

**СИНТЕЗ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ,
ПСИХОЛОГИИ И НЕЙРОБИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ:
ДВА ПРИМЕРА ИНТЕРДИСЦИПЛИНАРНЫХ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ ПРОГРАММ**

**ЧАСТЬ II.
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПСИХОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ**

Н.В. Аниськович

Эволюционная психология развития в отличие от эволюционной психологии является направлением, задача которого состоит в рассмотрении эволюции наших психологических механизмов и познания, происходящей через изменение программ развития мозга. Это сравнительно новое направление ориентировано не на эволюционную реконструкцию нашей психики, а скорее на выявление потенциала пластичного мозга и роли культуры в развитии и эволюции человека. До сих пор не утихают споры по поводу определения как области исследования данной дисциплины, так и ее методов, но на сегодняшнем этапе в ней используются методы эволюционной биологии развития и когнитивной нейронауки развития, позволяющие интерпретировать экспериментальные данные нейробиологии и когнитивной психологии с точки зрения эволюции развития. Адептами эволюционной психологии развития являются С. Квартц, А. Кармилофф-Смит, К. Макдоналд и др.

**Истоки и теоретический каркас
эволюционной психологии развития**

Эволюционная психология развития представляет собой направление, в котором принципы эволюционной биологии развития интегрируются с принципами когнитивной нейробиологии развития. На первый взгляд может показаться, что данное направление является всего лишь применением методов эволюционной психологии для объяснения

процессов психического развития, но на самом деле картина получается совсем иной. По сути, это перенесение основных теоретических положений, касающихся именно развития организма в целом и мозга в частности, как в теорию эволюции, так и в эволюционную психологию. Поэтому эволюционная психология развития базируется на совершенно отличной иерархии теоретических положений:

метатеоретические основания:

- Evo-Devo:
эволюционное изменение через изменение программ развития;
- теория развивающихся систем;
- вариативный отбор;

специальные метатеоретические основания:

- эволюция мозга;

теоретические основания среднего уровня:

- пластичный и иерархически организованный мозг и поведение;
- функциональное развитие головного мозга и нейроконструктивизм;
- социальное научение.

Evo-Devo

Эволюционная биология, базирующаяся на синтетической теории эволюции, вплоть до 80-х годов прошлого столетия была практически оторвана от другой биологической дисциплины – биологии развития. В начале 80-х, когда начали исследовать генетику развития, используя в качестве модели мушку *Drosophila*, началась реинтеграция теории эволюции и биологии развития. Открытие же в 1984 г. гомеобокс-содержащих генов [1] стало переломным моментом в понимании эволюционных механизмов развития.

Гомеобокс представляет собой последовательность в белок-кодирующей части гена, впервые обнаруженную в гомеотических генах *Drosophila*, детерминирующих различные сегменты, из которых развиваются те или иные части тела. Позже гомеобокс был обнаружен в других генах, определяющих пути дифференцирования клеток на стадии раннего эмбриона. В частности, экспрессия одного из таких генов приводит к делению раннего эмбриона на переднюю и заднюю половины, развивающиеся по-разному. В целом гены, содержащие гомеобокс, кодируют

белки – факторы регуляции транскрипции, которые всегда содержат гомеодомен-ДНК-связывающий элемент [2].

Дальнейшие исследования привели к обнаружению гомеобоксов в генах, участвующих в регуляции развития у таких морфологически различных организмов, как черви, лягушки, мыши и, наконец, человек. Перспективность данного открытия состоит в том, что обнаружено существование общего механизма, определяющего развитие всех названных организмов, и этот механизм сохраняется в ходе эволюции эукариот. Сохраняется не только последовательность гомеобокса (из 180 пар оснований), но и во многих случаях также их экспрессия, а значит, и функция. Но эволюция всегда предполагает изменения, а изменения экспрессии гомеобокс-генов приводят к изменению морфологии.

Означает ли это, что эволюционная теория должна остаться прежней? Уже в 1988 г. У. Артур опубликовал новую теорию эволюции развития, которая расходилась с принятой синтетической теорией эволюции (СТЭ). В эволюционной биологии развития предлагалось несколько новых концепций, в частности представления о репрограммировании развития и генной ко-опции [3].

Репрограммирование развития, по мнению Артура, и есть потерянная в СТЭ связь между измененным в результате мутации геном и его фенотипом, на уровне которого и действует естественный отбор. Это обусловленное мутацией, а значит, наследуемое изменение во всей генетической/эпигенетической/экологической программе, по которой организм идет от генома к фенотипу. Морфологическая эволюция тогда включает в себя, как минимум, три процесса: мутацию, репрограммирование и отбор. Важнейшая роль репрограммирования в эволюции состоит в том, что какая-то мутация может привести к изменениям в одном направлении, детерминируемом динамикой развития, и не привести к изменениям в другом направлении. Это явление получило название «сдвиг развития». Особенно такие сдвиги заметны в том случае, когда морфологию организма трудно объяснить действием отбора, например при наличии нечетного числа сегментов конечностей у многоножек.

Генная ко-опция – это молекулярный аналог явления, которое в теории эволюции известно как экзаптация. Суть экзаптации состоит в том, что какая-то структура или морфологический признак организма, эволюционировавший изначально как специфическая адаптация, позднее экзаптируется для другой цели или как иная адаптация. Применительно к молекулярному уровню это означает, что ко-опция

генов развития как взаимодействующих кассет может обусловить формирование новых структур. Так, например, у бабочки *Bicyclus anynana* ген *Distal-less*, отвечающий за формирование конечностей, участвует и в формировании «глаза» на крыльях – признака, подверженного изменениям под действием отбора.

Говоря в общем, представления о репрограммировании развития и генной ко-опции помогают осмыслить действие механизмов развития и отбора в процессе эволюции. Например, ранняя стадия развития эмбриона (нейрула позвоночных), на которой организм развивается координированно как единое целое, является высококонсервативной и устойчивой к селекции. Напротив, более поздние стадии (формирование конечностей) часто представляют собой квазиавтономные модули, в большей степени подверженные изменениям и действию отбора. Но в каждом случае изменения развития репрограммирование последнего является необходимым процессом, вариантом которого может быть и генная ко-опция уже существующих генов развития для выполнения новых функций. Так открывается возможность для взаимодействия сдвига развития и отбора в эволюционном процессе.

В начале 90-х годов новое направление эволюционной биологии развития, или, как его еще называют, *Evo-Devo*, переживало настоящий бум, когда начали проводиться конференции и появились первые учебники. В конце 90-х вышли первые номера журналов, посвященных проблематике эволюции и развития. Но эта новая область исследований до сих пор не перестает быть спорной, и главным вопросом, по которому ведутся дискуссии, является вопрос о соотношении эволюции и развития [4]. Внутри *Evo-Devo* существует по крайней мере три программы, или три точки зрения. Согласно первой, наиболее консервативной, есть эволюция развития, в рамках которой методами СТЭ пытаются реконструировать эволюционную историю процессов и механизмов развития. Вторая программа может быть названа собственно эволюционной биологией развития, – такая точка зрения принадлежит многим исследователям. В данном случае делается попытка использовать методы теории эволюции для понимания развития и осмыслить, какое значение в эволюции имеет развитие. Этот подход отличается от СТЭ, но наиболее кардинальным расхождением с СТЭ является третья точка зрения, которую мы рассматривали выше на примере концепции Артура.

Биология развития может существенно дополнить и изменить теорию эволюции, построенную на популяционной генетике. По крайней мере, она вносит в теорию эволюции концепцию сдвига развития, в которой учитываются закономерности развития организма и их влияния на эволюцию.

Теория развивающихся систем

Альтернативой Evo-Devo считают направление, истоки которого находятся в психологии развития, – теорию развивающихся систем (ТРС). Согласно этой теории, информация, касающаяся процесса развития организма, заложена не в генах и организм не получает ее из окружающей среды. Напротив, имеет место онтогенез информации, когда развитие организма определяется взаимодействием различных факторов и ресурсов – как генетических, так и средовых, или генерических. Такая интерпретация развития расходится с существующим в теории эволюции представлением об «эгоистичном гене», в соответствии с которым только генетическая информация передается между успешными поколениями особей. Но каждое поколение конструирует свою онтогенетическую информацию с учетом влияния не только генов, но и окружающей среды.

С позиции ТРС, гены должны быть контекстуализированы, чтобы вписываться в общую картину развития, а центральным концептом теории должна стать развивающаяся система как набор взаимодействующих факторов развития на всех уровнях, включая молекулярный, экологический, социальный и биогеографический. Слишком общая, на первый взгляд, концепция становится более понятной, если рассмотреть только два вида факторов: эпигенетические факторы и так называемое конструирование ниш.

К эпигенетическим факторам в молекулярной генетике относят факторы, которые изменяют способность гена к экспрессии, не затрагивая при этом базовую нуклеотидную последовательность самого гена, например метилирование и генетический импринтинг. Метилированию подвержены остатки цитозина (если за ними следует гуанозин) в цепи ДНК, и около 5% цитозина в ДНК млекопитающих переводится в 5-метилцитозин, или «пятое основание». Такое метилирование меняет структуру ДНК и может регулировать активность гена, подтверждением чему служат многочисленные экспериментальные данные. Метилирование

также сохраняется на протяжении клеточных делений, более того, оно лежит в основе импринтинга. Характер метилирования отцовских и материнских генов в геноме организма будет различаться, и этот импринтинг определяет активность генов. Как показывают эксперименты, специфичная для гамет разница в метилировании может объяснять и неспособность к партеногенезу у млекопитающих, и неудачи клонирования, когда нарушается импринтинг.

Термин «конструирование ниш» был введен в эволюционную биологию в 1983 г. Левонтином [5]. Этот термин относится к поведению организмов и их метаболическим процессам, с помощью которых организмы определяют, выбирают, модифицируют и частично создают их собственные ниши. Так, разные организмы в разной степени могут выбирать собственное место обитания, партнеров и ресурсы, а также конструировать важные компоненты своей собственной локальной среды, такие как гнезда, норы, паутины, пути и химические составляющие среды. Некоторые организмы способны разрушать место жительства, что называется негативным конструированием ниш.

Конструирование ниш является, по сути, важнейшим механизмом противодействия естественному отбору, по крайней мере на какой-то промежуток времени. Так, миграция организма с целью избежать наступления холодов приводит к освоению новых пищевых ресурсов, что может впоследствии привести к отбору в отношении нового фермента, осуществляющего переработку именно новой пищи. Одним из видов конструирования ниш может быть использование орудий или технологий для преобразования окружающей среды.

Теория развивающихся систем пока не может претендовать на то, чтобы называться исследовательской программой подобно Evo-Devo, но приверженцы Evo-Devo поддерживают многие положения этой теории, хотя их представления расходятся с ней в самом главном – в отношении наследуемости факторов развития, например тех эпигенетических и средовых, на которых мы останавливались. Сторонники эволюционной биологии развития остаются в этом вопросе на позиции геноцентризма, считая, что наследуются гены и эпигенетический потенциал, но не сами эпигенетические процессы, а теория развивающихся систем дает более широкую перспективу, говоря о наследуемости всех факторов развития, в том числе и социальных, и об участии всех их вместе взятых (в том числе и социальных) в эволюционном процессе.

Вариативный отбор

Концепция вариативного отбора была предложена Р. Поттсом в качестве альтернативы представлению о естественном отборе, отвечающем за адаптацию к устойчивым признакам среды или местообитания [6]. Но окружающая среда может характеризоваться изменчивостью или динамичностью, к которой организм должен приспосабливаться как на индивидуальном, так и на генетическом уровне. Адаптивность, или приспособляемость, может быть определена как совокупность трех качеств: способности организма переносить динамические сдвиги окружающей среды, способности распространяться на новые места обитания и способности отвечать по-новому на воздействие окружающей среды. Эволюция адаптивности не может быть обусловлена действием естественного отбора в какое-то определенное время и в каком-то определенном месте. Она обусловлена скорее действием естественного отбора в отношении динамичной окружающей среды и в разной временной размерности. Такая трактовка естественного отбора и получила название «вариативный отбор».

Поттс разработал также концептуальную модель изменчивости окружающей среды в разных временных размерностях с чередованием сезонов от сухого к влажному. Согласно этой модели временной промежуток длительностью в год характеризуется сменой сезонов; в течение десятилетнего промежутка сезонное постоянство может нарушаться, вызывая либо интенсивный сезон дождей, либо его отсутствие. В промежутках длительностью до тысячи лет могут происходить смены сезонов, поднятия и опускания уровня морей, рек и озер, смена растительного покрова. За десятки тысяч лет происходят эпизодические тектонические и вулканические сдвиги, локальная и региональная реорганизация гидрологической системы. Промежуток длиной в миллион лет характеризуется глобальными изменениями температуры, таянием или наступлением ледников, появлением пустынь и другими глобальными изменениями вплоть до изменений линий материков. Существует необходимая и очень важная связь между короткими и длинными промежутками изменчивости. Срезовые изменения, происходящие в тысячелетнем промежутке, приводят к сезонным изменениям, причем связь эта является нелинейной.

По результатам реконструкции палеоклимата, организмы, жившие в плиоцене и Плейстоцене, сталкивались со сложной в климатическом

отношении средой. Одним из ответов на такую средовую вариабельность стала эволюция гибкой адаптивности. Принцип вариативного отбора может быть сформулирован следующим образом: когда биологический вид сталкивается с непостоянными и изменяющимися условиями своего выживания и репродуктивного успеха, в популяции закрепляются гены, отвечающие за адаптивную гибкость. В ходе макроэволюции такой отбор может привести к появлению новых видов, генетический базис которых обеспечивает их повышенную адаптивность или сложные адаптации не к каким-то устойчивым признакам среды, а к ее динамике и возможным изменениям.

Такая адаптивность может проявляться на нескольких уровнях. *На генетическом уровне* нестабильные условия отбора могут послужить причиной увеличения генетического полиморфизма, создается резерв альтернативных генетических вариаций. *На уровне развития* нестабильность может привести к большей фенотипической пластичности. В этом случае идут формирование и закрепление генов, расширяющих норму реакции в развитии. *На поведенческом и экологическом уровнях* адаптивность дает возможность организму гибко изменять свое поведение в новых средовых условиях, изменяя в том числе и экологию.

Несколько последних миллионов лет характеризовались исключительно высокой степенью сложности окружающей среды, включая климатические флуктуации, чередующиеся с периодами относительной стабильности, тектонические возмущения и ледниковые периоды. По мнению Э. Врба [7], особую роль в эволюции современных млекопитающих, приматов и человека сыграли именно ледниковые периоды. Ледниковые периоды, характеризующиеся значительным похолоданием климата и распространением ледяных масс от полюсов, длятся около 100 тыс. лет, чередуясь с теплыми межледниковыми периодами, последний из которых продолжается уже около 10 тыс. лет. Ледниковые периоды наблюдаются в пределах ледниковых эпох, которые длятся миллионы лет. В истории Земли было несколько ледниковых эпох. Последняя из них началась около 2,5 млн лет назад. Продолжающийся теперь межледниковый период начался около 11,5 тыс. лет назад, и большинство ученых полагают, что это лишь интерлюдия, за которой скоро (через несколько столетий или тысячелетий) последует похолодание, так как ледниковая эпоха не закончилась.

Начало ледникового периода вызвало появление многочисленных видов млекопитающих, особенно в Африке. У многих из этих видов,

отмечаются выраженное увеличение размеров и изменение формы тела, что является адаптацией к изменению климата. Механизмом таких эволюционных изменений можно считать гетерохронию или изменение программ развития, что будет рассмотрено ниже. Именно климатическая нестабильность и ледниковый период сыграли решающую роль в эволюции гоминид и современного человека, в его энцефализации и обретении способности к культурной трансмиссии.

Эволюция мозга

В настоящее время известны две основные концепции, касающиеся как эволюции, так и развития мозга, — это теория мозаичной эволюции и мозаичного развития и теория ограничений развития, или регуляционного развития.

Теория мозаичной эволюции мозга утверждает, что компоненты и структуры мозга оформлялись независимо под действием отбора и представляют собой независимые адаптации, а значит, выполняют автономные функции [8]. Эволюция мозга в этом случае может привести к формированию большей в сравнении с другими компонентами мозга обонятельной или зрительной системы.

Но с другой стороны, размер всего мозга может варьировать в ответ на изменение некоторой отдельной структуры, и тогда главными становятся ограничения или регуляция развития, а отбор действует на более общем уровне параметров «стандартной» программы развития.

Уже в таком упрощенном подходе легко обнаружить связь с подходом, развиваемым в эволюционной биологии развития. На эволюцию мозга могут быть перенесены модели, используемые при анализе морфологической эволюции. Первое, на что следует обратить внимание, — сходность и даже идентичность генетических механизмов развития мозга у насекомых и млекопитающих.

Как показывают новые исследования [9], несмотря на анатомические различия мозга *Drosophila* и мозга мыши, а также на отсутствие каких-либо четких структур-гомологов, они схожи на уровне регуляции экспрессии генов, которые отвечают за развитие структур мозга в эмбриогенезе. К гомологичным регуляторным генам, контролирующим регионализацию и установление связей в мозге, относятся семейства генов *Otx* и *Hox*, оба отвечающие за передне-заднюю полярность нервной системы. Продукты гена *otd/Otx* у *Drosophila* и позвоночных имеют

структурную гомологию в гомеодомене, что означает консервацию генетических программ развития с общей функцией, контролируемой гомеодоменом. Такая консервация резко контрастирует с разнообразием мозговых структур, появившихся в ходе эволюции. Разрешением этого парадокса и является генная ко-опция, когда гомеозисные гены берут на себя другие роли в результате модификации генных механизмов или программ развития.

Второй важный момент – ограничения развития или сдвиг развития в эволюции мозга. Теория ограничений развития базируется на данных анализа сравнительной нейроанатомии млекопитающих и утверждает, что отдельные компоненты мозга увеличиваются в размерах в фило- и онтогенезе, взаимодействуя со всем остальным мозгом. В 80-е годы появились публикации Х. Стефана, содержащие серии данных по объемам восьми отделов мозга для большой выборки млекопитающих. Эти данные стали основой для дальнейшего анализа, и, используя методы факторного анализа, исследователи показали, что размер различных структур мозга у 131 вида млекопитающих (из четырех таксономических групп) имеет высокую степень корреляции (за исключением обонятельной луковицы) [10]. Вообще говоря, относительные пропорции различных структур мозга могут быть определены исходя из общего объема мозга, а это значит, что увеличение мозга в ряду млекопитающих происходит координированно.

Вполне закономерно встает вопрос о механизмах или программах развития, изменение которых ведет к увеличению размеров мозга. Причем в ряду млекопитающих организация и нейрохимия ствола мозга являются высококонсервативными, в то время как размеры неокортекса увеличиваются в 10 тыс. раз (у человекообразных обезьян он достигает 70% от общего объема мозга). Увеличивается главным образом площадь поверхности неокортекса, тогда как его толщина изменяется незначительно. Плотность клеток и синапсов также существенно не меняется в ряду мышь – человек, т.е. сохраняются главная структурная составляющая кортекса – колонка, а также правильная пропорция всех типов клеток мозга. Изменение объема как неокортекса, так и других структур связано прежде всего с изменением числа нейронов, поэтому главное, на что обратили внимание исследователи, – возможные изменения программ развития коры, которые могли привести к увеличению числа нейронов в различных районах коры. Рассмотрим вкратце основные события в развитии коры мозга млекопитающих.

Кора головного мозга формируется в самой передней части нервной трубки (переднего конечного мозга), которая затем образует левый и правый пузыри (будущие большие полушария головного мозга). Каждый пузырь формирует выпуклость в вентральной части (будущие базальные ганглии). Нейроны коры образуются в вентрикулярной зоне – эпителиального слоя клеток желудочков головного мозга. Клетки – предшественники этого слоя пролиферируют симметрично, формируя пул клеток-прекурсоров, дающих начало как нейронам, так и глиальным клеткам. Первые клетки, покидающие вентрикулярную зону, мигрируют вдоль радиальной глии, образуя корковую пластину. Более поздние клетки мигрируют в корковую пластину, генерируя слоистую структуру неокортекса по направлению «внешний слой – внутренний слой».

Несмотря на различия между корковыми областями, как функциональные, так и анатомические, характер нейрогенезиса не меняется во всей коре. Механизмы, контролирующие разнообразие корковых зон, могут быть заложены в клетках-предшественниках, выстилающих нейроэпителий желудочков мозга. Такой принцип дифференциации кортекса известен под названием «протокарта».

Более широкой интерпретацией принципа «протокарты» является просомерическая модель, в которой за сегментацию топологически извилистого мозга отвечают гены, содержащие гомеобокс. Сегментация очевидна уже на этапе образования нервной трубки, когда зачатки будущих зрелых структур имеют свою специфическую локализацию в отношении передне-задней и дорсально-вентральной осей. Тогда в принципе можно проанализировать как количество клеток-потомков от каждой клетки-предшественника, так и их последующую специализацию. Как показали исследования группы Б. Финлэй [11], различия в размерах как подкорковых образований, так и областей коры могут быть обусловлены разной продолжительностью нейрогенезиса от клеток-предшественников, локализованных в разных частях нервной трубки или вентрикулярной зоны. Из сравнительных исследований мозга различных позвоночных видно, что совершенно закономерна связь между положением на оси нервной трубки и продолжительностью нейрогенезиса: чем переднее и поверхностнее расположены клетки-предшественники, тем продолжительнее у них нейрогенезис.

Продолжительный нейрогенезис коррелирует с пропорциональным увеличением всего объема мозга и дифференцированным эф-

фектом на размер отдельных компонентов. Продолжительнее генерируемые структуры растут в соответствии со всем остальным мозгом. Позиционные закономерности («протокарта») нервной трубки прослеживаются во всем ряду позвоночных. Например, «языковая» зона коры мозга человека происходит от потомков той части нервной трубки, которая имеет тенденцию к продолжительному нейрогенезису уже у бесчелюстных позвоночных.

Как на молекулярном уровне может достигаться такая регуляция длительности нейрогенезиса? На самом деле это довольно сложный процесс (он предполагает пролиферацию клеток-предшественников и их специализацию), в который на каждом этапе эмбрионального развития головного мозга вовлечено множество факторов транскрипции, кодируемых генами с гомеобоксом, причем очень многие из них консервативны, по крайней мере у млекопитающих. Когда «протокарта» вентрикулярной зоны определена, в ее экспансии, или пролиферации клеток-предшественников, принимают участие многие факторы, регулирующие время выхода из клеточного цикла, число клеточных делений и дифференциацию клеток, а также апоптозис, или смерть клеток.

Просомерическая модель и концепция продолжительности нейрогенезиса соответствуют ряду других концепций в эволюционной биологии развития. Одной из наиболее важных для понимания эволюции как человеческого мозга, так и формы человеческого тела является концепция гетерохронии. Гетерохрония означает, что эволюционные изменения возможны через изменения сроков возникновения и/или продолжительности развития, при которых формирование одного или нескольких признаков в организме ускоряется или тормозится по сравнению с аналогичными процессами у предков. Когда речь идет об эволюции мозга и увеличении размеров некоторых его компонентов, справедлив принцип увеличения продолжительности его развития (как мы покажем ниже, этот принцип справедлив не только для нейрогенезиса, но и для процесса функционального развития мозга и его постнатального созревания), но обратный принцип справедлив для развития человеческого тела и, что наиболее важно, для развития черепно-лицевой морфологии (краниофациальных признаков). Если посмотреть на фотографии шимпанзе-детеныша и зрелого шимпанзе, то нетрудно увидеть, что у детеныша человеческий облик. Как отмечают Дж. Палмер и Л. Палмер [12], чтобы сделать обезьяну более похожей на человека, необходимо подавить гены, управляющие процессом

взросления черепа, предотвращая появление толстых костей свода и больших зубов, при этом сохраняя отношение головы к телу достаточно большим.

Рассмотренная здесь концепция эволюции мозга позволяет по-новому взглянуть на эволюцию мозга у гоминид. Основные представления об этом процессе в палеоантропологии соответствуют теории мозаичной эволюции, подразумевающей гипертрофию различных субсистем, отвечающих за специфический поведенческий репертуар. Причем совершенствование, например, техники изготовления орудий труда у палеантропов могло привести к росту латерального края фронтальной коры (областей, связанных с торможением эмоций, анализом тонких движений под контролем зрения) и височно-теменно-затылочной области (осуществляющей зрительно-слуховую интеграцию при ориентировании в пространстве). Эволюционная биология развития предлагает иной взгляд на рост корковых областей в процессе эволюции гоминид.

Рост коры головного мозга и ее отдельных областей по отношению ко всему остальному мозгу связан с их просомерической локализацией, а не с возрастающими технологическими требованиями. Все указываемые как «специфически человеческие» области коры являются новыми эволюционными образованиями и обязаны своими функциями тем, что они последними заканчивают процесс нейрогенеза, а потому могут брать на себя ряд дополнительных функций, таких как речь или двигательные манипуляции. Рост этих корковых зон обязан их положению в вентрикулярной зоне.

Функциональное развитие пластичного мозга

Развитие мозга представляет собой сложную иерархию событий, в которой переплетены генетические программы развития и влияния внешних, или средовых, факторов. Это взаимодействие генов и среды, по сути, и определяет самую важную функцию мозга – научение, а именно, его сложные формы.

Вообще говоря, под научением в нейробиологии понимают приспособительное изменение поведения, обусловленное индивидуальным опытом. Способность изменять поведение под действием окружающей среды присуща даже организмам, не имеющим нервной системы. У бактерий такая способность обусловлена хемотаксисом, а у многоклеточных организмов –

системой гормонов. Организмам с простейшей нервной системой свойственны такие простые формы научения, как привыкание и сенситизация.

Для ассоциативного, оперантного и аверсивного научения необходим мозг, причем, как показывают исследования, эти формы научения свойственны уже мини-мозгу, например мозгу *Drosophila* [13]. С усложнением мозга консервативными остаются структуры, отвечающие за такие формы научения. Например, грибовидные тела в мозге *Drosophila* по своим функциям соответствуют гиппокампу млекопитающих – центру организации памяти. В процессе развития мозга как в фило-, так и в онтогенезе более древние структуры мозга оказывают влияние на более молодые, создавая в результате иерархические системы, отвечающие за более сложные формы научения – имитацию (викарное научение) и социальное научение.

Примером консервативной структуры, которая играет центральную роль в организации поведения животных, в частности млекопитающих, и продолжает играть важную роль в организации поведения человека, является так называемая допаминергическая «система вознаграждения». Эта система включает в себя допаминергические нейроны среднего мозга, посылающие проекции в различные районы коры. Как показали исследования, у приматов нейроны «системы вознаграждения» кодируют не просто информацию о вознаграждении, а скорее информацию о разнице между полученным вознаграждением и ожидаемым. Такая система дает возможность действительно адаптивного поведения в отличие от фиксированных путей «стимул – реакция», когда путь от целей к вознаграждениям остается открытым для обучения, что создает возможность для гибких поведенческих реакций [14]. Эволюция меняет формы вознаграждения для разных видов животных, но сама система организации поведения остается консервативной. Очевидна гомология между допаминергической системой человека и системой вознаграждения у шмеля. Эти насекомые имеют только один нейрон VUMmx1, который также кодирует разницу между полученным и ожидаемым вознаграждением с помощью нейротрансмиттера октопина – молекулярного гомолога допамина.

Одной из важнейших особенностей допаминергической системы человека является ее вовлеченность в наркотическую зависимость. Неясно, модифицируют ли наркотики нейронную реакцию на привычные вознаграждения или же сами становятся специфическим вознаграждением, формируя существующие нейронные реакции.

Допаминаргическая система опосредует простые формы научения, которые сохраняются в филогенезе. Сложные формы научения у млекопитающих опосредуются различными взаимодействующими отделами коры, на развитие и функционирование которых влияют филогенетически старые системы. Так, например, в мозге человека допаминаргическая система проецируется на дорсолатеральную префронтальную, премоторную, теменную и орбитофронтальную кору, т.е. в отделы коры, отвечающие за репрезентацию целей, относительной оценки вознаграждения и ожидания вознаграждения. Эти же отделы коры вовлечены в те когнитивные функции, благодаря которым у человека возможно социальное научение.

Допамин, как и другие нейротрансмиттеры, оказывает существенное влияние на развитие коры. Нейроны ствола мозга, содержащие норадреналин, серотонин и допамин, «рождаются» раньше, и их проекции достигают коры как раз ко времени начала кортикального нейrogenезиса. Допаминаргические проекции особенно важны для развития префронтальной коры и ее нормального функционирования, косвенным подтверждением чему может служить умственная ретардация при фенилкетонурии – заболевании, вызванном недостаточным синтезом допамина.

Феномен влияния нейротрансмиттеров и активности нейронов ствола мозга на развитие коры относится к пластичности коры головного мозга [15]. Ранее мы рассматривали развитие коры с точки зрения генетических детерминант и «протокарты», но важную роль в регионализации кортекса играют также таламокортикальные проекции, которые передают сигналы таламуса в кору. Экспериментальные данные подтверждают относительную независимость ранней организации кортекса от внешних сигналов таламуса. Развитие коры на ранних этапах определяется молекулярными детерминантами самой пролиферативной зоны; гены, которые определяют регионализацию кортекса, дифференцированно экспрессируются между отделами коры до поступления сигналов из таламуса. Тем не менее афференты таламуса существенно влияют на размер и даже идентичность различных регионов кортекса. Свидетельством этому являются опыты по трансплантации. Особенно показательны эксперименты, в которых кусочки зрительной коры крысы трансплантировали в район соматосенсорной коры. Когда трансплантат иннервировался таламическими афферентами, он обнаруживал структурную организацию нейронов соматосенсорной коры.

У приматов входы с различных сенсорных ядер таламуса очерчивают различные цитоархитектонические поля, они также регулируют экспрессию рецепторов нейротрансмиттеров в нейронах коры. Все эти данные указывают на пластичность кортекса и специфику его постнатального развития, которая, по крайней мере у человека, может быть обозначена как нейроконструктивизм. Представление о нейроконструктивизме – это прежде всего точка зрения на развитие, противостоящая точке зрения эволюционной психологии [16]. Мы останавливались на проблеме развития, рассматриваемой в этой парадигме, в которой развитие трактуется как созревание генетически детерминированных модулей. Такая трактовка противоречит экспериментальным данным, поэтому в эволюционной психологии развития на первый план выходит именно само развитие как фактор, определяющий корковую спецификацию в достаточно долгий период созревания головного мозга человека. Новые экспериментальные данные свидетельствуют к тому же о продолжающемся развитии мозга и у зрелых людей, когда с возрастом изменяются и мозговые корреляты когнитивных функций, прежде всего их корковая спецификация [17].

Функциональные особенности кортекса (в том числе опосредующие сложные когнитивные функции у человека) являются результатом динамического взаимодействия между механизмами роста и созревания и механизмами средовых влияний (опосредованных нейронной активностью). Это взаимодействие и определяет различие между биологическим созреванием и научением. Научение позволяет конструировать функциональный созревающий мозг и оформлять его в соответствии с внешним опытом. Сегодня, пожалуй, самым ярким экспериментальным подтверждением этого в отношении мозга млекопитающих являются опыты по выращиванию мышей в обогащенных условиях содержания, когда животные могли играть, бегать и приобретать навыки больше, чем их сверстники [18]. Результатом стало увеличение количества нейронов и общего объема гиппокампа – структуры мозга, ответственной за пространственное научение. Причем достигался такой эффект через стимуляцию пролиферации клеток-предшественников, которые в обычных условиях «молчат».

Две теории функционального развития мозга человека делают акцент на пластичности мозга и роли именно конструктивного научения [19]. Первая называется теорией интерактивной специализации и утверждает, что постнатальное развитие мозга, по крайней мере коры,

представляет собой процесс организации межрегиональных взаимодействий. Одна и та же функция у детей и у взрослых может выполняться различными структурами и нейронными путями. Так, например, заучивание слов сначала порождает активность во многих районах коры, а затем с достижением словарного запаса в 200 слов активность постепенно локализуется в височной коре. Это подтверждается пластичностью коры, когда несколько районов или отделов могут взаимодействовать, осуществляя ту или иную функцию.

Вторая гипотеза, называемая гипотезой научения навыкам, опирается на экспериментальные данные, полученные при обучении детей различным моторным навыкам. В отличие от многих млекопитающих человек рождается неспособным выполнять простейшие моторные задачи, например хватание какого-либо объекта. Экспериментальные данные, полученные при обучении приматов сложным моторным задачам, показывают частую активацию префронтальной коры в начале освоения навыка, а затем смещение активности в задние области, когда навык становится автоматическим.

Так или иначе, устанавливаемые в процессе развития мозга связи между различными структурами и регионами кортекса зависят от сроков созревания и критических периодов развития отдельных структур и регионов, от внутренней спецификации кортекса и подкорковых структур, а также от внешнего опыта, или научения. Например, распознавание лиц у детей связано с функционированием двух систем. Первая – подкорковая, отвечающая за предпочтительную ориентацию новорожденных на человеческие лица и образы, напоминающие лица. Вторая система – корковая, формирующаяся в процессе приобретения опыта распознавания. Район коры, активация которого связана с распознаванием лиц, активируется и тогда, когда вместо лиц предстают искусственные объекты, геометрически похожие на лица [20].

В данном случае мы имеем свидетельство более раннего созревания филогенетически старых структур (подкорковых образований) и более позднего созревания новых структур кортекса. Причем речь идет не об автономном созревании различных модулей, а скорее о созревании функционально взаимодействующих отделов, отвечающих за те или иные когнитивные функции. В частности, более позднее созревание префронтальной коры в комплексе ее связей с остальными структурами мозга обеспечивает так называемую фронтализацию поведения, когда оно становится все более произвольным и контролируемым.

Хотя в эволюционной психологии развития не отрицается некоторая «модульность» мозга взрослого человека, такие модули не являются ни генетически детерминированными образованиями, ни адаптациями. Они, скорее, представляют собой результат пластичности мозга, когда информация, поступающая из окружающей среды, играет существенную роль в формировании структур мозга и когнитивных систем, реализующих спектр когнитивных функций. Нашей фундаментальной адаптацией является именно развивающийся пластичный мозг, в то время как модули – это адаптивные ответы (на уровне развития) на локальные средовые воздействия, а не адаптации к среде обитания наших предков [21].

Именно такое развитие мозга обеспечивает возможность социального научения – вида сложного научения, позволяющего человеку не только жить в обществе себе подобных, но и развивать культуру.

Социальное научение

Социальное научение означает научение путем передачи информации между социально взаимодействующими индивидами, в результате чего поведение, демонстрируемое одним индивидом, или «моделью» усваивается другим индивидом, или «наблюдателем». Этот сложный вид научения включает в себя по крайней мере два когнитивных процесса: имитацию, или целенаправленное копирование поведенческого паттерна, и так называемое локальное усиление, когда наблюдателя привлекает какой-то объект в результате поведения модели, а затем это поведение копируется.

При исследовании процессов социального научения главной рассматриваемой проблемой является проблема их отличия от индивидуального научения, при котором индивид приобретает какой-то поведенческий паттерн путем проб и ошибок. Локальное усиление может быть признано крайней формой индивидуального научения, поэтому в самом общем смысле при социальном научении происходит синтез индивидуального опыта и социального взаимодействия.

При строгом формальном рассмотрении [22] одним из факторов возникновения социального научения и его эволюционного приоритета над индивидуальным научением признается средовая вариабельность. С одной стороны, если временная размерность средовых флуктуаций составляет около тысячи поколений, то социальное научение, которое к тому же является дорогой адаптацией, оказывается бессмыс-

ленным и индивидуальное научение вполне способно обеспечить адаптивное поведение. Но с другой стороны, если та же размерность составляет десятки или даже сотни поколений, социальное научение может оказаться полезным для аккумуляции всего адаптивного знания популяции.

Основная гипотеза Р. Бойда и П. Ричерсона предполагает, что социальное научение эволюционировало как неспецифический когнитивный механизм, с помощью которого млекопитающие адаптировались к климатическим ухудшениям плейстоцена, когда 2,5 млн лет назад начался последний ледниковый период. Именно этот период отличался нестабильностью окружающей среды и всплеском новых адаптаций наряду с появлением новых видов млекопитающих. Социальное научение стало общей адаптацией для многих видов, включая птиц и приматов. Оно отвечает за песенный репертуар птиц, за вариации добывания пищи и, наконец, за использование орудий. Именно такая адаптация обусловила возможность кумулятивных культурных традиций и саму эволюцию культуры.

Согласно логике эволюционной психологии развития, социальное научение стало возможным благодаря изменению программ развития мозга, в результате чего мы имеем развивающийся и пластичный субстрат. В процессе своего развития мозг приобретает модульную организацию, отвечающую за такие когнитивные функции, как язык, теория разума и др., без которых невозможна социальная и культурная жизнь человека.

Заключение

Итак, мы рассмотрели два примера синтеза теории эволюции, психологии и нейробиологии развития: эволюционную психологию и эволюционную психологию развития. Оба междисциплинарных направления интенсивно развиваются и получают значимые результаты в своих областях с учетом теоретических оснований, задач и методологии исследования. И оба направления оказывают существенное влияние на ряд гуманитарных дисциплин, прежде всего на психологию и культурологию. Эволюционный подход к человеческой психике в контексте эволюции всех других живых организмов позволяет интегрировать биологическое и культурное начала в самом человеке, а также говорить о культуре как о феномене, присущем не только человеку, а потому обязывающем его

обратиться к природе, чтобы понять свое единство с ней и свою уникальность в ней. В современном мире, где человек имеет власть над генами и ходом эволюции, такие междисциплинарные исследования могут значительно повлиять на дальнейший прогресс в области экспериментальной генетики и клонирования, позволяя проследить возможные негативные последствия подобных экспериментов прежде всего для самого человека. Еще важнее осознать роль экологического фактора как в эволюции, так и в онтогенезе человеческой психики, что уже сейчас стало насущной проблемой. А в ближайшем будущем человечеству грозит также смена привычных социальных отношений и устройств, последствия чего тоже нужно понять и, возможно, предотвратить.

Примечания

1. См.: McGinnis W., Garber R.L., Wirz J., Kuroiwa A., Gehring W.J. A homologous protein-coding sequence in *Drosophila* homeotic genes and its conservation in other metazoans // *Cell*. – 1984. – V. 37. – P. 403–408.
2. См.: Сунгер М., Берг П. Гены и геномы. – М.: Мир, 1998.
3. См.: Arthur W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology // *Nature*. – 2002. – V. 415. – P. 757–764.
4. См.: Goodman C.S., Coughlin B.C. The evolution of evo-devo biology // *PNAS*. – 2000. – V. 97, No.7. – P. 424–429.
5. См.: Laland K.N., Odling-Smee J., Feldman M.W. Niche construction, biological evolution and cultural change // *Behavioral and Brain Sciences*. – 1999. – V. 23 (1).
6. См.: Potts R. Complexity and adaptability in human evolution // *Probing Human Origins* / Ed. by M. Goodman and A.S. Moffat. – Cambridge, 2002; *Id.* Evolution and climate variability // *Science*. – 1996. – V. 273. – P. 922–923.
7. См.: Vrba E.S. On the connection between paleoclimate and evolution // *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins* / Ed. by E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge, and L.H. Burrelle. – New Haven: Yale Univ. Press, 1995.
8. См.: Barton R. Harvey P. Mosaic evolution of brain structure in mammals // *Nature*. – 2002. – V. 405. – P. 1055–1058.
9. См.: Hirth F., Reichert H. Conserved genetic programs in insect and mammalian brain development // *Bioassays*. – 1999. – V. 21. – P. 677–684; Reichert H. Conserved genetic mechanisms for embryonic brain patterning // *International Journal of Developmental Biology*. – 2002. – V. 46. – P. 81–87.
10. См.: Finlay B.L., Darlington R.B. Linked regularities in the development and evolution in mammalian brains // *Science*. – 1995. – V. 268. – P. 1578–1585.
11. См.: Finlay B.L., Darlington R.B., Nicastro N. Developmental structure in brain evolution // *Behavioral and Brain Sciences*. – 2001. – V. 24 (2).
12. См.: Palmer J., Palmer L. Evolutionary psychology. – Cambridge, 2000.
13. См.: Menzel R., Giurta M. Cognition by a mini brain // *Nature*. – 1999. – V. 400. – P. 226–227.

14. См.: *Quartz S.R.* Toward a developmental evolutionary psychology: Genes, development, and the evolution of the human cognitive architecture // *Evolutionary Psychology: Alternative Approaches* / Ed. by S. Scher and M. Rauscher. – Kluwer, 2002.
15. См.: *Sur M., Leamey C.A.* Development and plasticity of cortical areas and networks // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2001. – V. 2. – P. 251–262.
16. См.: *Karmiloff-Smith A.* Development itself is the key to understanding developmental disorders // *Trends in Cognitive Sciences*. – 1998. – V. 2. – P. 389–398.
17. См.: *Cabeza R.* Cognitive neuroscience of aging: contributions of functional neuroimaging // *Scandinavian Journal of Psychology*. – 2001. – V. 42. – P. 277–286.
18. См.: *Kempermann G., Kuhn H., Gage F.* More hippocampal neurons in adult mice living in an enriched environment // *Nature*. – V. 386. – P. 493–495.
19. См.: *Johnson M.H.* Functional brain development in humans // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2001. – V. 2. – P. 475–483.
20. См.: *Johnson M.H.* Cortical plasticity in normal and abnormal cognitive development: evidence and working hypotheses // *Development and Psychopathology*. – 1999. – V. 11. – P. 419–437.
21. См.: *Buller D.J., Hardcastle V.G.* Evolutionary psychology, meet developmental neurobiology: against promiscuous modularity // *Brain and Mind*. – 2000. – V. 5. – P. 307–328.
22. См.: *Boyd R., Richerson P.J.* Climate, culture, and the evolution of cognition // *Evolution of Cognition* / Ed. by C. Heyes and L. Huber. – MIT Press, 2000. – P. 329–346.

Институт философии НАНБ,
г. Минск, Республика Беларусь

Anis'kovich, N.V. The synthesis of the evolution theory, psychology, and development neurobiology: two instances of interdisciplinary research projects. Part II: Evolutionary psychology of development

The paper analyses theoretical bases of evolutionary psychology of development which presents a relatively new course in interdisciplinary research offering a synthesis of new versions of the theory of evolution and recent results in the study of brain. Evolutionary psychology of development determines biological, or mental, premises for culture evolution and helps to understand human potential in the present period when we develop both biotechnologies and artificial intelligence.