами подвижности суставов конечностей у приматов и человека (Richmond, Strait, 2000).

Кроме человекообразных обезьян, признаками древнейшей формы бипедального движения обладают многие приматы, в чьи ареалы обитания входят берега рек, озёр и морей. Наиболее ярким примером является обыкновенный носач (*Nasalis larvatus*), обитающий на острове

Калимантан. Это крупная обезьяна, достигающая массы 25 кг и легко перемещающаяся на задних конечностях по затопленным участкам земли. Зачастую носачи преодолевают большие расстояния по груди в воде с детёнышами на руках. Видимо, именно такой способ перемещения в сочетании с обильной пищей в воде и стал исходной позицией для начала эволюции архаичных антропоидов. С этим предположением согласны исследователи, наблюдавшие носачей в природных условиях (Ellis, 1986). Подтверждение водной гипотезы также найдены в сравнительных исследованиях подвижности тазобедренного сустава человека и австралопитеков (*Australopithecus afarensis*, AL 288-1, Lucy). Специальный анализ возможной перестройки биомеханики таза при движении в воде подтверждает, что этот эволюционный путь наиболее вероятен для возникновения бипедальности человека (Abitbol, 1994; Berge, 1994).

Узким местом гипотезы происхождения бипедальности было отсутствие причин, заставивших архаичных приматов перейти к обитанию в полуводной среде. Если допустить, что предки австралопитеков пошли туда за пищей, то ситуация становится биологически более понятной. Судя по всему, разные виды приматов оказались самой подготовленной группой для освоения богатых белком источников питания в полуводной прибрежной среде. Это позволило им быстро вытеснить других крупных животных из благоприятной пищевой ниши. Райская жизнь у древних приматов продолжалась по меньшей мере несколько миллионов лет. За это время они почти утратили хищническую зубную систему. Даже самые древние австралопитеки имели практически человеческие зубы с выраженным кариесом. Это подтверждает, что такие зубы им были не очень нужны  рис. 35, 36. Для поедания птичьих яиц, икры рыб и небольшого количества растительной пищи достаточно самых примитивных зубов. Поэтому гоминидный принцип организации зубов сложился на заре эволюции и с небольшими изменениями сохранился до сих пор.

Обитание приматов в переходной среде позволяет объяснить все морфологические приобретения в эволюции человека раннего периода, который охватывает по меньшей мере около 10 млн лет и заканчивается в момент появления австралопитеков 4,3 млн лет назад. Описываемые события можно разделить на два этапа. Первый этап занял не менее 5–6 млн лет и стал основой для появления множества групп древних приматов с аналогичными характеристиками. Вероятно, их мозг имел массу от 250 до 350 г, а внешне они походили на современных шимпанзе. Это были обитатели леса, соблазненные обильной и доступной белковой пищей. Переход на новый тип питания упростил зубную систему

и заложил основание бипедальности. Типичным представителем является Тоумай (*Sahelanthropus tchadensis*). Вполне возможно, что в то время никаких миграций древних приматов не было и они вели оседлую жизнь. Вместе с упрощением зубной системы архаичные антропоиды модернизировали и способ передвижения по земле. Они стали бипедальными животными.

Водной гипотезе происхождения бипедальности была посвящена специальная конференция, организованная Европейским социобиологическим обществом и Датской ассоциацией физической антропологии (Pond, 1987). На конференции под названием «Водная обезьяна» подробно рассматривались причины исчезновения волосяного покрова, накопления подкожной жировой клетчатки, способности новорождённых быстро учиться плаванию и многие другие аспекты возникновения бипедальности в полуводной среде. Кроме обширной доказательной базы, была высказана идея эволюции гоминид на мелких прибрежных островах современной Саудовской Аравии. Вполне понятно, что в условиях изоляции морфологические особенности могут накапливаться намного быстрее, чем при постоянной метисации на континенте.

Необходимо отметить, что переход к бипедальности для собирания пищи в полуводной среде вывел антропоидов и гоминоидов из леса на открытые пространства. По-видимому, в это время сложились отличительные особенности кожи человека. Она утратила волосяной покров, увеличилось количество эккринных потовых желёз за счёт апокринных и выработалась способность интенсивного пигментообразования в глубоких слоях кожи. С этими перестройками покровов ранних африканских гоминид согласны даже сторонники «саванной» гипотезы происхождения бипедальности (Zihlman, Cohn, 1988). Дело в том, что как в саванне, так и на прибрежном мелководье наши предки оказывались на открытом пространстве, а кожа подвергалась одинаковым воздействиям. Правда в «саванной» гипотезе не удаётся объяснить исчезновение волос, так развитых у одноразмерных с австралопитеками млекопитающих африканского буша.

Причин для перехода к прямохождению было несколько. Во-первых, для сбора яиц птиц, икры рыб и обитателей билатерали надо обладать парой свободных конечностей. В самом простом случае пищу надо собрать в неудобном для поглощения месте и перенести. Для этого необходима хотя бы одна конечность, свободная от участия в передвижении. Современные карликовые шимпанзе бонобо демонстрируют именно такие приёмы переноса пищи как в зоопарках, так и в естественной среде. Они захватывают несколько предметов одной рукой, прижимают к телу и переносят в наиболее приглянувшееся для поедания добычи место. Во-вторых, передвигаться по отмелям удобнее, опираясь на

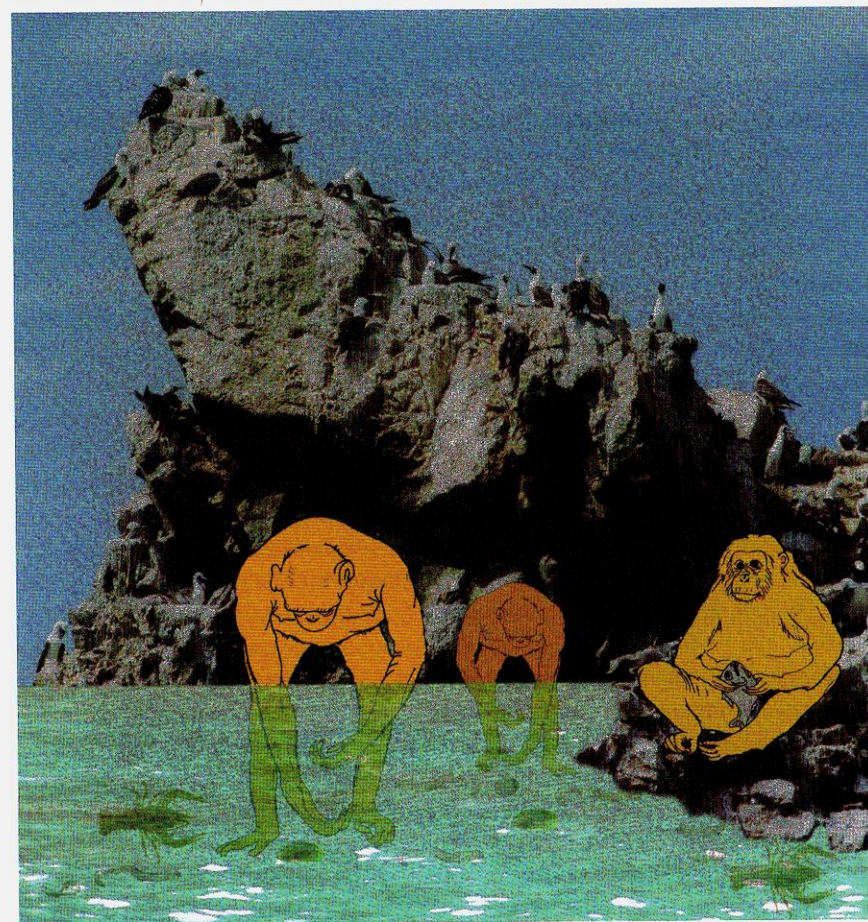


Рис. 38. Переходная среда, в которой возникла бипедальность и сформировалась первичная манипуляторная специализация рук.

В мелководных водоёмах размножались и обитали многочисленные животные, ставшие изобильной и калорийной пищей для архаичных антропоидов. В таких условиях антропоиды утратили специализацию зубов и приобрели бипедальность. При уменьшении количества калорийной пищи выжили только те группы, которые могли поймать крайне подвижную пищу. У таких австралопитеков руки стали сверхчувствительным соматическим рецептором. Интенсивный отбор архаичных антропоидов, обладающих способностью находить и отлавливать невидимую пищу, стал причиной для эволюционного развития сенсомоторных центров мозга. За счёт размеров неокортикальных сенсомоторных полей мозг увеличился на 150–160 г, что привело к появлению грацильных австралопитеков.

четыре, а не на две конечности. Однако на четырёх конечностях глубоко в воду не войдёшь, а занятые руки не позволят собирать пищу. Двухногое передвижение по мелководью освободило руки и не ограничивало освоение билатерали. Таким образом, хождение на двух ногах возникло как адаптивное приспособление к сбору пищи в прибрежной зоне. С одной стороны, архаичные австралопитеки собирали пищу в воде, а с другой — на птичьих базарах вдоль побережья. Для обоих вариантов добывания пищи нужно было иметь свободные руки, хороший вестибулярный аппарат и развитую координацию движений. Все эти адаптивные изменения возникли далеко не сразу, но 9 млн лет оказалось достаточно для формирования основных тенденций структурных изменений скелета и мозга архаичных приматов. При переходе к полуводной среде добывания пищи у наших далёких предков уплостилась кисть, удлинилась стопа, пальцы на ногах почти сравнялись по длине, а их концевые фаланги стали шире. С водной средой связано увеличение длины рук и ног и бочкообразная грудная клетка.

Необходимо отметить, что полуводная бипедальность гоминид сопровождалась не только перестройкой скелета. Мы до сих пор наслаждаемся большим комплексом приобретений, полученных в «райскую эпоху». Эти соматические достижения, связанные с водной средой, давно обсуждены в специальной литературе, но их следует повторить для понимания масштаба произошедших событий. На основании сравнительно-физиологических исследований с водной средой связывают появление развесистых ягодич, молочных желёз и солидных запасов подкожного жира (Verhaegen, 1993). В этой переходной среде возникли крупные сальные железы на границе волосистых и голых участков кожи, испарение пота с поверхности тела как механизм терморегуляции и стабильная суточная температура ниже 38 °С. Именно избыток воды стал причиной зависимости антропоидов от её приёма и послужил основой для высокой чувствительности наших организмов к дегидратации. Занимательно, что такая водная зависимость организма сочетается с крайне низкой концентрацией выделяемой мочи и обильным отделением солёных слёз. При этом появились изменения в почках, укрупнился наружный нос, стало выделяться бедное протеинами и богатое лактозой молоко  *рис. 39.*

Сбор пищи в неглубокой воде требовал развития довольно специфической биомеханики и тактильной чувствительности стопы. Для решения столь необычных задач сформировался целый комплекс адаптивных признаков, характерных только для человека. Ещё В.В. Бунак подробно сравнил стопу человека, бурого медведя, барсука, сурка, крысы, ежа, кошачьего лемура, бабуина, индрии, мартишек, орангутана, шимпанзе и гориллы (Бунак, 1954). Он показал, что у человека и приматов сущест-

вуют самые большие различия в строении стопы. В стопе человека нет следов специализации к перемещению по деревьям, прыжкам или брахиаторной локомоции. В то же время морфологические признаки человека говорят о такой же специализации стопы, как у недревесных стопоходящих млекопитающих. Если допустить появление бипедальности в полуводной среде, то она хорошо объясняет как особенности стопы гоминид, так и необычное удлинение фаланг и первого пальца. Видимо, пальцы стали играть роль основного механорецептора и датчика препятствий стопы.

Повышение биологической ценности соматосенсорной чувствительности стопы ещё в древесной фазе эволюции приматов вызвало замену когтей на характерные для приматов ногти. У других млекопитающих ногти встречаются крайне редко, в частности у опоссумов. Среди приматов исключением являются тупайи и игрунковые обезьяны, обладающие когтями. У полуобезьян когти сохраняются только на некоторых пальцах. У всех остальных обезьян на пальцах сформированы ногти, которые уплощены у высших приматов. Замена когтей на ногти была связана с развитием дифференциальной чувствительности. Это подтверждается появлением множества рецепторных телец Мейснера в ладонной коже кистей и стоп приматов.

Вполне понятно, что изменение функций вызвало адаптивную перестройку стопы. У гоминид и современного человека сохранились все шесть мышц, управляющих движением первого пальца стопы, которые типичны для приматов, обитающих на деревьях. Это доказывает происхождение гоминид от древесных форм обезьян. Консервативность мускулатуры стопы показывает, что, даже приобретая бипедальность, гоминиды продолжали использовать и рецепторный аппарат, и манипуляторные способности пальцев. Это подтверждается удлинением и сохранением подвижности первого пальца ноги. Даже у человека приводящая мышца большого пальца стопы состоит из поперечной и косой головок, отсутствующих у стопоходящих медведей. Такая перестройка стопы адаптирует к передвижению по невидимому дну мелких водоёмов, но не пригодна для лазанья по деревьям или беганья по открытым пространствам. Если бы гоминиды активно передвигались по открытым пространствам буша, то следовало бы ожидать редукции боковых лучей стопы и перехода к пальцехождению, как у копытных млекопитающих или бипедальных динозавров.

Необходимо уточнить, что бипедальность архаичных австралопитеков была довольно ограниченной. Обитая в райской среде с изобилием пищи, биологического смысла куда-либо перемещаться у них не было. Если бы австралопитеки активно двигались по открытым пространствам, то их стопа должна была бы анатомически напоминать человеческую.

Однако изучение трёх связок предплюсны у горилл, шимпанзе, орангутана, афарского австралопитека и человека показало результаты, согласующиеся с водной гипотезой происхождения бипедальности. Эти три связки играют большую роль в поддержании сводов стопы, которые необходимы для эффективного передвижения на большие расстояния. Только у человека, обладающего хорошо выраженными сводами стопы, имеется задняя порция длинной подошвенной связки, предотвращающая дорсальное сгибание в поперечном суставе предплюсны. Поддерживающая медиальный свод человека кубовидно-ладьевидная связка вообще отсутствует у гориллы и орангутана. Выполняющая аналогичные функции у человека вилообразная связка редуцирована у гориллы и шимпанзе в пяточно-ладьевидной, а у оранга в пяточно-кубовидной части. Самое интересное, что у афарского австралопитека и человекообразных обезьян ладьевидные кости оказались сходными по строению (Gomberg, 1985). Они отличались от человеческих, что говорит о плохо развитой подвижности предплюсны и слабовыраженном своде. Следовательно, морфологические данные предполагают формирование бипедальности при относительно оседлом образе жизни или непродолжительных миграциях.

Приведённая выше детальная работа имеет два важных следствия. С одной стороны, эти данные противоречат широко известным представлениям Мэри Лики о возникновении бипедальности в результате следования архаичных антропоидов за стадами копытных. Целью таких перемещений была богатая белком пища, которую они получали не в результате охоты, а при поедании погибших или убитых животных. К сожалению, постоянно двигаться за стадами копытных австралопитеки не могли из-за отсутствия в конструкции стопы развитой системы сводов. Только их наличие позволяет современным людям безболезненно перемещаться на огромные расстояния. По этой же причине, до появления моторизированной техники, в пехотные части не набирали людей с плоскостопием. Предположение Мэри Лики о склонности австралопитеков к поеданию падали вызывает некоторые сомнения из-за наблюдений за современными приматами. Поведение популяции шимпанзе в тропическом лесу Национального парка Таи в Кот-д'Ивуаре проявляется в охоте на взрослую дичь, коллективными действиями и активным дележом убитой добычи (Boesch, Boesch, 1989). Маловероятно, что, имея опыт охоты на живую дичь, архаичные австралопитеки совершенствовали свою стопу, увлечшись падалью.

С другой стороны, существует застарелый конфликт в интерпретации данных о находках трёх цепочек следов в туфе стоянки Лазтоли (White, Suwa, 1987). Первооткрыватели считают эти следы австралопитековыми

и говорящими об устоявшейся бипедальности. Другая группа учёных выдвинула гипотезу о переходном характере этих следов, поскольку они отличаются от следов приматов лишь строением большого пальца. Есть и третья точка зрения, которая предполагает принадлежность цепочек следов к представителям уже ранних гоминид. Если допустить, что австралопитеки были бипедальными, но перемещались только на небольшие расстояния вокруг богатых пищей территорий, то все противоречия перечисленных выше гипотез снимаются. Строение связок свода стопы, исследованное Д. Гомбергом, полностью подтверждает это предположение (Gomberg, 1985).

Эволюционирование австралопитеков в райской среде, где изобилие пищи было связано с полуводными источниками белка и растительной пищи, подтверждается химическим составом зубной эмали. Дело в том, что в период детского роста зубов в структуре эмали накапливаются изотопы углерода (^{12}C и ^{13}C). По их пропорции в эмали можно судить о составе пищи, которую потреблял детёныш как самостоятельно, так и через молоко матери. Если в пищу поступали травы и осоки, то в эмали накапливалось больше изотопа ^{13}C , а если в пище преобладали плоды деревьев — то ^{12}C . Специальное исследование *Australopithecus bahrelghazali* показало высокую концентрацию именно изотопа ^{13}C , что было интерпретировано как признак саванного питания (Lee-Thorp et al., 2012). Авторы посчитали, что степная флора содержит слишком много частиц кремния и жёстких волокон, что делает её малосъедобной, а странный тип питания малоубедительным. Для объяснения своих данных они выдумали загадочные мягенькие корнеплоды и фрукты, которые кто-то выращивал в саванне для австралопитеков. На самом деле ситуация легко объясняется, если допустить райскую среду обитания по берегам водоёмов. В этом случае изотопы из травянистых растений могли попадать в пищу австралопитеков через позвоночных и беспозвоночных обитателей побережья или неглубоких водоёмов, заросших осокой.

Использование нежной и калорийной пищи было подтверждено при изучении строения черепа *Australopithecus sediba*. Оказалось, что у этого небольшого австралопитека, жившего в Южной Африке около 2 млн лет назад, челюстной аппарат не обладал морфологическими возможностями для стабильного существования на диете из жёсткой пищи. Никакие корешки и орешки в саванных областях он просто не мог регулярно использовать в пищу (Ledogar et al., 2016). Грацильность черепа этого вида австралопитеков предполагала питание намного более мягкой и калорийной пищей из полуводной среды райского биотопа.

Мягкая и калорийная пища была явно в изобилии, что подтверждается побочными результатами изучения цепочек следов австралопитеков

на территории современной Танзании (Jungers, 2016; Masao et al., 2016). Поскольку следы отпечатались в размягчённом водой грунте, авторы обнаружили отпечатки лап и копыт очень многих животных. Кроме 12 отпечатков ступней австралопитеков, в Лазтоли были найдены следы цесарок, носорогов, жирафов, газелей и зайцев. По-видимому, столь аппетитная и доступная пища, как цесарки, газели и зайцы, австралопитеков не привлекала, так как внятных следов питания этих животных пока не найдено. Быстрее всего причины такой избирательности обусловлены наличием ещё более доступной и калорийной пищи, которую давало мелководье и окружающие леса.

Неважные способности к двуногой локомоции отмечены у наиболее древних афарских австралопитеков. Изучение пояснично-крестцового угла у детей до 5 лет, антропоморфных обезьян, австралопитеков и взрослых людей показало интересные результаты. Оказалось, что пояснично-крестцовый угол у австралопитеков больше, чем у человекообразных обезьян, но меньше, чем у человека. При этом пояснично-крестцовый угол у афарского австралопитека был намного меньше, чем у других австралопитеков, что говорит о несовершенстве его двуногой локомоции (Abitbol, 1987, 1989).

Есть ещё несколько особенностей скелета, которые подтверждают невысокие способности ранних австралопитеков к дальним перемещениям. Так, у современного человека I предплюсне-плюсневый сустав плоский и малоподвижный, что говорит о хорошей приспособленности к дальним передвижениям. У человекообразных обезьян и австралопитеков он цилиндрический, допускающий обширные движения I пальца, необходимые для медленного передвижения по сложным поверхностям. Кроме этого, у шимпанзе и гориллы существует специальная локтевая фасетка (*articulatio humeroulnaris lateralis*). Она создаёт запирающий механизм для укрепления локтевого сустава при хождении с опорой на фаланги пальцев и при брахиации. Этот признак отсутствует у человека и его далёких предков, что в очередной раз ставит под большое сомнение как брахиацию, так и хождение гоминиоидов с опорой на пальцы.

Этот вывод подтверждается плантоградией стопы у африканских человекообразных обезьян. Дело в том, что все приматы, кроме гориллы, шимпанзе и человека, наступают на землю лишь передней частью стопы. По этой причине у полуобезьян задние части подошв часто ороговевшие. Волосатые пятки доказывают крайне редкое использование опоры на всю стопу (Gebo, 1992). Полная плантоградия, означающая использование для опоры всей стопы, свойственна только человеку и африканским понгидам. Это означает, что ранее — 7 млн лет назад — уже началась адаптация к бипедальности и использованию опоры на всю

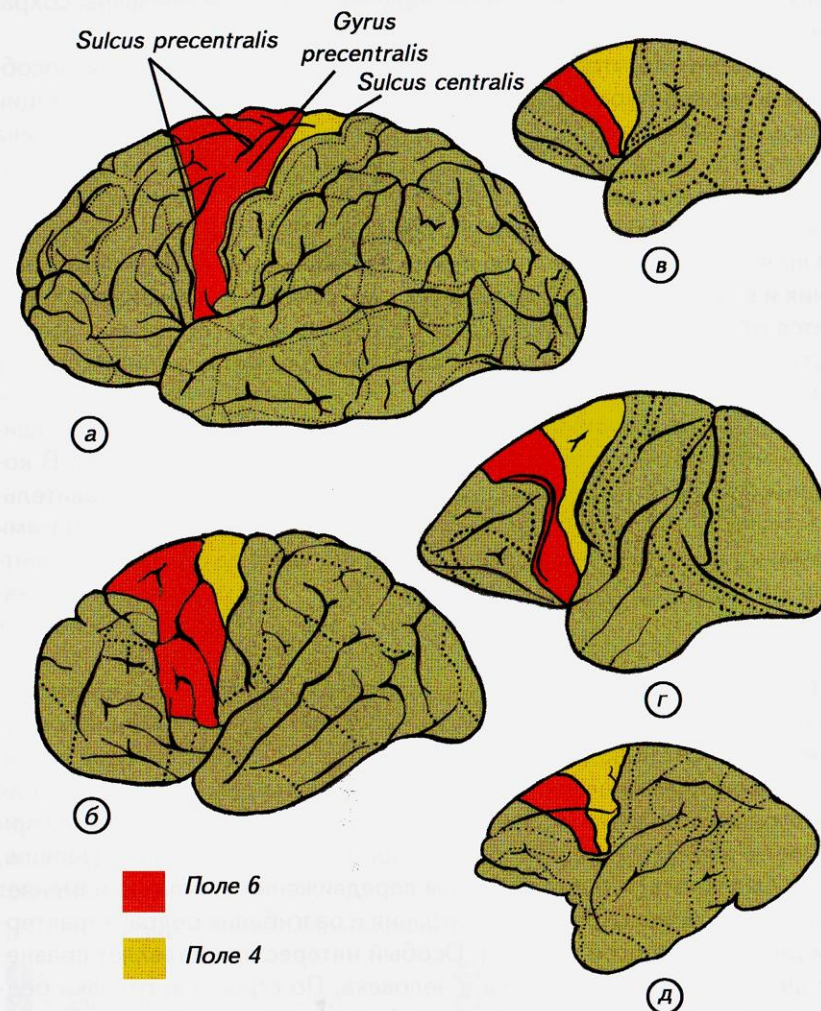


Рис. 39. Организация полей предцентральной извилины мозга обезьян и человека (по данным разных авторов).

а — человек; б — шимпанзе (*Pan troglodytes*); в — игрунка (*Callithrix jacchus*); г — зелёная мартышка (*Cercopithecus callithricus*); д — кошачий лемур (*Lemur catta*). У приматов относительные размеры предцентральной моторной области больше, чем у человека. Поля обозначены цветом на непропорционально увеличенных рисунках латеральной поверхности мозга. Подполя не указаны.

стопу. Современные африканские человекообразные обезьяны сохранили следы этой адаптации как плантографию стопы.

Надо отметить, что у человека появилось ещё несколько приспособлений в мускулатуре конечностей, свидетельствующих об адаптации к передвижению в воде. Передняя большеберцовая мышца человека разделяется на два сухожилия, которые прикрепляются к нижнему отделу медиальной поверхности клиновидной кости и I плюсневой кости. Для приматов обычно присуще более верхнее разделение сухожилия, что приводит к формированию двубрюшной мышцы. Аналогичны изменения и в прямой мышце бедра: у высших обезьян и человека она начинается от подвздошной кости двумя сухожильными головками. Эти перестройки являются не столько следами древесной жизни предков гоминид, сколько адаптациями к прибрежному передвижению. Ноги гоминид при явном упрощении функций усложнили координацию движений и контроль за позиционированием нижних конечностей. В конечном счёте это не только сохранило, но и развило представительство стопы в полушариях головного мозга. По сравнению с приматами у гоминид стало намного больше сенсорных центров стопы в постцентральной извилине. Значит, у гоминид активно эволюционировал механизм обработки механорецепторной информации, передающейся от ног

рис. 40–42.

Следует отметить, что бипедальность повышает не только эффективность перемещений, но и требования к координации движений и мозжечковому контролю за положением тела. Эта сложная система управления движениями ног достаточно консервативна для её использования в эволюционном анализе. Занимательные сведения были получены при изучении двуногой и четвероногой локомоции у шимпанзе (Jenkins, 1972). Оказалось, что при двуногом передвижении шимпанзе изменяет ориентацию таза, сохраняя тип сгибания и разгибания бедра, характерный для четвероногой походки. Особый интерес представляет сравнение шимпанзе, австралопитека и человека. По строению головки бедренной кости удалось установить, что *Australopithecus robustus* обладал вертикальной экскурсией бедра, у шимпанзе превалировало отводящее движение бедренной кости, а у современного человека — приводящее. Если это так, то австралопитеки явно передвигались не по ровному бушу, а по сложным поверхностям, требующим контролируемого опускания стопы с тактильной рецепцией поверхности. Невидимое дно водоёмов предъявляло именно такие требования к конечностям.

Особое внимание следует уделить механизмам кровоснабжения головного мозга при четвероногом и бипедальном перемещении. На первый взгляд кажется, что бипедальность должна приводить к массе негативных последствий, о которых любят рассказывать на лекциях по

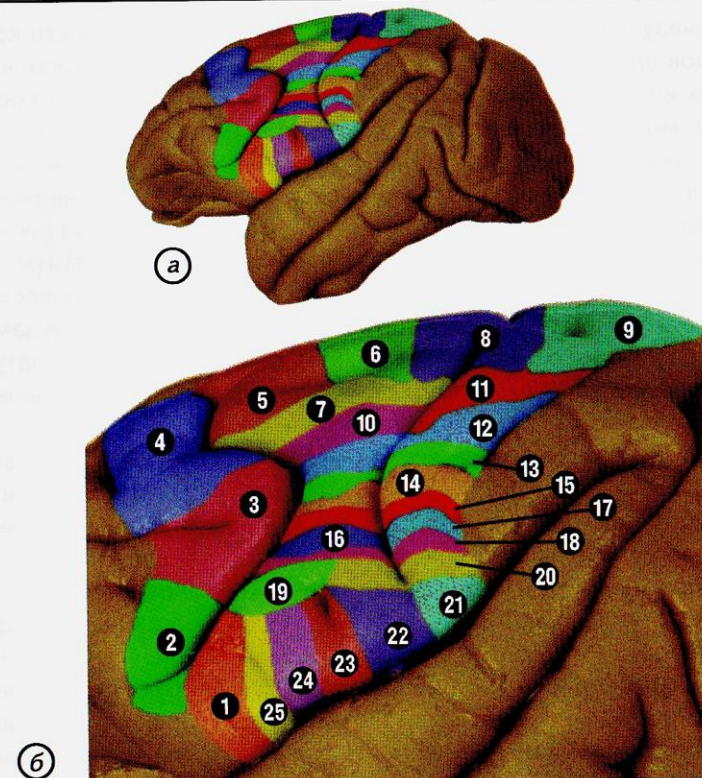


Рис. 40. Экспериментально установленные сенсомоторные центры мозга зелёной мартышки (*Cercopithecus callithricus*) (по данным разных авторов).

а — общий вид мозга; б — увеличенный участок с сенсомоторными полями.

- | | |
|---|-------------------------------|
| 1 — язык; | 13 — лучезапястный сустав; |
| 2 — движение глаз в сторону; | 14 — пальцы руки; |
| 3 — движение глаз и головы в ипсилатеральную сторону; | 15 — указательный палец руки; |
| 4 — движение глаз и головы в контралатеральную сторону; | 16 — мышцы глазного яблока; |
| 5 — бедро; | 17 — большой палец руки; |
| 6 — колено; | 18 — поднимание угла рта; |
| 7 — голеностопный сустав; | 19 — движение языка вверх; |
| 8 — большой палец ноги; | 20 — оттягивание угла рта; |
| 9 — остальные пальцы ноги; | 21 — оттягивание языка назад; |
| 10 — запястный сустав; | 22 — раскрытие рта; |
| 11 — движение плеча назад; | 23 — жевательные движения; |
| 12 — локтевой сустав; | 24 — движения глотки; |
| | 25 — движения гортани. |

антропогенезу. Специальное исследование кровенаполняемости крупных сосудов при четвероногим и двуногим движением было выполнено на собаках и человеке (Abitbol, 1989). Оказалось, что у собаки кровоснабжение мозга не зависит от положения тела. Когда псина стоит на задних лапах и лижет вам лицо, её мозг снабжается кровью так же хорошо, как и в случае четвероногой позиции. У человека кровоснабжение мозга в выпрямленном положении адекватно таковому в позе покоя. Зато при передвижении на четвереньках у человека наблюдается резкое уменьшение поступления крови к мозгу, но увеличивается кровоснабжение конечностей. Это означает, что бипедальность привела к заметному перераспределению кровоснабжения от скелетной мускулатуры к головному мозгу. Иначе говоря, бипедальность создала отличные условия для эволюции центральной нервной системы.

Для понимания эволюции мозга человека необходимо отметить важнейшие изменения в мотивации поведения древних приматов, которые стали следствием решения пищевых задач. Впервые в эволюции млекопитающих возник переизбыток высококалорийной пищи. В идеальных условиях сформировались две основные тенденции поведения: усложнение внутривидовых взаимоотношений и нацеленность на репродуктивный успех. При этом базовым стало половое поведение. Современные бонобо иллюстрируют устройство социальной структуры приматов при превалировании сексуальных форм внутривидовых отношений. Шимпанзе этого вида вступают в сексуальные контакты всех известных типов. Самки и самцы увлечены как гомосексуальными, так и гетеросексуальными половыми связями. Свобода нравов не распространяется только на молодых созревающих самок, предназначенных доминирующим самцам. Во всех остальных случаях половые контакты произвольные и широко используются для снятия социальной напряженности в группе (De Waal, Lanting, 1997). Сексуальную свободу, демонстрируемую бонобо, у приматов и антропоидов обычно усложняют социальные отношения и ритуализация поведения. При избытке пищи иерархические взаимоотношения в стаях приматов становятся единственным способом регуляции размножения. Вполне возможно, что миллионы лет существования древних приматов в практически райских условиях способствовали возникновению бонобоподобных социальных структур и глубоко детерминировали как физиологические процессы, так и внутригрупповые связи.

В первый этап райской эволюции мозг только немного увеличился в размерах и незначительно перестроился. В основном изменились зубная система и репродуктивные циклы приматов. Без смены времён года и при постоянном избытке белковой пищи смысл в сезонной половой цикличности самок пропал. Видимо, именно эти причины сделали

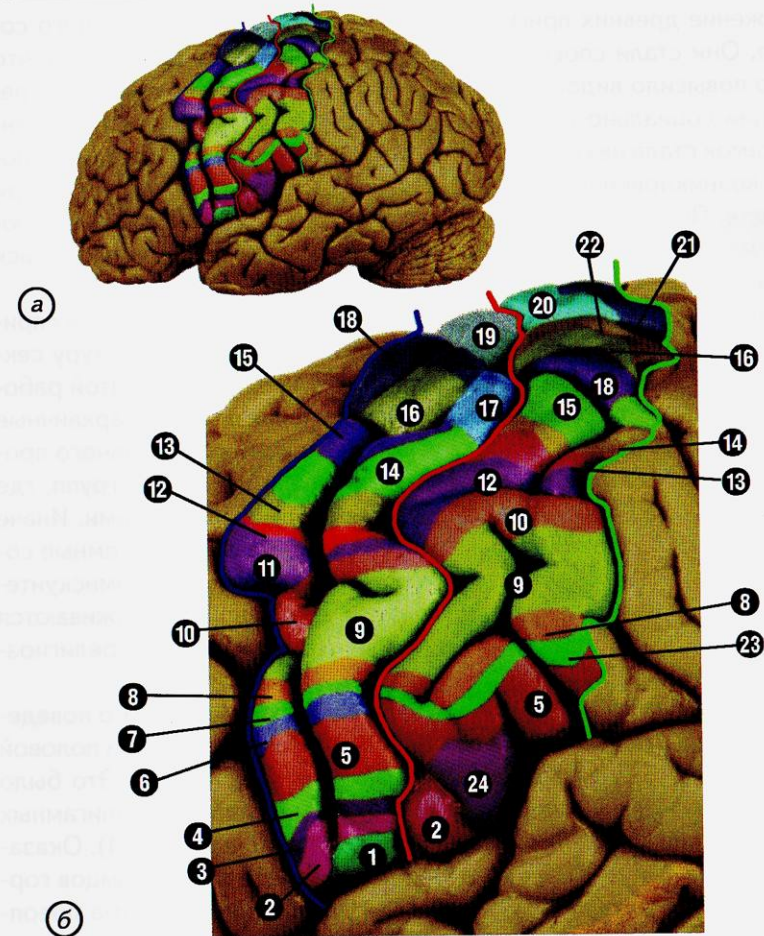


Рис. 41. Сенсомоторные центры мозга человека (по данным разных авторов). Между синей и красной линиями лежат моторные центры коры, а между красной и зелёной линиями — сенсомоторные.

а — общий вид мозга; б — увеличенный фрагмент.

- | | | |
|-------------------------|------------------------------|--------------------------|
| 1 — корень языка; | 10 — кисть; | 18 — бедро; |
| 2 — гортань; | 11 — рука от плеча до кисти; | 19 — пальцы ноги; |
| 3 — нёбо; | 12 — плечо; | 20 — большой палец ноги; |
| 4 — нижняя челюсть; | 13 — лопатка; | 21 — четыре пальца ноги; |
| 5 — язык; | 14 — грудь; | 22 — стопа; |
| 6 — нижняя часть лица; | 15 — живот; | 23 — лицо; |
| 7 — верхняя часть лица; | 16 — голень; | 24 — глотка. |
| 8 — шея; | 17 — колено; | |
| 9 — пальцы руки; | | |

размножение древних приматов зависимым лишь от собственного состояния. Они стали способны размножаться в любое время года, что заметно повысило видовой репродуктивный успех. Автономизация репродукции социально изменила группы древних приматов. Конкуренция за самок стала не сезонной, а постоянной. Появились жёсткие основы для возникновения долговременных социальных структур внутри сообществ. Поскольку самки могли быть готовы к размножению в любое время года, иерархия отношений должна была поддерживаться постоянно.

Специальное сравнительное исследование спаривания у высших приматов позволяет отчасти реконструировать возможную структуру сексуальных отношений у гоминид (Mansperger, 1990). На базе этой работы было сделано вполне вероятное предположение о том, что архаичные системы репродукции представляли собой вариант «селективного промискуитета». Он состоит в существовании мультисамцовых групп, где жизнь устойчивых пар была ограничена несколькими месяцами. Иначе говоря, в райский период сформировались небольшие полигамные сообщества австралопитеков с признаками «селективного промискуитета». Черты данной модели репродуктивных отношений прослеживаются и у современного человека, но они подавляются культурно-религиозными ограничениями.

Полигамность крайне важна для начала эволюции полового поведения. Дело в том, что у полигамных видов проявляется бóльший половой диморфизм на уровне головного мозга, чем у моногамных. Это было показано при сравнительном исследовании гипоталамуса полигамных (горных) и моногамных (степных) полёвок (Shapiro et al., 1991). Оказалось, что переднебентральное перивентрикулярное ядро у самцов горных полёвок отсутствует, а объём ядер полового диморфизма преоптической области больше, чем у самок. Таких различий между самками и самцами у степных полёвок найдено не было. Следовательно, полигамные сообщества австралопитеков создавали благоприятные условия как для развития половой конкуренции, так и для накопления ярких половых различий между самками и самцами.

Второй этап райского периода продолжался около 3—4 млн лет. В это время сложился архетип нижних конечностей, сохранившийся до сих пор. Такие морфологические перестройки медленно разрушали те идеальные условия праздного существования, которые привели к редукции зубов и возникновению иерархической социальной структуры у древних приматов. По каким-то причинам пищи становилось меньше, и архаичные антропоиды были вынуждены перемещаться на значительные расстояния. Вероятно, нашим далёким предкам приходилось постоянно мигрировать вслед за сменой мест размножения рыбы и насживания

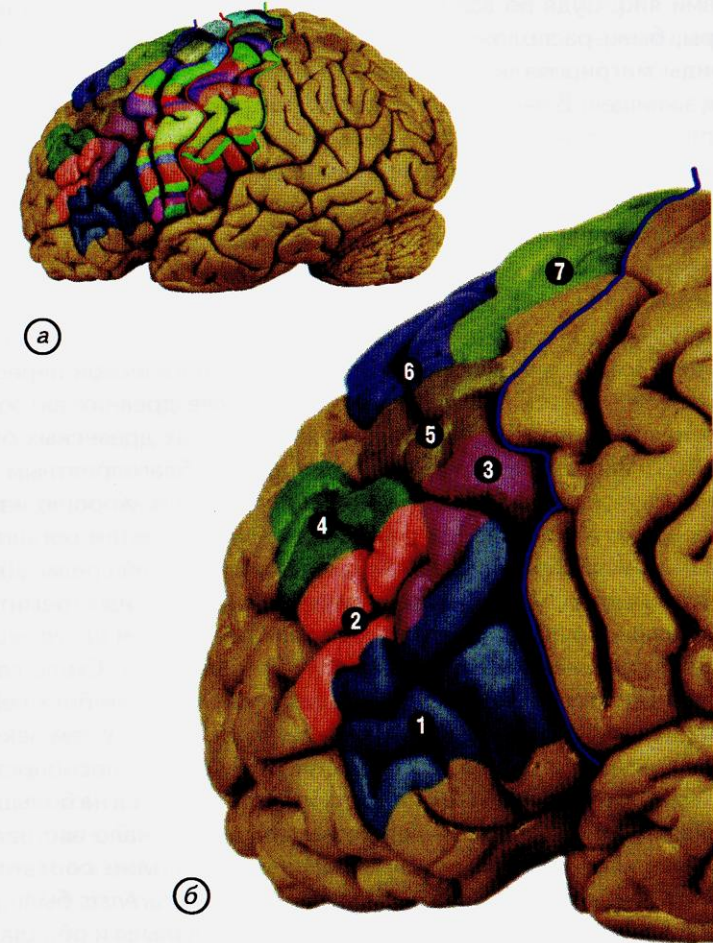


Рис. 42. Сенсомоторные центры лобной области мозга человека (по данным разных авторов).

а — общий вид мозга; б — увеличенный фрагмент.

- | | |
|--|--|
| 1 — моторное речевое поле, или зона Брока; | 5 — тонус конечностей с противоположной стороны тела; |
| 2 — поле контроля за согласованными движениями; | 6 — сочетанное вращение тела; |
| 3 — координация движений глаз; | 7 — контроль за движением глаз и головы в противоположную сторону, статика головы. |
| 4 — поле слежения за объектом и центр контроля движений глаз, связанные с вниманием; | |

птицами яиц. Судя по всему, зоны кладки икры рыбами, как и птичьими базарами, были расположены на больших пространствах. Древние антропоиды мигрировали по гигантскому пищевому полю, передвигаясь вслед за пищей. В настоящее время так мигрируют по горным массивам Северной Америки колибри. Они питаются нектаром и перемещаются как по склонам гор, так и вслед за весенне-летне-осенним цветением растений. Вполне возможно, что на определённом этапе эволюции архаичных антропоидов возникла острая необходимость в подобных миграциях за привычными источниками питания. Любые расстояния энергетически выгоднее преодолевать на двух конечностях, что доказывает эволюция птиц и динозавров. Древние приматы пошли тем же путём. Это привело к удлинению и глубокой морфологической перестройке нижних конечностей, поэтому даже у наиболее древних антропоидов строение стопы заметно отличается от настоящих древесных обезьян.

Надо отметить, что бипедальность была не благоприятным эволюционным приобретением, а узкой специализацией. Хорошо известно, что именно глубокая специализация по одной из систем органов является залогом вымирания вида при смене окружающей среды. Двуногие архаичные антропоиды были явными кандидатами на стремительное исчезновение. Специализация на уникальном пищевом ресурсе спровоцировала редукцию зубов и развитие бипедальности. Столь глубокие структурные перемены привели к катастрофе и гибели большей части специализированных архаичных антропоидов. Вместе с тем некоторые группы выжили благодаря развитой бипедальности и способности с минимальными энергетическими затратами перемещаться на большие расстояния. Именно одна из этих групп могла дать начало австралопитекам. Организация ранних австралопитеков вполне соответствует перечисленным выше задачам. *Australopithecus afarensis* были ростом от 100 до 140 см, массой тела около 30 кг, бипедальны и обладали развитыми руками. О гоминидном развитии головного мозга не могло быть и речи. Мозга массой 350–400 г вполне достаточно для решения примитивных задач следования за знакомой и обильной пищей.

Таким образом, около 4,5 млн лет назад по вполне понятным биологическим причинам возникла группа двуногих приматов, неспешно следовавшая за исторически сложившимся пищевым ресурсом. Переходная среда, в которой возникли предпосылки к бипедальности и специализации верхних конечностей, не уникальна. Предполагаемый набор природных условий возникновения архаичных антропоидов тривиален и мог неоднократно возникать в биологической истории Земли. Не исключено, что бипедальные динозавры и птицы могли сформироваться в аналогичной ситуации, поэтому происхождение двуногих млекопитающих

не выглядит неким уникальным феноменом. Скорее наоборот — обычный этап глубокой специализации группы приматов, перешедших на калорийный и доступный источник питания. Когда пищи стало меньше, антропоиды начали мигрировать вслед за ней или искать другие пищевые ресурсы. В это время многие группы вымерли, а часть антропоидов вернулась к жизни на деревьях и в лесу. Видимо, именно тогда возникли «эволюционно-неврологические консервы» в виде орангутанов, шимпанзе и горилл, которые могли отделиться от гоминидной линии ещё 7–9 млн лет назад. Их повторное возвращение к обитанию в лесу перестроило череп и зубную систему. Однако мозг не упрощается, хотя и используется у человекообразных обезьян далеко не полностью.

В мозге современного человека и приматов можно найти многочисленные свидетельства тех далёких событий. Если рассматривать тонкие особенности двигательной активности и моторной памяти, то надо обратиться к лобным долям полушарий переднего мозга *рис. 39, 42*. По традиции лобными долями называют ростральный участок полушарий переднего мозга, расположенный впереди от центральной, или роландовой борозды (*sulcus centralis, Rolandi*). С анатомической точки зрения это совершенно верное выделение лобных долей (Савельев, 2005а). Вместе с тем цитоархитектоническое исследование коры мозга человека и приматов предполагает более дробное деление неокортекса. Лобная доля в соответствии с цитоархитектонической номенклатурой подразделяется на две части. Задняя часть представлена узкой полоской, протянувшейся от теменного полюса мозга до рострального края височной доли. Участок, расположенный между центральной (*sulcus centralis, Rolandi*) и предцентральной бороздами (*sulcus precentralis*), носит название предцентральной извилины (*gyrus precentralis*) *рис. 41, 42*. Анатомы включают предцентральную извилину в лобную долю, а гистологи выделяют в самостоятельный отдел неокортекса. Эти различия во взглядах на строение лобной доли обусловлены цитоархитектонической структурой предцентральной извилины. Предцентральная извилина является исключительно двигательной областью коры. Она включает в себя множество моторных центров, контролирующих большую часть мускулатуры (Савельев, 2005а). Такая функциональная особенность сказывается на организации клеток, формирующих слои коры. В состав предцентральной извилины входят два поля — 4 и 6 *рис. 41, 42*. Оба поля агранулярны, что проявляется в утончении II и IV слоёв коры. Именно в этой области В.А. Бец описал гигантские пирамидные клетки, специфичные для двигательных полей переднего мозга. Столь яркое цитоархитектоническое отличие этих полей от соседних участков коры логично выделило предцентральную извилину

в самостоятельную структуру, называемую предцентральной долей (lobus precentralis).

События тех далёких времён сохранились не только в конструкции головного мозга, но и в поведении. Очень интересно сравнение поведения пигмеев, ещё не испорченных цивилизацией, и высших приматов. Специальное исследование этого вопроса показало, что мужчины из племени пигмеев эфе большую часть времени проводят среди представителей своего пола, предпочитая ближайших родственников, а женщины регулярно переходят в другие патрикланы (Bailey, Aunger, 1990). В работе подтверждены традиционные этнографические представления о вирипатрилокальности пигмеев эфе. Однако самое интересное состоит в том, что авторы показали применимость к пигмеям эфе модели филопатрии самцов и дисперсии самок, которая была разработана для описания межгрупповых переходов у высших приматов. Иначе говоря, естественные группы современных людей сохранили не только основную конструкцию мозга, но и архаичную систему социальных отношений, иногда замаскированную цивилизацией.

Мозг архаичных приматов был приспособлен для невероятно точной координации движений, охватывающей всё тело в соответствии с мозговым представительством. Максимально развиты оказались участки коры, обеспечивающие именно движение кистей и пальцев *рис. 41, 42*. Столь специализированная система управления моторной активностью известна только у приматов и человека. Для нашего исследования особенно важно то, что моторные центры являются наиболее древним образованием неокортекса полушарий переднего мозга современного человека. Нейробласты двигательных полей первыми дифференцируются в процессе эмбрионального развития, что характерно для наиболее филогенетически древних структур. Это подтверждает и динамика миелинизации отростков нейронов предцентральной извилины у человека. Ещё в работах П. Флексига была показана ранняя миелинизация волокон белого вещества мозга, подходящих именно к моторной области коры (Flechsig, 1920). На древность происхождения моторных областей неокортекса указывают и сравнительно-цитоархитектонические исследования. Сравнение мозга высших приматов и лиссэнцефальных (лишённых борозд и извилин) обезьян показало, что даже отсутствие центральной борозды (sulcus centralis, Rolandi) не влияет на чёткость цитоархитектонических границ моторных полей *рис. 39–42*.

Эти данные позволяют сделать один очень важный для понимания эволюции архаичных антропоидов вывод. Совершенно ясно, что моторные области неокортекса сформировались у наших далёких предков одними из первых. Они возникли именно для централизованного управ-

ления сложными движениями. На это указывают многочисленные патогенетические данные. При отсутствии у новорождённых моторной коры наиболее грубые двигательные рефлексы обычно сохранены и со временем даже усложняются (Волохов, 1968). При этом точная координация движений оказывается безвозвратно утраченной. Очевидно, тонкие манипуляторные движения рук стали контролироваться именно корой, а не подкорковыми образованиями. Следовательно, необходимость в тонкой координации движения рук сформировалась уже после перехода архаичных антропоидов к наземному образу жизни. Тонкие манипуляции руками довольно рано приобрели латерализацию. По мнению ряда авторов, уже древнейшие австралопитеки использовали преимущественно правую руку, хотя такие утверждения и не бесспорны (Spennemann, 1985).

Следует особо подчеркнуть, что моторные центры лобной доли сформировались как сенсомоторный аппарат. На это указывает онтогенез цитоархитектонической структуры неокортекса в полях 4 и 6. Неокортикальные границы поля 4 чётко обособляются на 20–22-й неделе внутриутробного развития человека. В этот период формируются основные слои коры и происходит первичная дифференцировка нейробластов. Лучше всего выражены слои гигантских пирамид и гранулярный афферентный IV слой. Поле 6 цитоархитектонически выделяется только к 23–25-й неделе развития и также содержит выраженный гранулярный афферентный IV слой. Лишь спустя год после рождения начинается изменение морфологии нейронов в полях 4 и 6 моторной коры. В обоих полях IV слой постепенно становится агранулярным, как во всех моторных полях неокортекса взрослого человека. Единственным существенным различием между этими двумя полями становятся гигантские пирамидные клетки (клетки Беца), локализованные в поле 4. Следовательно, моторные поля лобной области человека и приматов сформировались из сенсомоторных архаичных центров, признаки которых сохранены в индивидуальном развитии. Эта точка зрения подтверждается структурной организацией сенсомоторных центров коры низших млекопитающих.

В коре насекомоядных, грызунов и сумчатых в поле 4 наряду с гигантскими пирамидными клетками присутствует и гранулярный IV слой. Физиологические эксперименты на представителях этих групп показывают, что существует частичное перекрытие сенсорного и моторного представительства в коре. Даже у человека есть переходные зоны между моторными и сенсомоторными областями, описанные как поле 3/4, или поле 67 (Филимонов, 1974; Vogt C., Vogt O., 1941). Эти цитоархитектонические данные подтверждены в экспериментах по раздражению током

передней и задней центральных извилин (Пенфилд, Джаспер, 1958). Экспериментально доказано, что двигательный эффект проявляется в 80% случаев при раздражении передней и в 20% — при раздражении задней центральной извилины. У человекообразных обезьян перекрытие сенсорных и моторных областей больше, чем у человека, а у мартышек достигает 30–40%. Следовательно, сенсомоторная система у архаичных предков человека играла огромную роль. Востребованность сложного сенсомоторного аппарата при поиске невидимой пищи в водоёмах оказалась выше, чем в кроне деревьев. В связи с этим увеличилось представительство сенсомоторного анализатора в неокортексе и возникла внутренняя дифференциация полей.

Поиск даже обильной пищи в мелководных водоёмах, дельтах рек или затапливаемых пещерах предполагает развитость как сенсорных, так и моторных центров. Когда архаичный антропоид заходил в воду, он был вынужден использовать нижние конечности для передвижения, а верхние для поиска пищи. Передвигаясь на ногах, антропоиды должны были ощупывать стопой нижних конечностей дно водоёма и постоянно корректировать положение тела. Примерно так передвигаются в глубокой воде современные носачи, обитающие на острове Калимантан. Они заходят в воду выше пояса, поднимают руки над водой и очень осторожно переставляют ноги. Дна не видно, и им приходится полагаться на механорецепторы стопы и умение реконструировать рельеф грунта. Приблизительно так двигались и архаичные антропоиды. Сенсомоторный аппарат ног сложился у них не для примитивного линейного перемещения в травянистом буше, в который обычно помещают предков человека. Если бы ноги антропоидов были нужны только для миграций, то при возникновении бипедальности у приматов появилось бы копыто или перепонки пальцев, как у динозавров. Большая, чувствительная кожная стопа для дальних перемещений не пригодна. Однако она остро необходима для ощупывания изменчивого субстрата, по которому осторожно перемещались наши далёкие предки. В связи с этим у человека так масштабно представлены как моторные, так и сенсорные поля, обслуживающие стопу *рис. 41, 42*. Совершенные поля управления стопой в неокортексе человека и обезьян не идут ни в какое сравнение с ограниченным представительством лап и копыт животных, обитающих на равнинах.

Складывается странная ситуация. В травянистом буше совершенствования особых механорецепторов стопы не требуется. Перемещение по относительно однородной почве не вызывает необходимости в развитии как рецепторной системы, так и его мозгового представительства. Этот вывод подтверждает мозг копытных и зайцеобразных. В этих груп-

пах разделения постцентральной области на поля не обнаружено. Даже в неокортексе хищных выделение двух сенсомоторных полей в постцентральной области весьма дискуссионно. У низших приматов постцентральная область столь же однородна, как и у копытных. Это не мешает ни низшим приматам, ни кошачьим прекрасно передвигаться в кронах деревьев. Следовательно, ни для открытых пространств, ни для крон деревьев аналитический сенсомоторный аппарат постцентральной области головного мозга не нужен. Тем не менее в гирифицированном мозге высших приматов мы видим пять специализированных полей, которые явно сложились не в буше и не на деревьях. Они отсутствуют у разных видов животных, оптимально приспособленных к обитанию в лесу и на полуоткрытых пространствах. Многие исследователи считают, что бипедальность архаичных антропоидов возникла в связи с переходом к обитанию в буше. В этом случае можно было бы ожидать у австралопитеков пальцехождения или формирования копыт. Для поиска корешков пригодилось бы обоняние и роющий пяточок поросёнка. Эти метаморфозы австралопитеков привели бы к развитию зрения и обоняния, а не сенсомоторной коры.

На перечисленные противоречия обращал пристальное внимание ещё Я.Я. Рогинский. Пытаясь объяснить морфологические особенности строения тела современного человека, он был вынужден допускать бесконечное продолжение связи ранних гоминид с «древесной средой» и сокращать чисто наземный образ жизни человека до нескольких миллионов лет. Не видя никакой биологической логики в эволюции человека, Я.Я. Рогинский допускал очень раннее появление общественной жизни и производство орудий. Ещё в 60-е годы прошлого столетия Я.Я. Рогинский не мог найти реальных причин для того, чтобы «...растянуть на многие десятки миллионов лет существование животных, которые стояли бы на уровне примитивных антропоморфных, жили бы вне леса, передвигались на двух ногах и не умели ещё изготавливать орудия» (Рогинский, 1969, 1978). Именно такой образ жизни вели предки австралопитеков, перешедшие к добыче пищи в мелководных водоёмах и на птичьих базарах. В «райской» переходной среде вынужденно возникла бипедальность, изменилось строение стопы, кисти и сложились новые поля в коре мозга.

Эти выводы подтверждает корковое представительство рецепторов от разных участков поверхности тела. У человека самые большие участки коры получают сенсорные сигналы от рук и стоп. Сенсомоторное представительство стопы у человека выражено лучше, чем у приматов. Иначе говоря, в кроне деревьев и в травянистом буше требования к сенсомоторному аппарату стопы ниже, чем при передвижении по дну водоёма.

Под слоем воды не видно препятствий, а поверхность грунта весьма изменчива. У двуногих архаичных антропоидов рецепторный аппарат стопы должен был стать ключевым контроллером движения. От него поступали сигналы в мозг: куда и как перемещать конечности и где будет находиться центр тяжести. При таком использовании рецепторного аппарата стопы необходимо не только ощущать, но и предугадывать возможные изменения поверхности дна. Это предъявляет дополнительные требования как к первичной сенсомоторной коре, так и к ближайшим ассоциативным центрам. По этой причине у человека необъяснимо велики сенсомоторное поле стопы и его ассоциативные связи с лобной и теменной долями неокортекса.

Аналитическая система стопы человека эволюционировала в основном благодаря неокортексу. Процесс начался ещё в эпоху расцвета проконсулов. Мы можем судить о значении аналитического аппарата ног по современным мартишкам. У них существует отдельное представительство большого пальца ноги, остальных пальцев и голеностопа рис. 39–42. По-видимому, у мартишек сохранилась архаичная организация в неокортексе. У человека это представительство менее дифференцировано, но весьма значительно. Интересно отметить, что рефлекс Бабинского не даёт существенных различий между человеком и приматами. Рефлекс состоит в том, что при раздражении стопы новорождённого большой палец осуществляет тыльное сгибание, а остальные пальцы — подошвенное. Этот рефлекс наблюдается даже у недоношенных детей. Рефлекс Бабинского проявляется в течение полугода после рождения, а затем постепенно исчезает. Существуют варианты этого рефлекса, но через 9–10 мес после рождения преобладающей реакцией становится подошвенное сгибание всех пальцев ноги.

Долго считалось, что рефлекс Бабинского является филогенетическим отголоском древней приматной адаптации. На этом основании строили целые теории происхождения бипедальности человека и вели ожесточённые научные дискуссии. Затем, по недосмотру, кто-то проверил рефлекс Бабинского у обезьян. Выяснилось, что у обезьян тыльного сгибания большого пальца при раздражении подошвы ноги нет. Смелые гипотезы остались в истории науки, а несовпадение реакций стопы у человека и обезьян свидетельствует о различных путях приспособления. Вероятно, рефлекс Бабинского является дополнительным свидетельством того, что адаптивная специализация стопы архаичных гоминид сложилась не на деревьях, а в полуводной среде, где сенсорная чувствительность кожи стопы была важна.

Подводя итог реконструкции первого этапа эволюции мозга архаичных антропоидов, можно сделать несколько заключений. Наиболее

важен вывод о продолжительности первого периода. Судя по сохранившимся остаткам черепа наиболее древних приматов, можно предположить, что эпоха перехода на калорийную и нежную пищу началась около 25 млн лет назад. Признаки редукции зубной системы египтопитека (*Aegyptopithecus zeuxis*) и проконсула (*Proconsul africanus*) косвенно подтверждают это предположение рис. 31, 32. Видимо, калорийная пища и своеобразная среда обитания привлекали множество разных приматов, не имеющих никакого отношения к эволюции антропоидов. В неглубоких водоёмах, где вода была немного выше пояса стоящих вертикально антропоидов, сложилась своеобразная переходная среда. Венцом «райского» периода стали наиболее древние австралопитеки. Их зубная система была безнадежно редуцирована, а бипедальность доказана. Австралопитеки передвигались на значительные расстояния вслед за возникавшей сезонностью размножения рыб и птиц. Вынужденная миграция за пищей сказалась только на нижних (задних) конечностях. Бипедальность стала единственным достижением примерно за 10–15 млн лет обитания в полуводной среде и при изобилии пищи. С одной стороны, передвижение в мелководье вынуждало постоянно сохранять бипедальность, в чём не сомневаются большинство исследователей (Morgan, 1990; Richmond, Strait, 2000). Задние конечности обеспечивали перемещение в неглубокой воде или среди гнёзд птиц, а верхние (передние) — сбор и удержание пищи. С другой стороны, такая переходная среда создавала предпосылки для развития головного мозга.

Для сбора пищи даже в условиях изобилия потребовалось увеличение сенсомоторных центров неокортекса, поэтому у современных человекообразных обезьян мы видим относительно большие моторные поля, чем у человека. Почти все современные приматы могут в случае необходимости передвигаться на ногах и переносить в руках небольшое количество предметов. В целом для перехода в новую среду древним приматам, кроме расширения управляемости руками, никаких дополнительных качеств не потребовалось. Они использовали тот потенциал, который сложился при обитании на деревьях. В этой ситуации мозг почти не усложнился и только немного увеличился. Переизбыток пищи избавил наших далёких предков от необходимости использовать интеллект. Мозг развивался преимущественно для решения вопросов размножения и внутривидовых взаимоотношений. Сформировалось сообщество «селективного промискуитета» австралопитеков, похожее на семейные отношения современных бонобо. Причиной возникновения больших групп австралопитеков были избыток природных ресурсов и снижение пищевой конкуренции.

Одним из основных следствий таких идеальных условий становится репродуктивный успех вида. Любое биологическое процветание реализуется в увеличении числа потомков конкретного вида. В райской среде снимается ограничение сезонности размножения и должен уменьшаться интервал между родами. Исследование интервалов между родами у человека и антропоидов подтвердило это предположение (Galdikas, Wood, 1990). Для сравнения с высшими приматами было выбрано одно из племён Новой Гвинее, где воспроизводство новых *Homo sapiens sapiens* не обременено культурными и религиозными традициями. Оказалось, что интервалы между родами для людей составляли $43,3 \pm 1,0$ мес, для горилл — $45,5 \pm 1,2$ мес, для шимпанзе — $66,6 \pm 1,3$ мес, а для орангутанов — $92,6 \pm 2,4$ мес. Следовательно, человек в природной среде обитания и при наличии непрерывных сексуальных контактов имеет самый короткий интервал воспроизводства. Такая частота родов свидетельствует о длительном периоде интенсивного воспроизводства при отсутствии пищевых ограничений райской среды обитания.

Вполне понятно, что поводов для развития интеллекта в условиях райской жизни не возникало. Мозг стал увеличиваться в других условиях, когда пищевые ресурсы праздных австралопитеков стали подходить к концу. Окончание пищевого рая примерно известно из климатических и палеоботанических исследований. Так, анализ пыльцы, взятой из всех слоёв костеносной брекчии пещеры Макапансгат в Южной Африке, где обитали австралопитеки, показал неоднократные изменения климата. Следовательно, около 3 млн лет назад райская климатическая система стала разрушаться, а отголоски этих событий докатились до Южной Африки (Cadman, Rayner, 1989). Интересно отметить, что исследованные в этой работе стоянки *Australopithecus africanus* были расположены в лесах или на их границах. О жизни в саванне речь не шла даже полтора миллиона лет после появления первых австралопитеков.



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амунц В.В. Цитоархитектоника ретикулярной формации ствола мозга некоторых млекопитающих // Структура и функция ретикулярной формации и её место в системе анализаторов. — М., 1959.
- Бунак В.В. Современное состояние проблемы эволюции стопы у предков человека // Палеолит Крыма. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Вып. 3. — С. 357—387.
- Бунак В.В., Герасимова М.М. Верхнепалеолитический череп Сунгирь-1 и его место в ряду других верхнепалеолитических черепов // Сунгирь. Антропологическое исследование. — М.: Наука, 1984. — С. 14—99.
- Бушан Г. Человек. Популярный курс антропологии: Пер. с нем. — СПб.: Вестник знания, 1912.
- Волохов А.А. Очерки по физиологии нервной системы. — Л.: Медицина, 1968.
- Герасимова М.М. Верхнепалеолитический череп Сунгирь-1 и его место в ряду других верхнепалеолитических черепов // *Homo sungirensis*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. — М.: Научный мир, 2000. — С. 158—174.
- Дробышевский С.В. Ранние этапы эволюции человека // Как человек заселил планету земля. — М.: Фонд содействия охране памятников археологии «Археологическое наследие», 2006. — С. 254—267.
- Дробышевский С.В. Эволюция мозга человека. — М.: ЛКИ, 2007.
- Зубов А.А. Палеоантропологическая родословная человека. — М.: Ин-т этнол. и антропол. РАН, 2004.
- Клейн Л.С. История антропологических учений. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2014.
- Кононова Е.П. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижняя фронтальная извилина у взрослого человека // Тр. Ин-та мозга. — М.—Л.: Биомедгиз, 1935. — Вып. 1. — С. 49—118.
- Кононова Е.П. Лобная область большого мозга. — Л.: Гос. изд-во мед. лит., 1962.
- Кочеткова В.И. Объём мозга палеолитического человека со стоянки Маркина Гора // Вопр. антропол. — 1965. — Вып. 20. — С. 23—46.

- Кочеткова В.И. Палеоневрология. — М.: Изд-во МГУ, 1973.
- Пенфилд В., Джаспер Г. Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга. — М.: Медицина, 1958.
- Поёмный Ф.А. Соотношение зрительной коры с подкорковыми зрительными центрами в филогенезе: Дис. ... канд. мед. наук. — М., 1940.
- Рогинский Я.Я. Проблемы антропогенеза. — М.: Высшая школа, 1969.
- Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. — М.: Высшая школа, 1978.
- Савельев С.В. Стереоскопический атлас мозга человека. — М.: Ареа-17, 1996.
- Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. — М.: Ареа-17, 1998.
- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. — М.: ГЭОТАР-Мед, 2001.
- Савельев С.В. Атлас мозга человека. — М.: ВЕДИ, 2005а.
- Савельев С.В. Происхождение мозга. — М.: ВЕДИ, 2005б.
- Савельев С.В. Возникновение мозга человека. — М.: ВЕДИ, 2010.
- Савельев С.В. Изменчивость и гениальность. — М.: ВЕДИ, 2012.
- Савельев С.В. Нищета мозга. — М.: ВЕДИ, 2014.
- Савельев С.В. Церебральный сортинг. — М.: ВЕДИ, 2016.
- Савельев С.В., Алифанов В.Р. Новый тип кожных дериватов у птице-тазовых динозавров из поздней юры Забайкалья // Докл. АН. — 2014. — Т. 456, № 2. — С. 251–253.
- Станкевич И.А. Вопросы эволюции коры большого мозга и ошибочная их трактовка некоторыми зарубежными авторами // Некоторые теоретические вопросы строения и деятельности мозга. — М.: Медгиз, 1960. — С. 107–121.
- Станкевич И.А., Шевченко Ю.Г. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижнепариетальная область у взрослого человека // Тр. Ин-та мозга при ЦИК СССР. — М.: Изд-во Ин-та мозга, 1935. — Вып. I. — С. 119–174.
- Филимонов И.Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. — М.: Изд-во АМН СССР, 1949.
- Филимонов И.Н. Избранные труды. — М.: Медицина, 1974.
- Фишель В. Думают ли животные? — М.: Мир, 1973.
- Фохт К. Малоголовые. — СПб.: Изд-во А. Бера и А. Тихомирова, 1873.
- Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В. Антропология. — М.: Наука, 2005.

- Шевченко Ю.Г. Нижнепариетальная область у антропоморфных обезьян // Тр. Ин-та мозга при ЦИК СССР. — М.: Изд-во Ин-та мозга, 1936. — Вып. II. — С. 155–202.
- Шевченко Ю.Г. Эволюция коры мозга приматов и человека. — М.: Изд-во МГУ, 1971.
- Abitbol M. Evolution of the lumbosacral angle // Am. J. Phys. Anthropol. — 1987. — Vol. 72, No. 3. — P. 361–372.
- Abitbol M. Variations in blood supply allocations for quadrupedal and for bipedal posture and locomotion // Am. J. Phys. Anthropol. — 1989. — Vol. 80, No. 2. — P. 239–258.
- Abitbol M. Lateral view of *Australopithecus afarensis*: primitive aspects of bipedal positional behavior in the earliest hominids // J. Hum. Evol. — 1994. — Vol. 28. — P. 211–229.
- Aiello L.C. Locomotion in the Miocene Hominoidea // Aspects of Human Evolution. — Lond., 1981. — P. 63–97.
- Albanese E., Merlo A., Albanese A., Gomes E. Anterior speech region. Asymmetry and weight-surface correlation // Arch. Neurol. — 1989. — Vol. 46, No. 3. — P. 307–310.
- Alifanov V.R., Saveliev S.V., Thereshchenko E.Yu. et al. Integument structure in ornithischian dinosaurs (Hesperospondylia, Ornithomimidae) from the Late Jurassic of Transbaikalia // Paleontol. J. — 2014. — Vol. 48, No. 5. — P. 523–533.
- Allman J.M. Evolution of neocortex // Cerebral Cortex / Eds E.G. Jones, A. Peters. — N.Y.: Plenum Press, 1990. — Vol. 8A. — P. 269–283.
- Andrews P., Harrison T., Delson E. et al. Distribution and biochronology of European and southwest Asian Miocene catarrhines // The Evolution of Western Eurasian Late Neogene Mammal Faunas / Eds R.L. Bernor, V. Fahlbush, H.W. Mittmann. — N.Y.: Columbia Univ. Press, 1996. — P. 168–207.
- Antony R. La morphologie du cerveau chez les Singes et chez l'Homme // Rev. Anthropol. (Paris). — 1917. — Vol. 27, No. 8. — P. 236–305.
- Armstrong E. Testing the hypothesis of neoteny: Development in the human brain // Am. J. Phys. Anthropol. — 1992. — Suppl. No. 14. — P. 44–45.
- Ashton E.H., Flinn R.M., Griffiths R.K., Moore W.J. The results of geographic isolation on the teeth and skull of the green monkey (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) in St. Kitts — a multivariate retrospect // J. Zool. — 1979. — Vol. 188, No. 4. — P. 533–555.

- Averianov A.O., Martin T., Lopatin A.V. et al. A tritylodontid synapsid from the Middle Jurassic of Siberia and the taxonomy of derived tritylodontids // J. Vertebr. Paleontol. — 2017. DOI: 10.1080/02724634.2017.1363767
- Bailey R.C., Aunger R. Humans as primates: The social relationships of Efe pygmy men in comparative perspective // Int. J. Primatol. — 1990. — Vol. 11, No. 2. — P. 127–146.
- Baker M.A. A brain-cooling system in mammals // Sci. Am. — 1979. — Vol. 240, No. 5. — P. 130–139.
- Barinaga M. «African Eve» backers beat a retreat // Science. — 1992. — Vol. 255, No. 5045. — P. 686–687.
- Bauchot R. L'encephalisation de Cuvier a Lapicque: «Du facteur psychique a l'indice d'encephalisation» // Rev. Quest. Sci. — 1989. — Vol. 160, No. 1. — P. 21–42.
- Berge C. How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh of *Australopithecus afarensis* // J. Hum. Evol. — 1994. — Vol. 26. — P. 259–273.
- Berger L.R., de Ruiter D.J., Churchill S.E. et al. *Australopithecus sediba*: a new species of Homo-like australopith from South Africa // Science. — 2010. — Vol. 328, No. 5975. — P. 195–204.
- Bert J. Evolution du cerveau de l'homme // Med. Trop. — 1972. — Vol. 32, No. 6. — P. 687–693.
- Boesch C., Boesch H. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park // Am. J. Phys. Anthropol. — 1989. — Vol. 78, No. 4. — P. 547–573.
- Brauer G. Ging der Neandertaler vornubergeneigt // Naturwiss. Rdsch. — 1972. — Bd 25. — S. 176–182.
- Brodmann K. Verkennen der Affenspalte bei verschiedenen Menschen rasen // Arch. Psychiatr. — 1909. — Bd 48. — S. 353–397.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D. et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa // Nature. — 2002. — Vol. 418, No. 6894. — P. 145–151.
- Cabanac M., Brinnet H. Blood flow in the emissary veins of the human head during hyperthermia // Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol. — 1985. — Vol. 54, No. 2. — P. 172–176.
- Cadman A., Rayner R.J. Climatic change and the appearance of *Australopithecus africanus* in the Makapansgat sediments // J. Hum. Evol. — 1989. — Vol. 18, No. 2. — P. 107–113.

- Campbell A.W. Histological Studies on the Localization of Cerebral Function. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1905.
- Cann R.L., Stoneking M., Wilson A.C. Mitochondrial DNA and human evolution // Nature. — 1987. — Vol. 325, No. 6099. — P. 31–36.
- Chimpanzees and Human Evolution / Eds M.N. Muller, R.W. Wrangham, D.R. Pilbeam. — Lond.: Harvard Univ. Press, 2017.
- Clark G., Henneberg M. *Ardipithecus ramidus* and the evolution of language and singing: an early origin for hominin vocal capability // Homo. — 2017. — Vol. 68, No. 2. — P. 101–121.
- Clark W.E. Le Gros On the brain of the tree-shrew (*Tupaia minor*) // Proc. Zool. Soc. Lond. — 1924. — Vol. 70. — P. 1053–1075.
- Clark W.E. Le Gros On the anatomy of the pentailed tree-shrew (*Ptilocercus lowii*) // Proc. Zool. Soc. Lond. — 1926. — Vol. 77. — P. 1179–1309.
- Cunningham D.J. The development of the gyri and sulci on the surface of the island of Reil of the human brain // J. Anat. Physiol. — 1891. — Vol. 25, No. 3. — P. 338–348.
- Darlington P.J.Jr. Group selection, altruism, reinforcement, and throwing in human evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1975. — Vol. 72, No. 9. — P. 3748–3752.
- Dean M.C. More on cool heads. Reply to Wheeler // J. Hum. Evol. — 1990. — Vol. 19, No. 3. — P. 323–325.
- De Waal F., Lanting F. Bonobo, the Forgotten Ape. — Berkeley—Los Angeles: Univ. California Press, 1997.
- Di-Poi N., Milinkovitch M.C. The anatomical placode in reptile scale morphogenesis indicates shared ancestry among skin appendages in amniotes // Sci. Adv. — 2016. — Vol. 2, No. 6. — P. 1–8. DOI: 10.1126/sciadv.1600708
- Dirks P.H., Kibii J.M., Kuhn B.F. et al. Geological setting and age of *Australopithecus sediba* from southern Africa // Science. — 2010. — Vol. 328, No. 5975. — P. 205–208.
- Ellis D.V. Proboscis monkey and aquatic ape // Sarawak Mus. J. — 1986. — Vol. 36, No. 57. — P. 251–262.
- Falk D. A consideration of the endocast of *Proconsul africanus*: implications for primate brain evolution // New Interpretation of Ape and Human Ancestry / Eds R.L. Ciochon, R.S. Corruccini. — N.Y.: Plenum Press, 1983. — P. 239–248.

- Falk D. Hominid paleoneurology // Annu. Rev. Anthropol. — 1987. — Vol. 16. — P. 13–30.
- Falk D. Evolution of the Brain and Cognition in Hominids. The sixty-second James Arthur Lecture. — N.Y.: The American Museum of Natural History, 1992.
- Falk D., Redmond J.C.Jr., Guyer J. et al. Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts // J. Hum. Evol. — 2000. — Vol. 38, No. 5. — P. 695–717.
- Filimonoff I.N. Über die Variabilität der Grosshirnrindenstruktur. Mit. I. Allgemeine Betrachtungen // J. Psychol. Neurol. — 1931. — Bd 42. — S. 210–230.
- Filimonoff I.N. Über die Variabilität der Grosshirnrindenstruktur. Mit. II. Regio occipitalis beim erwachsenen Menschen // J. Psychol. Neurol. — 1932. — Bd 44. — S. 1–96.
- Filimonoff I.N. Über die Variabilität der Grosshirnrindenstruktur. Mit. III. Regio occipitalis bei höheren und niederen Affen // J. Psychol. Neurol. — 1933. — Bd 45. — S. 69–137.
- Fittkau E.J., Reichholf J.H. Environmental stability and human evolution // Spixiana. — 1982. — Vol. 5, No. 3. — P. 323–328.
- Flatau E., Jacobson L. Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere. — Berlin: Verlag von S. Karger, 1899.
- Fleagle J.G. Primate Adaptation and Evolution. 3rd ed. — N.Y.: Acad. Press, 2013.
- Flechsig P. Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks. — Leipzig: Verlag von George Thieme, 1920.
- Franz S.I. New phrenology // Science. — 1912. — Vol. 35, No. 896. — P. 321–328.
- Franz S.I., Lashley K.S. The retention of habits by the rat after destruction of the frontal portion of the cerebrum // Psychobiology. — 1917. — Vol. 1. — P. 3–18.
- Galdikas B.M., Wood J.W. Birth spacing patterns in humans and apes // Am. J. Phys. Anthropol. — 1990. — Vol. 83, No. 2. — P. 185–191.
- Gebo D.L. Plantigrady and foot adaptation in African apes: implications for hominid origins // Am. J. Phys. Anthropol. — 1992. — Vol. 89, No. 1. — P. 29–58.
- Giacomini C. Una Microcephala. — Torino: Tipographia V. Verdellino, 1876.

- Godfrey L.R., Marks J. The nature and origins of primate species // Yearbook Phys. Anthropol. — 1991. — Vol. 34. — P. 39–68.
- Gomberg D.N. Functional differences of three ligaments of the transverse tarsal joint in Hominoids // J. Hum. Evol. — 1985. — Vol. 14, No. 6. — P. 553–562.
- Gratiolet L.P. Memoire sur les Plis Cerebraux de l'Homme et des Primates. — Paris: Bertrand, 1854.
- Guy F., Lieberman D.E., Pilbeam D. et al. Morphological affinities of the *Sahelantropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2005. — Vol. 102, No. 52. — P. 18836–18841.
- Hardy A. Was man more aquatic in the past? // New Sci. — 1960. — Vol. 7. — P. 642–645.
- Harrison T. The phylogenetic relationships of the early catarrhine primates // J. Hum. Evol. — 1987. — Vol. 16. — P. 41–80.
- Harrison T. Late Oligocene to middle Miocene catarrhines from Afro-Arabia // The Primate Fossil Record / Ed. W.C. Hartwig. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. — P. 311–338.
- Hofman M.A. On the evolution and geometry of the brain in mammals // Prog. Neurobiol. — 1989. — Vol. 32, No. 2. — P. 137–158.
- Hofman M.A. Brain evolution in hominids: are we at the end of the road? // Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex / Eds D. Falk, K. Gibson. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000.
- Holloway R.L. The failure of the gyrification index (GI) to account for volumetric reorganization in the evolution of the human brain // J. Hum. Evol. — 1992. — Vol. 22. — P. 163–170.
- Holloway R.L., Broadfield D.C., Yuan M.S. Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution // Anat. Rec. — 2003. — Vol. 273, No. 1. — P. 594–602.
- Holloway R.L., Broadfield D.C., Yuan M.S. Brain Endocast — the Paleoneurological Evidence. — Hoboken—New Jersey: John Wiley and Sons, 2004.
- Holloway R.L., De La Costelareymondie M.C. Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance // Am. J. Phys. Anthropol. — 1982. — Vol. 58, No. 1. — P. 101–110.

- Jackson D.S., Schmidt-Nielsen K. Countercurrent heat exchange in the respiratory passages // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1964. — Vol. 51. — P. 1192–1197.
- Jacobs B.F., Herendeen P.S. Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. — 2004. — Vol. 213, No. 1–2. — P. 115–123.
- Jacobs B.F., Kabuye C.H.S. A middle Miocene (12,2 my old) forest in the East African Rift Valley, Kenya // J. Hum. Evol. — 1987. — Vol. 16, No. 2. — P. 147–155.
- Jameson E.W. Vertebrate Reproduction. — N.Y.: John Wiley and Sons, 1988.
- Jeas F. Wie kam es zur aufrechten Gang des Menschen? // Natur Mus. (BRD). — 1972. — Bd 102, No. 5. — S. 161–172.
- Jenkins F.A.Jr. Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait // Science. — 1972. — Vol. 178, No. 4063. — P. 877–879.
- Jensen-Jazbutis G.T. Clinical-anatomical study of microcephalia vera (a microcephalic brother and sister with atrophy of the left mamillary body) // J. Hirnforsch. — 1970. — Bd 12, No. 4. — S. 287–305.
- Jungers W.L. Paleontology: These feet were made for walking // eLife. — 2016;5:e22886. DOI: 10.7554/eLife.22886
- Kermack D.M., Kermack K.A. The First Mammals // The Evolution of Mammalian Characters / Eds D.M. Kermack, K.A. Kermack. — Lond.—Sydney, 1984. — P. 48–65.
- Lanuza E., Halpern M. Afferent and efferent connections of the nucleus sphericus in the snake *Thamnophis sirtalis*: convergence of olfactory and vomeronasal information in the lateral cortex and the amygdala // J. Comp. Neurol. — 1997. — Vol. 385, No. 4. — P. 627–640.
- Lashley K.S. Brain Mechanisms and Intelligence. — Chicago: Univ. Chicago Press, 1929.
- Lashley K.S., Clark G. The cytoarchitecture of the cerebral cortex of Ateles: a critical examination with architectonic studies // J. Comp. Neurol. — 1946. — Vol. 85. — P. 223–305.
- Leakey M.G., Ungar P.S., Walker A.C. A new genus of large primate from the Late Oligocene of Lothidok, Turkana District, Kenya // J. Hum. Evol. — 1995. — Vol. 28. — P. 519–531.
- Ledogar J.A., Smith A.L., Benazzi S. et al. Mechanical evidence that *Australopithecus sediba* was limited in its ability to eat hard foods // Nat.

- Commun. — 2016. — Vol. 7, No. 10596. DOI: 10.1038/ncomms10596. www.nature.com/naturecommunications/
- Lee-Thorp J.A., Likius A., Mackaye H.T. et al. Isotopic evidence for an early shift to C₄ resources by Pliocene hominins in Chad // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2012. — Vol. 109, No. 50. — P. 20369–20372.
- Lefebvre L. Food exchange strategies in an infant chimpanzee // J. Hum. Evol. — 1982. — Vol. 11, No. 3. — P. 195–204.
- Lewin R. Species questions in modern human origins // Science. — 1989. — Vol. 243, No. 4889. — P. 1666–1667.
- Lohman A.N., Smeets W.J. Overview of the main and accessory olfactory bulb projections in reptiles // Brain Behav. Evol. — 1993. — Vol. 41. — P. 147–155.
- Manson J.H., Perry S.E. Inbreeding avoidance in rhesus macaques: whose choice? // Am. J. Phys. Anthropol. — 1993. — Vol. 90, No. 3. — P. 335–344.
- Mansperger M.C. The precultural human mating system // Hum. Evol. — 1990. — Vol. 5, No. 3. — P. 245–259.
- Martinez-Garsia F., Martinez-Marcos A., Lanuza E. The pallial amygdala of amniote vertebrates: evolution of the concept, evolution of the structure // Brain Res. Bull. — 2002. — Vol. 57. — P. 463–469.
- Masao F.T., Ichumbaki E.B., Cherin M. et al. New footprints from Laetoli (Tanzania) provide evidence for marked body size variation in early hominins // eLife. — 2016;5:e19568. DOI: 10.7554/eLife.19568
- Matsuoka H., Kusuhashi H., Corfe I.J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliomorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan // J. Vertebr. Paleontol. — 2016. — Vol. 36, No. 4. DOI: 10.1080/02724634.2016.1112289
- Mierzejewsky. Microcephales Gehirn // Arch. Psychiatr. Nervenkr. — 1874. — Bd 4. — S. 258–262.
- Morgan E. The Scars of Evolution. — Lond.: Souvenir Press, 1990.
- Murphy J.B. Note on the sulcus lunatus in the negro and white brains and its relation to the area striata // Anat. Rec. — 1910. — Vol. 4. — P. 115–163.
- Niemitz C. Biology of the Tarsiers. — Stuttgart: Gustav Fischer, 1984.
- Nieuwenhuys R. The Central Nervous System of Vertebrates. — Berlin—Heidelberg: Springer-Verlag, 1998.
- Northcutt R.G., Kaas J.H. The emergence and evolution of mammalian cortex // Trends Neurosci. — 1995. — Vol. 18, No. 9. — P. 373–379.

- Osborn H.F. The discovery of tertiary man // Science. — 1930. — Vol. 71, No. 1827. — P. 1–7.
- Pellicciotta E. Denti e dieta degli Australopithecini (Ipotesi sull'evoluzione dell'uomo) // Ann. Osp. Maria Vittoria Torino. — 1984. — Vol. 27, No. 7–12. — P. 271–281.
- Penfield W., Roberts L. Speech and Brain Mechanisms. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1959.
- Pond C. The great ape debate // New Sci. — 1987. — Vol. 116, No. 1586. — P. 39–42.
- Poynter C.W.M., Keegan J.J. A study of the american negro brain // J. Comp. Neurol. — 1915. — Vol. 25, No. 2. — P. 183–202.
- Privratsky V. Neoteny and its Role in the Process of Hominization // Anthropologie (CSSR). — 1981. — Vol. 19, No. 3. — P. 219–230.
- Radinsky L. Aegyptopithecus endocasts: oldest record of a pongid brain // Am. J. Phys. Anthropol. — 1973. — Vol. 39, No. 2. — P. 239–247.
- Rayner R.J., Masters J.C. Le jardin d'eden etait-il une foret // Recherche (Paris). — 1993. — Vol. 24, No. 259. — P. 1286–1287.
- Reiner A., Brauth S.E., Karten H.J. Evolution of the amniote basal ganglia // Trends Neurosci. — 1984. — Vol. 7. — P. 320–325.
- Richmond B.G., Strait D.S. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor // Nature. — 2000. — Vol. 404, No. 6776. — P. 382–385.
- Rose M.D. Bipedal behavior of olive baboons (*Papio anubis*) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism // Am. J. Phys. Anthropol. — 1976. — Vol. 44, No. 2. — P. 247–261.
- Rudinger N. Ein Beitrag zur Anatomie des Affensplate und Interparietalfurche beim Menschen. — Bonn, 1882.
- Ruta M., Botha-Brink J., Mitchel S.A., Benton M.J. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity // Proc. Biol. Sci. — 2013. — Vol. 280. — P. 1769. DOI: 10.1098/rspb.2013.1865
- Sarich V.M., Wilson A.C. Immunological time scale for hominid evolution // Science. — 1967. — Vol. 158, No. 3805. — P. 1200–1203.
- Schellshear J.L. The occipital lobe in the brain of the Chinese with special reference to the sulcus lunatus // J. Anat. — 1926. — Vol. 61. — P. 13–56.
- Schwartz J.H. The evolutionary relationships of man and orang-utans // Nature. — 1984. — Vol. 308, No. 5959. — P. 501–505.

- Schwartz J.H., Tattersall I. Craniodental Morphology of Genus Homo. — Hoboken—New Jersey: John Wiley and Sons, 2002.
- Shapiro L.E., Leonard C.M., Session C.E. et al. Comparative neuroanatomy of the sexually dimorphic hypothalamus in monogamous and polygamous voles // Brain Res. — 1991. — Vol. 541, No. 2. — P. 232–240.
- Shea B.T. Heterochrony in human evolution: the case for neoteny reconsidered // Am. J. Phys. Anthropol. — 1989. — Vol. 32. — Suppl. 10. — P. 69–101.
- Sillen A. L'alimentation des hommes prehistoriques // Recherche (Paris). — 1994. — Vol. 25, No. 264. — P. 384–390.
- Simons E.L. The giant aye-aye *Daubentonia robusta* // Folia Primatol. (Basel). — 1994. — Vol. 62. — P. 14–21.
- Simons E.L., Rasmussen D.T. The genetic classification of Fayum Anthropoidea // Int. J. Primatol. — 1991. — Vol. 55. — P. 163–178.
- Smith G.E. The so-called «Affenspalte» in the human (Egyptian) brain // Anat. Anz. — 1904. — Bd 24. — S. 1–74.
- Smith E.G. A new topographical survey of the human cortex, being an account of the distribution of the anatomically distinct cortical areas and their relationship to the cerebral sulci // J. Anat. Physiol. — 1907. — Vol. 41. — P. 237–254.
- Sorrells S.F., Paredes M.F., Cebrian-Silla A. et al. Human hippocampal neurogenesis drops sharply in children to undetectable levels in adults // Nature. — 2018. — Vol. 555, No. 7696. — P. 377–381.
- Spearman R.I.C., Riley P.A. The Skin of Vertebrates. — Lond.: Linn. Soc. Symp. Ser. No. 9, 1980.
- Spennemann D.H.R. On the origins and development of handedness in humans. Some remarks on past and current theories // Homo. — 1985. — Vol. 36, No. 3. — P. 121–141.
- Stevens N.J., Seiffert E.R., O'Connor P.M. et al. Palaeontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes // Nature. — 2013. — Vol. 497, No. 7451. — P. 611–614.
- Strait D.S., Grine F.E., Moniz M.A. A reappraisal of early hominid phylogeny // J. Hum. Evol. — 1997. — Vol. 32, No. 1. — P. 17–82.
- Tattersall I. The tree-shrew, *Tupaia*: a «living model» of the ancestral primate? // Living Fossils / Eds N. Eldredge, S. Stanley. — N.Y.: Springer-Verlag, 1984.
- Theile E. Ueber Microcephalie // Z. rat. Med. — 1861. — III Reihe. — Bd XI. — S. 210.

- Tobias P.V. Recent advances in the evolution of the hominids with especial reference to brain and speech // Pontif. Acad. Sci. Scr. Varia. — 1983. — Vol. 50. — P. 85–140.
- Thorne A.G., Wolpoff M.H. Regional continuity in Australasian Pleistocene hominid evolution // Am. J. Phys. Anthropol. — 1981. — Vol. 55, No. 3. — P. 337–349.
- Ulinski P.S. Neurobiology of the therapsid-mammalian transition // The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles / Eds N. Hotton et al. — Washington: D.C. Smithsonian Inst. Press, 1986. — P. 149–171.
- Ulinski P.S. Cerebral cortex in reptiles // Cerebral Cortex / Eds E.G. Jones, A. Peters. — N.Y.: Plenum Press, 1990. — Vol. 8.
- Verhaegen M. Aquatic versus Savanna: comparative and paleo-environmental evidence // Nutr. Health. — 1993. — Vol. 9, No. 3. — P. 165–191.
- Vogt C. Über Microcephalen order Affenmschen // Arch. Antropol. — 1887. — Bd 2. — S. 129–284.
- Vogt C., Vogt O. Thalamusstudien // J. Psychol. Neurol. — 1941. — Bd 1–3. — S. 50–87.
- Walker A., Falk D., Smith R., Pickford M. The skull of *Proconsul africanus*: reconstruction and cranial capacity // Nature. — 1983. — Vol. 305. — P. 525–527.
- Wallace J.A. Tooth chipping in the australopithecines // Nature. — 1973. — Vol. 244, No. 5411. — P. 117–118.
- Watabe M., Tsubamoto T., Tsogtbaatar Kh. A new tritylodontid synapsid from Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. — 2007. — Vol. 52, No. 2. — P. 263–274.
- Weaver D.S. Catastrophe Theory and Human Evolution // J. Anthropol. Res. — 1980. — Vol. 36, No. 4. — P. 403–410.
- Westergaard G.C. Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) manufacture and use tools // J. Comp. Psychol. — 1988. — Vol. 102, No. 2. — P. 152–159.
- Wheeler P.E. The significance of selective brain cooling in hominids // J. Hum. Evol. — 1990. — Vol. 19, No. 3. — P. 321–322.
- White T.D., Asfaw B., Beyene Y. et al. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids // Science. — 2009. — Vol. 326, No. 5949. — P. 75–86.
- White T.D., Suwa G. Hominid footprints at Laetoli: fact and interpretations // Am. J. Phys. Anthropol. — 1987. — Vol. 72, No. 4. — P. 485–514.

- White T.D., Suwa G., Asfaw B. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia // Nature. — 1995. — Vol. 375, No. 6526. — P. 88.
- Wolpoff M.H., Senut B., Pickford M., Hawks J. Palaeoanthropology. Sahelanthropus or «Sahelpithecus»? // Nature. — 2002. — Vol. 419, No. 6907. — P. 581–582.
- Woollard H.H. The Australian aboriginal brain // J. Anat. — 1929. — Vol. 63. — P. 207–223.
- Wroe S., Parr W.C.H., Ledogar J.A. et al. Computer simulations show that Neanderthal facial morphology represents adaptation to cold and high energy demands, but not heavy biting // Proc. Biol. Sci. — 2018. — Vol. 11, No. 285. — P. 1876. DOI: 10.1098/rspb.2018.0085
- Yost C.L., Jackson L.J., Stone J.R., Cohen A.S. Subdecadal phytolith and charcoal records from Lake Malawi, East Africa imply minimal effects on human evolution from the ~74 ka Toba supereruption // J. Hum. Evol. — 2018. — Vol. 116. — P. 75–94.
- Zalmout I.S., Sanders W.J., Maclatchy L.M. et al. New Oligocene Primate From Saudi Arabia and the Divergence of Apes and Old World Monkeys // Nature. — 2010. — Vol. 466, No. 7304. — P. 360–364.
- Zenker W., Kubik S. Brain cooling in humans — anatomical considerations // Anat. Embryol. (Berl.). — 1996. — Vol. 193, No. 1. — P. 1–13.
- Zihlman A.L., Cohn B.A. The adaptive response of human skin to the savanna // Hum. Evol. — 1988. — Vol. 3, No. 5. — P. 397–409.

Научное издание

Савельев Сергей Вячеславович

Возникновение мозга человека

Том 1

Зав. редакцией

В.М. Дорончук

Редактор

Г.Г. Есакова

Корректор

Т.С. Овчинникова

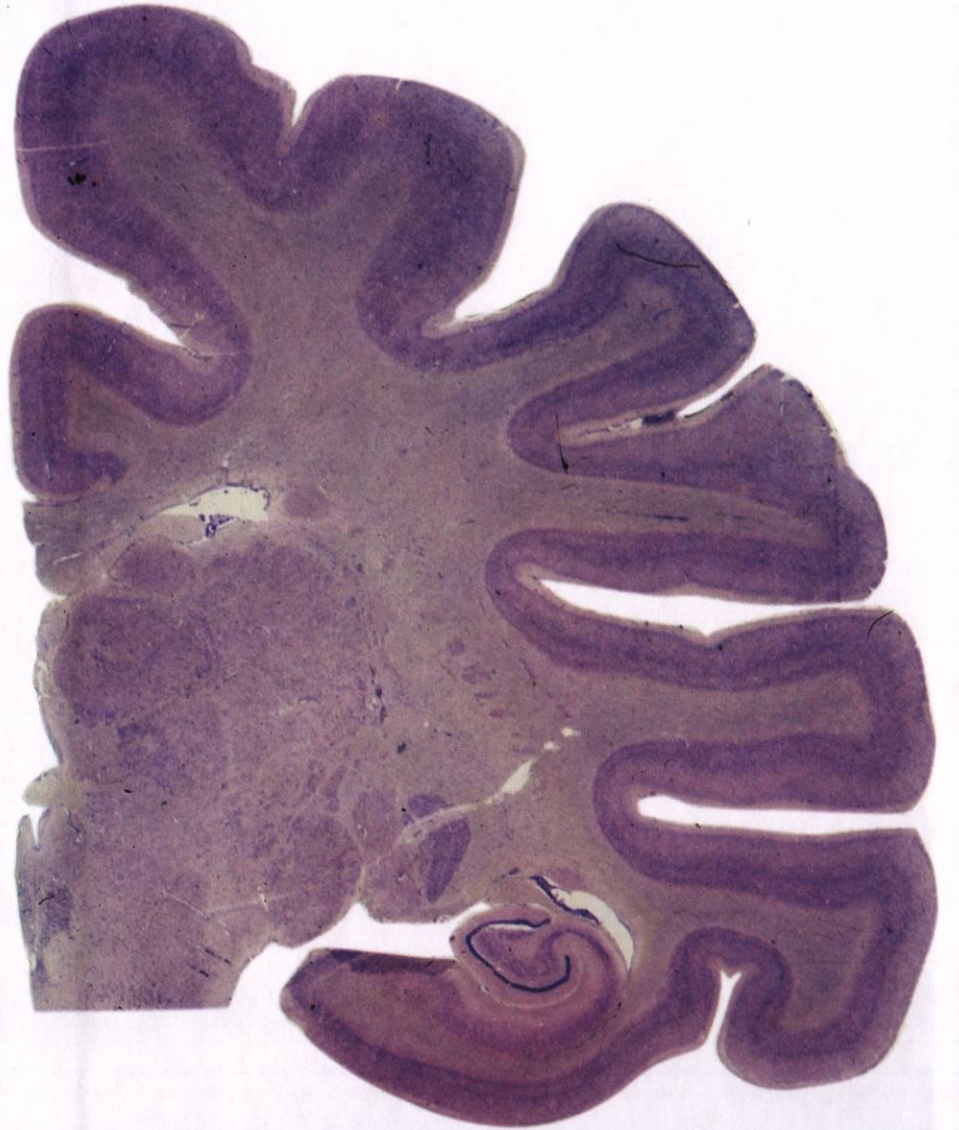
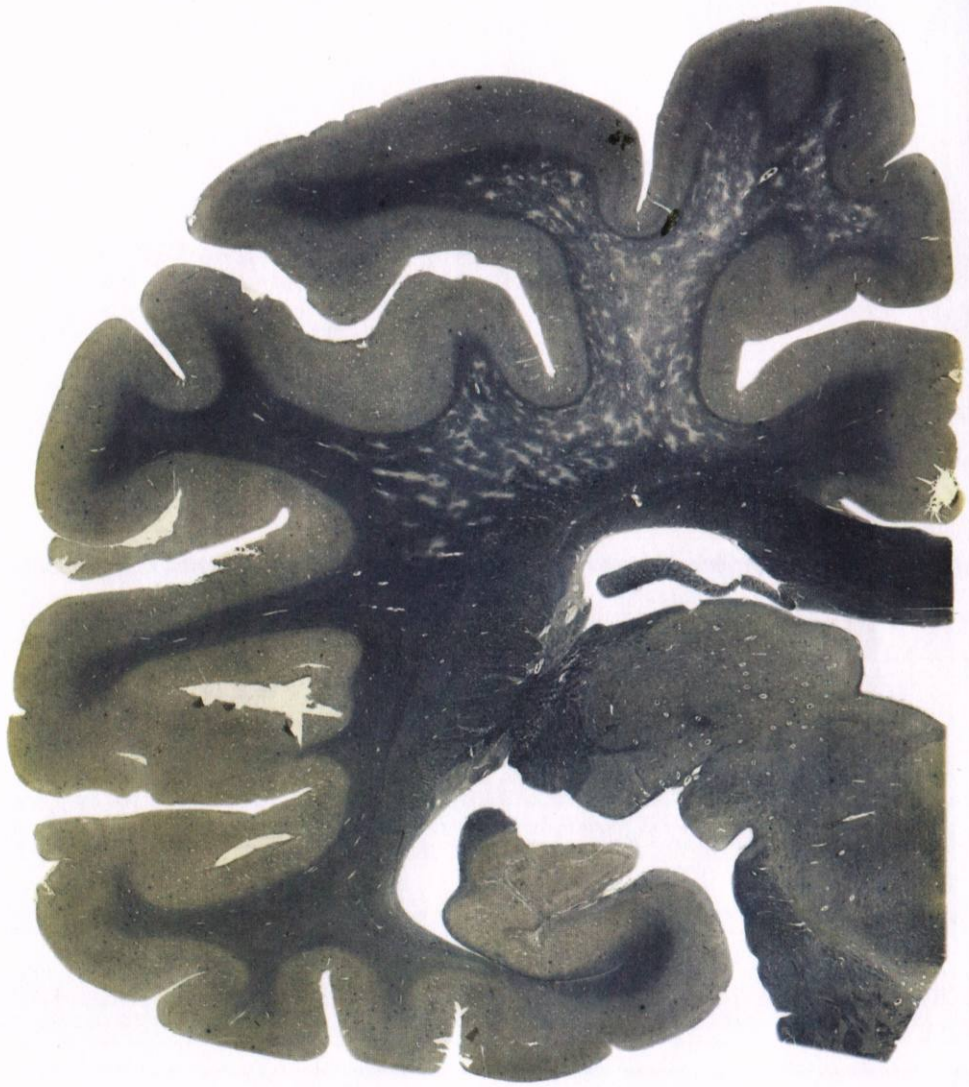
Подготовка оригинал-макета, иллюстрации,
художественное оформление и дизайн обложки

А.Н. Расторгуев

Изд. лиц. ИД № 05297 от 06.07.2001 Подписано в печать 27.05.20

Формат 60×90¹/₁₆. Бумага мелованная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,0.

Тираж 1000 экз. Заказ № 20-0366.





Монография посвящена происхождению головного мозга млекопитающих, архаичных приматов и гоминид. На основании анализа палеоневрологического материала и мозга современных приматов реконструированы основные этапы формирования мозга австралопитеков. Изложены нейробиологические причины возникновения бипедальности и начала искусственного отбора мозга гоминид.