

КОЭВОЛЮЦИЯ МОЗГА, КУЛЬТУРЫ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ: РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЬЮТЕРНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

© 2021 А.В. Марков^{1,2*}, М.А. Марков¹

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, 119991 Москва, Россия; электронная почта: markov_a@inbox.ru

² Палеонтологический институт РАН имени А.А. Борисяка, 117997 Москва, Россия

Поступила в редакцию 22.10.2021

После доработки 04.11.2021

Принято к публикации 04.11.2021

Люди обладают рядом признаков, редких или отсутствующих у других приматов, включая большой размер мозга, культуру, язык, увеличенную продолжительность жизни (ПЖ) и длительный пострепродуктивный период жизни. В работе мы использовали компьютерную модель TribeSim, изначально разработанную для исследования автокаталитической совместной эволюции мозга и культуры у гоминин в рамках теории «культурного драйва», чтобы выяснить, как культура и мозг могут эволюционировать вместе с ПЖ (или скоростью старения). Мы показали, что в отсутствие культуры эволюция ПЖ зависит от интенсивности межгрупповой конкуренции (МГК): сильная МГК приводит к более короткой ПЖ. Культура, однако, способствует генетической эволюции большей ПЖ даже при сильной МГК. Увеличение ПЖ, в свою очередь, способствует культурному развитию, создавая тем самым положительную обратную связь. Культурная эволюция ПЖ (накопление знаний, способствующих или препятствующих выживанию) отличается от генетической эволюции того же признака, частично потому, что «мемы» (идеи, навыки и варианты поведения), снижающие риск смерти, имеют тенденцию накапливаться в пуле мемов, даже если они не приносят пользу генам. Следовательно, культурная эволюция старения имеет тенденцию приводить к большей ПЖ, чем генетическая эволюция того же признака. Если ПЖ эволюционирует как генетически, так и культурно, типичным результатом является общество, в котором молодые особи из-за своей генетической предрасположенности ведут более рискованный образ жизни в обмен на возможность получить дополнительные ресурсы, но с возрастом они накапливают полезные для выживания знания. Моделирование также показало, что культурная эволюция адаптивного поведения может способствовать генетической эволюции длительного пострепродуктивного периода жизни, например, если присутствие знающих долгожителей увеличивает конкурентоспособность группы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: эволюция продолжительности жизни, старение, пострепродуктивный период, коэволюция генов и культуры, культурный драйв, быстрая коэволюция мозга и культуры.

DOI: 10.31857/S0320972521120010

ВВЕДЕНИЕ

Люди отличаются от других приматов во многих важных отношениях, включая большой размер мозга, кумулятивную культуру, обеспечиваемую языком или, в более широком смысле, улучшенными средствами социального обучения [1–3], увеличением продолжительности жизни (ПЖ) [4, 5] (вероятно, по причине «неотенического» замедления старения [6, 7]) и дли-

тельный пострепродуктивный период жизни, особенно ярко выраженный у женщин [8]. Как и почему эти признаки эволюционировали совместно в ходе антропогенеза, является предметом дискуссий [9–13]. В работе мы использовали компьютерное моделирование для изучения возможных моделей эволюционного взаимодействия между культурой, социальным обучением, размером мозга и ПЖ у социальных видов с высокой групповой сплоченностью, совместной добычей ресурсов, парными связями, высокими родительскими инвестициями в потомство и базовыми способностями к культурной передаче адаптивного поведения. Все эти признаки, вероятно, присутствовали у плейстоценовых видов *Homo* и их прямых предков [14–16].

Объем мозга увеличился в три раза за последние два миллиона лет эволюции *Homo*, не-

Принятые сокращения: МГК – межгрупповая конкуренция; ОП – объем памяти; ПЖ – продолжительность жизни; Сст – скорость старения; ЭО – эффективность охоты (полезный для группы поведенческий признак); ЭОб – эффективность обучения; ЭЭП – эффективность эгоистичного поступка (индивидуально полезный поведенческий признак); G – максимальный размер группы.

* Адресат для корреспонденции.

смотря на очевидно высокие затраты [17–22]. Этот эволюционный паттерн быстрого увеличения размеров мозга, по-видимому, количественно уникален среди приматов [23]. Эти факты подразумевают, что отбор на увеличение размеров мозга в ходе эволюции человека, вероятно, был обусловлен сильной положительной обратной связью, а не простыми экологическими факторами, такими как климат или доступность различных пищевых ресурсов (более подробное обсуждение см. в работе [13]). В текущем исследовании мы основываемся на одной из наиболее обоснованных теорий, предложенных для объяснения необычайно быстрого увеличения мозга у *Homo*: теории «культурного драйва» или «культурного мозга», предполагающей, что совместная эволюция мозга, социального обучения и культуры может быть самоподдерживающейся или автокаталитической [1, 12]. В самой простейшей форме механизм положительной обратной связи культурного драйва можно описать следующим образом: лучшее социальное обучение и познание → большее количество поведенческих инноваций закрепляется в качестве культурных традиций; более богатая культура → больше полезных навыков, которые можно перенять от сородичей; повышенная полезность способностей к социальному обучению → более сильный отбор на еще лучшее социальное обучение и познание. Увеличение размеров мозга является побочным эффектом этого отбора [11–13, 24–27].

В этом контексте возможно существование дополнительной петли положительной обратной связи через увеличение ПЖ (или замедление старения) [1, 11, 13, 28]. ПЖ (или скорость старения, Сст) может эволюционировать как генетически, так и культурно. В первом случае ожидается, что развитая культура будет способствовать отбору на более медленное старение, потому что у дольше живущих индивидов будет больше времени, чтобы учиться у своих товарищей по группе и обучать других (или служить образцом для подражания). Другими словами, индивиды, живущие дольше, извлекают больше выгоды из культуры и в то же время лучше накапливают и распространяют знания. Следовательно, ожидается, что генетическая эволюция большей ПЖ будет способствовать культурному развитию, что, в свою очередь, может способствовать отбору на увеличение ПЖ. Во втором случае (культурная эволюция ПЖ) возможна следующая петля обратной связи: развитая культура → повышенная выживаемость → большая ПЖ → лучшие предпосылки для передачи знаний от поколения к поколению → еще более прогрессивная культура → еще более высокий

уровень выживания и более сильный отбор на усиление социального обучения [12, 29, 30]. Есть основания полагать, что ПЖ человека увеличилась (а Сст уменьшилась) в ходе эволюции, и что это было связано как с генетическими изменениями, так и с развитием культуры [4, 6–7].

Этот гипотетический механизм положительной обратной связи в эволюции мозга, социального обучения и ПЖ согласуется с тем фактом, что существуют значительные положительные связи между долголетием, объемом мозга (как абсолютным, так и относительным), склонностью к социальному обучению и техническими инновациями у приматов [31–33] и китообразных [34]. Несмотря на то что в настоящее время большое внимание уделяется исследованиям эволюции параметров жизненного цикла в целом [35, 36], закономерности и последствия возможного коэволюционного взаимодействия между ПЖ и развитостью мозга, социальным обучением и культурой изучены недостаточно.

Для того чтобы исследовать эти закономерности, мы использовали компьютерную модель TribeSim, которая первоначально была разработана для имитации динамики коэволюции мозга и культуры у высокосоциальных видов. Подробное описание модели и ее сравнение с отдаленно похожей моделью «Культурный мозг» [12] было опубликовано ранее [13]. Моделирование подтвердило релевантность культурного драйва у социальных видов в социально-экологической ситуации, делающей возможным случайное изобретение нового полезного и требующего хороших когнитивных способностей поведения. Культурный драйв, скорее всего, будет запущен, если некоторые из культурно передаваемых видов поведения индивидуально полезны, в то время как другие полезны для группы. В этом случае культурный драйв возможен при различных уровнях межгрупповой конкуренции (МГК) и миграции. Моделирование также показало, что увеличение размера мозга может получить дополнительный импульс, если развивающиеся механизмы социального обучения являются дорогостоящими с точки зрения увеличения размера мозга (например, опираются на сложные нейронные цепи) и устойчивыми к сложности передаваемой информации, т.е. позволяют легко передавать непростые навыки и концепции. Человеческий язык, вероятно, подходит под это описание. Моделирование также подтвердило, что увеличение ПЖ может ускорить коэволюцию мозга и культуры [13]. Это согласуется с идеей о том, что петля положительной обратной связи через увеличение ПЖ может еще сильнее способствовать культурному развитию и увеличению размера

мозга. Тем не менее компьютерные симуляции не показали, может ли культурная эволюция (и при каких обстоятельствах) вносить вклад в эволюцию увеличения (или снижения) ПЖ. В настоящей работе мы использовали модифицированную версию TribeSim для изучения эволюции ПЖ и старения (определяемого здесь как увеличение уровня смертности с возрастом) в контексте быстрой совместной эволюции культуры и мозга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

TRIBESIM: описание модели. Подробное описание было опубликовано ранее [13], поэтому здесь мы ограничимся кратким изложением основных принципов.

TribeSim – симуляционная модель с анализом на уровне индивида, предназначенная для имитации генетической и культурной эволюции в популяции высокосоциальных животных. Популяция состоит из конкурирующих социальных групп. Максимально возможный размер группы определяется параметром G ; по достижении этого предела группа разделяется на две половины. Члены группы предпринимают совместные усилия по извлечению ресурсов из окружающей среды, конкурируя с другими группами. Мы назвали это «коллективной охотой» [37], хотя в этом контексте можно рассматривать и другие виды сотрудничества, приносящие пользу группе. Ресурсы, приобретенные группой, распределяются затем между членами этой группы. Индивиды конкурируют друг с другом, чтобы увеличить свою долю. Таким образом, существует два уровня конкуренции за ресурсы: между группами и между отдельными особями, что похоже на модель «перетягивания каната», которая ранее использовалась для изучения влияния МГК на эволюцию внутригрупповой кооперации [38]. Результат конкуренции зависит от двух поведенческих признаков, которые могут развиваться генетически и (или) культурно: «эффективности охоты» (ЭО) и «эффективности эгоистичного поступка» [«макиавеллистского» поступка, поступка в духе Макиавелли, коварного, эгоистичного поступка, далее ЭЭП] [39, 40]. Оба признака зависят от культурно передаваемых навыков («мемов»), которые могут быть изобретены с нуля (с фиксированной низкой вероятностью) или приобретены у товарищей по группе через социальное обучение. Все индивиды рождаются с генетически детерминированными начальными значениями ЭО и ЭЭП (10 и 0 соответственно) и без мемов в памяти.

Более высокие значения ЭО приносят пользу группе (ЭО – «кооперативный признак»), потому что количество ресурсов, приобретаемых группой, пропорционально сумме индивидуальных ЭО всех членов группы, которые идут на охоту («охотничье усилие» группы). Чем выше охотничье усилие группы, тем меньше доля других групп. Это приводит к межгрупповой конкуренции, которая, предположительно, была довольно сильной у плейстоценовых гоминин [11]. Внутри групп ресурсы распределяются в соответствии с индивидуальными значениями ЭЭП. ЭЭП – это «эгоистичный признак»: высокая ЭЭП приносит пользу отдельному индивиду, но не группе.

Здесь мы вводим еще один фенотипический признак, Сст (скорость старения), который может развиваться генетически и/или культурно, и новую категорию мемов (мемы Сст). Сст-мемы влияют на возрастной риск смерти и могут как увеличивать, так и снижать выживаемость. Хотя Сст не оказывает прямого влияния на исход конкуренции за ресурсы, она может влиять на него косвенно (см. ниже).

В TribeSim отбор действует на трех уровнях:

1) Групповой отбор. МГК за ресурсы и избирательное выживание, рост и разделение групп приводят к групповому отбору, который способствует развитию кооперативных признаков [41, 42]. Мы можем регулировать интенсивность группового отбора, изменяя параметр G . Например, когда $G = 15$, есть много небольших конкурирующих групп, МГК очень интенсивна, а групповой отбор силен. Когда G превышает максимально возможный размер популяции (например, $G = 2000$), тогда вся популяция представляет собой единую группу, и групповой отбор не идет.

2) Индивидуальный отбор. Внутригрупповая конкуренция за ресурсы приводит к избирательному выживанию и размножению особей. Индивидуальный отбор способствует развитию «эгоистичных признаков», которые приносят пользу отдельному индивиду и могут быть вредными или нейтральными для группы. ЭЭП обычно нейтральна для группы, потому что усиленное размножение особей с более высокой ЭЭП компенсирует плохое воспроизводство особей с более низкой ЭЭП.

3) Отбор мемов. Мемы конкурируют за доминирование в индивидуальной памяти и в культуре группы (пул мемов). Отбор мемов отдает предпочтение мемам, которые распространяются быстрее (тем, которые легче выучить или которые требуют меньшего объема памяти для запоминания) [24]. Судьба мема также зависит от его влияния на индивидуальные и груп-

повые фенотипы. Некоторые категории мемов могут приобретать «вирусные свойства», если они помогают себе распространяться (т.е. если они делают своего носителя более эффективной машиной для распространения мемов). Обучающие (учительские) навыки — один из примеров таких мемов [13].

Особь диплоидные и размножаются половым путем. Пары формируются случайным образом в пределах групп (межгрупповая миграция представляет собой отдельный процесс); пара дает одного потомка, если у родителей достаточно ресурсов; оба родителя вкладываются в потомство; пары формируются каждый год заново.

Эволюционирующая часть генотипа включает гены, отвечающие за объем памяти (ОП), эффективность обучения (ЭОб), ЭО, ЭЭП и Сст. Каждому гену можно присвоить постоянное значение (в этом случае признак не может развиваться генетически) или разрешить мутировать и, следовательно, эволюционировать. Каждая копия гена имеет «значение», которое напрямую транслируется в фенотип: например, если начальное значение гена ОП равно 0, тогда все индивидуумы в популяции изначально имеют нулевую емкость памяти; гетерозиготный индивидуум с двумя копиями гена ОП со значениями 0 и 0,2 имеет ОП, равный 0,1.

Генотипические значения ОП и ЭОб связаны с объемом мозга: их рост приводит к увеличению размера мозга (по умолчанию объем мозга равен $20 + ОП + 30 \times ЭОб$). Это согласуется с эмпирическими корреляциями между объемом мозга и социальным обучением у приматов [32, 33], китообразных [34] и, предположительно, птиц [43]. Объем мозга — дорогостоящий признак, потому что количество ресурсов, необходимых для рождения ребенка, пропорционально объему мозга ребенка. Это согласуется с идеей, что родительские инвестиции значительно увеличиваются в ходе эволюции гоминин наряду с энергетическими и когнитивными потребностями быстрорастущего детского мозга [18, 44].

Мемы хранятся в памяти и влияют на фенотипические признаки ЭО, ЭЭП и Сст. Мемы придумываются редко, их можно передать через социальное обучение и/или забыть. Каждый мем характеризуется своей категорией (ЭО, ЭЭП или Сст), размером (величиной ОП, необходимого для хранения мема) и эффективностью (изменением фенотипического признака индивида, который знает мем). Размер и эффективность положительно коррелируют, но корреляция слаба [24]. Большие мемы могут быть изучены только особями с достаточным количеством свободного ОП; таким образом, размер мема ограничивает его распространение.

ЭОб влияет на вероятность успешной передачи мема независимо от его размера. Причины этого обсуждаются в [13]; предполагается, что ЭОб при таком моделировании помогает понять эволюцию языковых способностей.

Индивидуальный фенотип включает пять вариабельных признаков: ЭО (рассчитывается как сумма генотипического значения ЭО и эффективности всех известных индивиду мемов ЭО), ЭЭП (генотипическое значение ЭЭП плюс суммарная эффективность всех известных мемов ЭЭП), Сст (рассчитывается аналогично; эффективность мемов Сст может быть как положительной, так и отрицательной; это соответствует мемам, ухудшающим и повышающим выживаемость); ЭОб (определена генетически, ЭОб в целом аналогична точности социального обучения, которая, как полагают, важна для коэволюции мозга и культуры [1, 2, 12]; ОП (определен генетически).

Жизнь моделируемой популяции состоит из шагов (лет). Следующие события проходят каждый год:

1) Трата ресурсов на жизнеобеспечение. В новой версии TribeSim стоимость жизнеобеспечения зависит от Сст: нужно потратить дополнительные ресурсы, чтобы снизить риск смерти (например, сделав укрытие или одежду); в противном случае можно сэкономить немного ресурсов, ведя более рискованный образ жизни. Это автоматически приводит к классическому компромиссу между размножением и выживанием [45], потому что дополнительные ресурсы, сэкономленные подверженным риску индивидуумом, скорее всего, будут потрачены на размножение. Введение ресурсной «платы» за повышение выживаемости важно для целей настоящего исследования, потому что (i) в противном случае отбор всегда будет отдавать предпочтение наименьшей возможной Сст, и (ii) все ограничения в TribeSim (например, ограничения на рождаемость и увеличение размера мозга) определяются в основном ограниченностью ресурсов, поэтому логично, что повышенная выживаемость также должна быть ограничена ресурсами. Идея затрат ресурсов на повышение выживаемости ярко иллюстрируется историей трех поросят: два из них сэкономили свои ресурсы, построив дома из соломы и прутьев, но рисковали своими жизнями, а третий потратил много ресурсов на кирпичный дом, увеличивая тем самым свои шансы на выживание. Стоимость жизнеобеспечения в год составляет $40 \times (0,3 - Сст)^2 + 2$. Эта формула гарантирует, что по мере замедления старения дальнейшая эволюция в этом направлении становится все более дорогостоящей.

2) Спонтанное изобретение новых мемов. Индивид изобретает мем данной категории с фиксированной низкой вероятностью (0,0001 в год) независимо от количества разрешенных категорий мемов.

3) Самопроизвольное забывание мемов. Каждый индивид может забыть любой мем с вероятностью 0,01 в год.

4) Коллективная охота. Все особи, обладающие достаточными ресурсами, отправляются на охоту; стоимость действия – 2 ресурса.

5) Раздел ресурсов. Ресурсы, полученные группой, распределяются между всеми членами группы. Это согласуется с традиционным поведением некоторых охотников-собирателей [46], и даже шимпанзе часто делятся мясом после успешной охоты [47]. По умолчанию доли всех равны. Однако если есть индивиды с ЭЭП > 0, они выполняют «макиавеллистские трюки» [манипуляторские, коварные, эгоистичные поступки], чтобы претендовать на большую долю. Затем ресурсы распределяются согласно индивидуальным значениям ЭЭП.

6) Обучение. Каждый индивид случайным образом выбирает себе товарища по группе и пытается выучить имеющийся в его памяти мем. Мем выбирается случайным образом из мемов, известных потенциальному учителю, но не ученику. Если таких мемов нет, или размер выбранного мема превышает размер свободного ОП обучаемого, попытка не удалась. В противном случае вероятность успеха равна ЭОб ученика.

7) Смерть. В новой версии TribeSim мы используем закон Гомпертца в его простейшей форме: вероятность смерти в течение текущего года равна $\text{НУС} \times \exp(\text{Сст} \times (\text{возраст} - 1))$, где НУС (начальный уровень смертности) является константой (в данном исследовании $\text{НУС} = 0,008$); Сст – фенотипический признак, который может развиваться генетически и культурно; возраст – это возраст индивида в годах. Кроме того, индивид может умереть от голода, если он или она не имеет достаточно ресурсов для жизнеобеспечения в течение двух лет подряд (один голодный год часто следует за рождением ребенка и не является смертельным).

8) Размножение. Каждый индивид старше шести лет пытается создать пару с другим членом группы и произвести на свет ребенка. Хотя возраст созревания имеет тенденцию зависеть от ПЖ [48, 49], в центре внимания настоящего исследования находится эволюция ПЖ; поэтому для простоты мы смоделировали фиксированный возраст созревания. Пары образуются только на один год (серийная моногамия). Если в группе нет свободных, еще не образовавших пару особей, попытка не удалась. После того как

пара сформирована, проверяется возможность рождения ребенка. Чтобы произвести на свет ребенка, родители должны потратить количество ресурсов, равное предполагаемому объему мозга ребенка, умноженному на два. Сорок процентов этих ресурсов передаются ребенку. Если у обоих родителей вместе не хватает ресурсов, попытка произвести на свет ребенка не удастся. После того как ребенок родился, при условии, что у родителей остались какие-то ресурсы, 40% из них также передаются ребенку, а оставшаяся часть распределяется поровну между родителями. Равенство родителей в TribeSim напоминает предполагаемое усиление отцовской заботы, снижение полового диморфизма и тенденцию к моногамии и кооперативному размножению у гоминин [14, 16, 50]. Для простоты смоделированные особи в TribeSim не имеют фиксированного пола; любые две особи могут образовать пару и произвести потомство.

9) Деление групп. Если группа превышает свой верхний предел G, она распадается на две равные группы.

10) Межгрупповая миграция. Индивид может покинуть свою группу и присоединиться к другой (случайно выбранной) группе с определенной вероятностью (0,001 в год по умолчанию).

Значения параметров (таблица) были выбраны произвольно на основе логики модели, а также опыта, полученного в результате предварительных прогонов модели (например, генетическое значение ЭО по умолчанию было установлено на 10, чтобы гарантировать, что популяция может выжить даже в отсутствие адаптивных знаний). Не было предпринято никаких попыток смоделировать какие-либо реальные виды приматов или получить количественно точные прогнозы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая эволюция скорости старения (Сст) и других адаптивных признаков (ЭО и ЭЭП). В первой серии симуляций мы отключили культуру (вероятность изобретения мема была установлена на ноль), чтобы исследовать взаимное влияние генетической эволюции Сст и других адаптивных признаков. Некоторые исследователи утверждают, что старение может развиваться как адаптация, направленная на повышение эволюционированности, т.е. на ускорение адаптивной эволюции других признаков [7, 51–54]. Один из гипотетических механизмов такого ускорения – более короткое время смены поколений. Мы задались вопросом, как быстро

Значения параметров по умолчанию

Параметр	Значение по умолчанию	Комментарии
Ресурсы окружающей среды, в год (R)	6000	максимальный объем ресурсов, который можно получить из окружающей среды в год; устанавливает ограничение на размер популяции. При параметрах по умолчанию размер популяции составляет ~ 700–800 особей
Частота мутаций гена, ответственного за объем памяти (ОП), среднее значение эффекта, StDev	0,04; 0; 0,4	ген ОП мутирует с вероятностью 0,04 при передаче от родителя к ребенку; к значению гена добавляется эффект мутации; если результирующее значение выходит за пределы допустимого диапазона (если ОП становится отрицательным), мутация отменяется и попытка повторяется
Скорость мутирования гена эффективности обучения (ЭОб), среднее значение эффекта, StDev	0,04; 0; 0,1	ЭОб варьирует от 0 (нулевой шанс узнать мем) до 1 (100%-ный успех)
Скорость мутирования гена скорости старения (Сст), среднее значение эффекта, StDev	0,04; 0; 0,002	при параметрах по умолчанию Сст обычно находится в диапазоне от 0 (старение отсутствует) до 0,25 (очень быстрое старение)
Частота мутаций гена эффективности охоты (ЭО), среднее значение эффекта, StDev	0,002; 0; 0,5	
Частота мутаций гена эффективности эгоистичного поступка (ЭЭП), среднее значение эффекта, StDev	0,002; 0; 0,1	
Основной объем мозга	20	минимально возможный объем мозга; объем мозга индивида равен 20, когда значения генов ОП и ЭОб являются равными нулю
Фактический объем мозга	$20 + ОП + 30 \times ЭОб$	мозг становится больше с увеличением способностей к социальному обучению
Мемы ЭЭП: среднее значение эффективности, StDev, C, R	1; 1,5; 1; 2	когда изобретен мем ЭЭП, его эффективность устанавливается равной нормально распределенному случайному значению (в случае отрицательного результата попытка повторяется); размер мема – это абсолютное значение эффективности мема, умноженное на C, плюс случайное число с нулевым средним и стандартным отклонением R
Мемы ЭО: среднее значение эффективности, StDev, C, R	4; 6; 0,25; 2	то же, что и предыдущий; эффективность не может быть отрицательной
Сст-мемы: среднее значение эффективности, StDev, C, R	0; 0,03; 5; 2	эффективность мемов Сст может быть как положительной (мемы, препятствующие выживанию), так и отрицательной (мемы, способствующие выживанию)
Вероятность забыть мем	0,01	индивид забывает каждый мем с вероятностью 0,01 в год
Стоимость охоты	2	за участие в охоте у индивида забирается 2 ресурса
Шанс миграции	0,001	вероятность перехода в другую группу (на индивида в год)
Исходное состояние: численность популяции, ресурсы на индивида	10, 20	моделирование начинается с 10 индивидов, каждый из которых обладает 20 ресурсами

будут развиваться ЭО и ЭЭП при фиксированной высокой (Сст = 0,25) или низкой (Сст = 0,03) скорости старения. В TribeSim индивиды и группы участвуют в бесконечной эво-

люционной гонке вооружений друг с другом. Группы всегда конкурируют с другими группами, тем самым способствуя эволюции ЭО путем группового отбора. Внутри групп индивиды

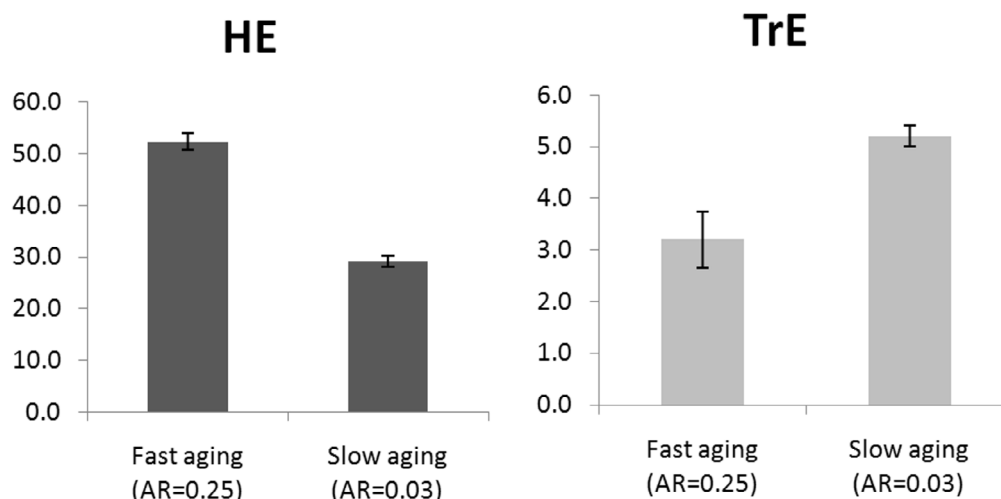


Рис. 1. Генетическая эволюция ЭО (HE) и ЭЭП (TrE) при быстром и медленном старении (AR – скорость старения, Cст) (малое и большое время смены поколений). Приведены средние значения признаков за годы 50 000–80 000 из трех прогонов модели (\pm стандартное отклонение). Диаграммы показывают, что ЭО развивается быстрее при быстром старении, а ЭЭП развивается быстрее при медленном старении. Параметры: генетическая эволюция – ЭО, ЭЭП; культура – нет; $G = 40$

всегда конкурируют со своими товарищами по группе, облегчая тем самым эволюцию ЭЭП посредством индивидуального отбора. Эта гонка никогда не прекращается, и поэтому высокая эволюционируемость явно выгодна эволюционирующим линиям, по крайней мере, в долгосрочной перспективе.

Будут ли ЭО и ЭЭП развиваться быстрее при быстром старении? В этом имитационном эксперименте мы использовали промежуточный уровень МГК ($G = 40$), который гарантирует, что как групповой, так и индивидуальный отбор достаточно эффективны. Результаты показаны на рис. 1.

Моделирование показало, что полезный для группы признак, ЭО, развивается быстрее при быстром старении, чем при медленном старении, как и ожидалось. При этом индивидуально полезный признак, ЭЭП, развивается быстрее, когда старение идет медленно. По-видимому, в этом случае замедляющий эволюцию эффект более медленной смены поколений перевешивается каким-то другим фактором. Природа этого фактора становится ясной, если мы рассмотрим, каким образом ЭЭП влияет на дарвиновскую приспособленность индивидов. Индивиды с более высокой ЭЭП получают большую долю ресурсов, приобретаемых группой, чем их товарищи по группе с более низкой ЭЭП. Это позволяет иметь больше потомства (сокращает интервалы между родами) и снижает риск голода. Первое преимущество одинаково важно и для долгожителей, и для короткоживущих особей, но второе более важно в сообществе долго-

жителей. При $Cст = 0,03$ средняя ПЖ составляет 38–40 лет при текущих параметрах; когда $Cст = 0,25$, средняя ПЖ составляет 12–13 лет. В первом случае конкуренция за ресурсы более острая, и процент смертей от голода выше (17–18% всех смертей); при $Cст = 0,25$ смертей от голода практически не происходит. Более того, в популяции долгожителей с наследственными вариациями ЭЭП наблюдается сильное ресурсное неравенство, что лишает особей с более низкой ЭЭП возможности размножения. Следовательно, в популяции долгожителей ЭЭП находится под более сильным отбором. Оказывается, это более мощная эволюционная сила, чем эффект более быстрой смены поколений. Такая ситуация приводит к более быстрой эволюции ЭЭП в популяции медленно стареющих индивидов.

Таким образом, мы видим, что ускорение старения может ускорить эволюцию некоторых, но не всех адаптивных признаков. Если положительное влияние признака на приспособленность увеличивается с ростом ПЖ, то этот признак может даже быстрее эволюционировать в популяции медленно стареющих индивидов.

Затем мы задались вопросом, может ли старение эволюционировать быстрее (или медленнее) вследствие того, что оно ускоряет развитие других адаптивных признаков. С этой целью мы смоделировали популяцию, в которой два признака ($Cст$ и ЭО или $Cст$ и ЭЭП) эволюционируют генетически, и сравнили ее с популяцией, в которой только $Cст$ эволюционирует генетически; культура отсутствует. Если более быстрое

(или более медленное) старение может эволюционировать специально для ускорения эволюции других признаков, то мы ожидали, что совместная эволюция Сст и ЭО приведет к ускоренному старению, в то время как совместная эволюция Сст и ЭЭП приведет к более медленному старению по сравнению с популяцией, в которой эволюционирует только Сст.

В этом эксперименте, а также в последующих мы использовали три различных уровня МГК: $G = 15$ (сильная МГК и групповой отбор, слабый индивидуальный отбор), $G = 40$ (умеренная МГК, групповой и индивидуальный отбор сопоставимой силы), $G = 2000$ (отсутствие МГК, отсутствие группового отбора, сильный индивидуальный отбор). Результаты моделирования показаны на рис. 2.

Диаграммы показывают, что совместная эволюция с другими признаками не оказывает существенного влияния на эволюцию Сст. Незначительные различия, видимые на диаграмме, не соответствуют вышеприведенным ожиданиям и могут быть объяснены другими факторами (небольшое количество прогонов модели и немного более низкая эффективность отбора по признаку, когда отбирается более одного признака). Таким образом, моделирование не подтвердило идею о том, что скорость старения может изменяться специально для того, чтобы ускорить эволюцию некоторых других адаптивных признаков.

Диаграммы также показывают, что более высокая МГК способствует более быстрому старению, а более низкая МГК способствует более медленному старению. Это связано с тем, что большая ПЖ очень полезна для отдельных индивидов, но не для групп (конкурентоспособность группы несильно зависит от того, насколько быстро сменяются поколения внутри группы). Когда МГК сильна, как индивидуальный, так и групповой отбор работают против чрезмерного потребления ресурсов, необходимых для повышения выживаемости, но когда МГК отсутствует, только индивидуальный отбор выполняет свою работу. С точки зрения «блага отдельного индивида» выгоды от долгой жизни перевешивают ущерб, причиненный затратами на ее продление, в то время как с точки зрения «блага группы» эти затраты не компенсируются. Следовательно, при преобладании группового отбора эволюционирует более быстрое старение, а при преобладании индивидуального отбора — более медленное старение.

Мы можем видеть, что ЭО (групповой полезный признак) эволюционирует лучше, когда МГК сильна ($G = 15$), как и ожидалось. В этом конкретном случае развитие ЭО также ускоря-

ется за счет более быстрого старения. Напротив, ЭЭП (индивидуально полезный признак) эволюционирует лучше в отсутствие МГК, когда индивидуальный отбор является самым сильным ($G = 2000$); медленное старение также способствует развитию ЭЭП.

Влияние эгоистичных и кооперативных культур на генетическую эволюцию старения. Культурные признаки отличаются от генетически детерминированных несколькими важными особенностями [55], две из которых имеют особое значение для текущего исследования. Во-первых, культурные признаки наследуются не только по вертикали (от родителей к детям), но и по горизонтали (от одного индивида к другому). Это означает, что размножение мемов не является неразрывно связанным с размножением генов. В результате мемы могут эволюционировать «эгоистично»: культурная эволюция может порождать признаки, которые снижают дарвиновскую приспособленность индивидов (т.е. ухудшают распространение их генов). Во-вторых, необходимо время, чтобы приобрести культурные признаки посредством социального обучения. Индивиды рождаются с нулевыми знаниями и могут учиться на протяжении всей своей жизни. Чем дольше они живут, тем больше знаний они могут получить и тем сильнее будет фенотипическое выражение культурно обусловленных признаков. Например, охотничье мастерство (ЭО) можно оттачивать в течение всей жизни, что делает пожилых индивидов в среднем более эффективными охотниками, чем молодые.

Нашей следующей задачей было понять, как культура (эгоистичная, кооперативная и комплексная) влияет на эволюцию Сст. Для простоты мы начали с моделирования не естественно эволюционирующей культуры (которая, согласно теории культурного драйва, эволюционирует вместе со способностью к социальному обучению), а стационарной, эволюционирующей только в заданных изначально пределах. Для этого мы установили фиксированные значения ОП = 5 (память, которая может вместить несколько больших мемов или несколько десятков маленьких) и ЭОб = 0,6 (при таком уровне эффективности обучения требуется около 10–20 лет, чтобы заполнить память мемами). Обе характеристики в этом эксперименте были «бесплатными», т.е. не влияли на объем мозга, который всегда был равен 20. С этими параметрами пул мемов популяции быстро (в течение первых сотен лет) заполняется достаточным количеством мемов, чтобы память индивидов не оставалась пустой. Результаты моделирования показаны на рис. 3, а.

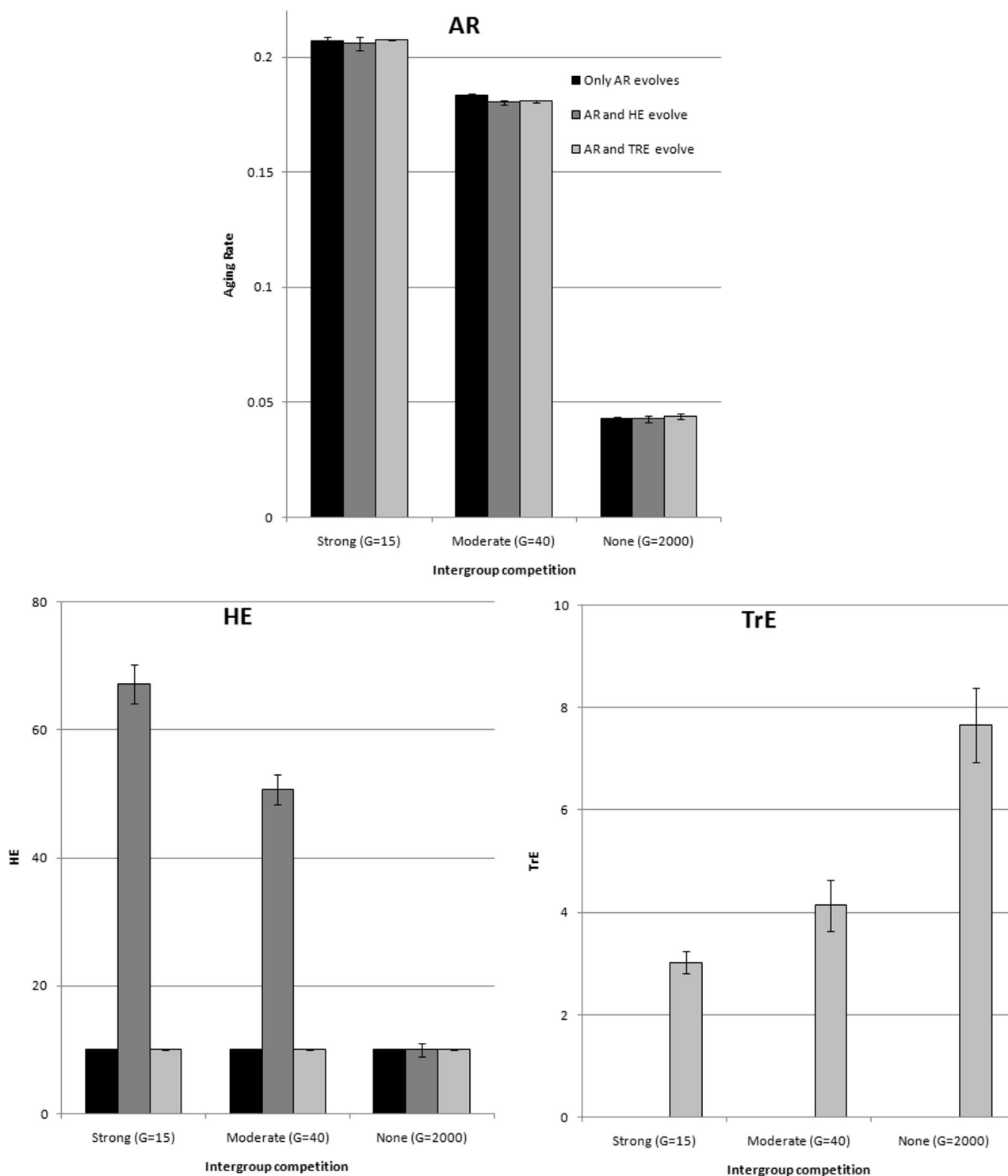


Рис. 2. Генетическая эволюция Сст (AR), ЭО (HE) и ЭЭП (TrE) в трех ситуациях: эволюционирует только Сст, эволюционирует Сст и ЭО, эволюционирует Сст и ЭЭП; культура отсутствует. Показаны средние значения из трех прогонов модели за годы 50 000–80 000 (\pm стандартное отклонение)

На рис. 3 видно, что культура имеет тенденцию способствовать замедлению старения (в каждой группе из четырех столбцов столбцы 2–4 в большинстве случаев ниже столбца 1).

Эгоистичная культура больше способствует этому, когда МГК минимальна (т.е. когда условия для развития такой культуры наиболее благоприятны). И наоборот, кооперативная культура

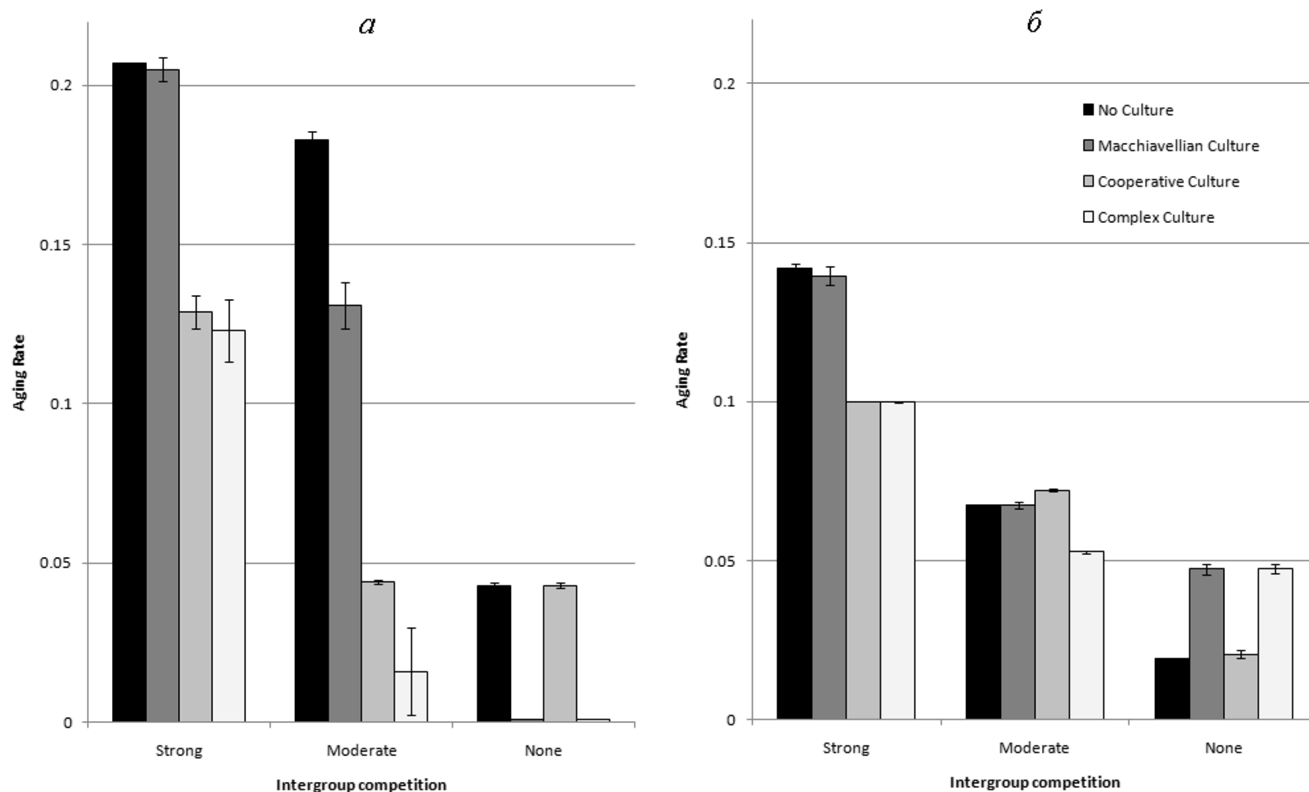


Рис. 3. Генетическая и культурная эволюция Сст. Мозг не эволюционирует (ОП = 5, ЭОб = 0,6, объем мозга = 20). Показаны средние значения из трех прогонов модели за годы 50 000–80 000 (\pm стандартное отклонение). *a* – Генетическая эволюция Сст в четырех ситуациях: культура отсутствует; культура содержит только мемы ЭЭП (эгоистичная культура); культура содержит только мемы ЭО (кооперативная культура); культура содержит оба типа мемов (комплексная культура). *б* – Культурная эволюция Сст в четырех ситуациях: разрешены только мемы Сст (культура отсутствует), мемы Сст и ЭЭП (эгоистичная культура), мемы Сст и ЭО (кооперативная культура), мемы Сст, ЭЭП и ЭО (комплексная культура). Генотипический (врожденный) уровень Сст – 0,1

способствует более медленному старению наиболее эффективно, когда МГК сильна (что означает, что условия благоприятны для развития кооперативной культуры). Комплексная культура суммирует эффекты обеих специализированных культур, усиливая отбор на замедление старения при любом уровне МГК.

Два исключения легко объяснить. В первом случае (сильная МГК, эгоистичная культура, столбец 2 в группе 1) культура развивается плохо, потому что при сильной МГК эффективность индивидуального отбора, поддерживающего «эгоистичные» признаки, мала. Соответственно, влияние культуры на эволюцию Сст незначительно. Во втором случае (без МГК, кооперативная культура, столбец 3 в группе 3) нет группового отбора для поддержки полезных для группы признаков, таких как ЭО. Соответственно, культура развивается плохо, и, что наиболее важно, она не адаптивна в эволюционном смысле, потому что ЭО не поддерживается отбором в отсутствие МГК. Такая «адаптивно нейтральная» культура, как и следовало

ожидать, никак не влияет на эволюцию старения.

Почему культура, как правило, способствует эволюции замедленного старения (рис. 3, *a*), тогда как генетическая эволюция тех же фенотипических признаков (ЭО и ЭЭП) не влияет на эволюцию Сст (рис. 2)? Причина в том, что генетически детерминированные признаки являются врожденными, а для овладения культурно детерминированными признаками требуется время. При наличии кооперативной культуры (мемы ЭО) индивиды постепенно становятся все более и более умелыми охотниками на протяжении всей своей жизни. В то же время они становятся лучшими хранителями и распространителями полезных знаний (охотничьих навыков). Следовательно, чем дольше живут особи, тем лучше для группы: в ней будет больше хороших охотников и больше полезных знаний. Следовательно, групповой отбор способствует более медленному старению.

В случае «макиавеллистской» (далее – эгоистичной) культуры (мемов ЭЭП) индивиды в

течение жизни становятся все более и более изощренными манипуляторами, эгоистами и интриганами. Это позволяет им получать больше ресурсов и, следовательно, производить больше потомства и с меньшей вероятностью умереть от голода. Следовательно, при наличии эгоистичной культуры (но не врожденных «эгоистичных инстинктов») дарвиновская приспособленность индивидов растет с большим ускорением по мере того, как увеличивается их ПЖ. Следовательно, индивидуальный отбор способствует увеличению ПЖ.

Интересно, что в отсутствие МГК чрезмерное замедление старения в сочетании с эгоистичной культурой (столбец 2 в группе 3, рис. 3, а) приводит к вымиранию популяции при параметрах, используемых по умолчанию (уровень врожденной ЭО равен 10). Чтобы завершить этот эксперимент, нам пришлось удвоить уровень врожденной ЭО (ЭО = 20), что аналогично искусственному кормлению популяции, неспособной прокормить себя. Механизм вымирания следующий: увеличение ПЖ усиливает конкуренцию за ресурсы, а эгоистичная культура делает распределение этих ресурсов чрезвычайно неравномерным (сильное неравенство ресурсов). Молодые особи почти ничего не получают, пока не выучат достаточно мемов ЭЭП. Те немногие, кому посчастливилось быстро изучить эффективные мемы ЭЭП, живут долго и успешно размножаются, но большинство молодых индивидов умирают из-за нехватки ресурсов. Возникает общество «алчных и хитрых должителей и голодающей молодежи». Острая нехватка ресурсов приводит к снижению доли особей, участвующих в коллективной охоте. Охота — дорогостоящее мероприятие, на которое индивид тратит два ресурса; если у него нет этих ресурсов, он не ходит на охоту. Уменьшение количества охотников можно было бы компенсировать увеличением охотничьего мастерства, но в данном случае это невозможно, так как врожденный уровень ЭО не развивается, и нет никаких мемов ЭО. В результате срывается деструктивная положительная обратная связь (увеличивается голод → меньше охотников → голод увеличивается еще больше), что заканчивается вымиранием популяции. Катастрофа начинается в тот момент, когда общее количество охотничьих усилий популяции становится недостаточным для добычи всех 6000 ресурсов, ежегодно предоставляемых окружающей средой. Конечно, это возможно только при отсутствии МГК. Если групповой отбор работает, он предотвратит катастрофу, благообразно отбраковав группы, в которых замедление старения и неравенство ресурсов зашли слишком далеко.

Именно это и происходит, например, в ситуации «эгоистичная культура, $G = 40$ » (столбец 2 в группе 2, рис. 3, а): групповой отбор не позволяет слишком сильно замедлить старение.

Культурная эволюция скорости старения. Посмотрев, как культура влияет на генетическую эволюцию S_{st} , мы повторили предыдущий эксперимент, на этот раз позволив признаку развиваться культурно, а не генетически. Для этого мы запретили мутации гена S_{st} (фиксированное значение генотипа $S_{st} = 0,1$) и ввели новую категорию мемов: мемы S_{st} . Эти мемы могут как увеличивать, так и уменьшать S_{st} . Первое соответствует рискованному поведению, которое позволяет индивиду экономить ресурсы или, что то же самое, получать дополнительные ресурсы в обмен на повышенный риск смерти («мемы соломенных хижин»). Второе соответствует трате дополнительных ресурсов для минимизации риска смерти («мемы кирпичных домов»).

Мы смоделировали те же три уровня МГК ($G = 15, 40, 2000$) и четыре варианта культуры: культура отсутствует (только S_{st} -мемы), эгоистичная культура (мемы S_{st} и ЭЭП), кооперативная культура (мемы S_{st} и ЭО), комплексная культура (мемы S_{st} , ЭЭП и ЭО). Остальные параметры были такими же, как в предыдущем эксперименте.

Мы уже знаем, к каким стабильным уровням стремится генетическая эволюция S_{st} с этими параметрами (рис. 3, а). Другими словами, мы знаем эволюционные оптимумы (или эволюционно стабильные состояния) S_{st} с точки зрения генов. Будет ли культурная эволюция S_{st} приводить к тем же стабильным состояниям? Результаты моделирования показаны на рис. 3, б.

Мы видим, что МГК влияет на культурную и генетическую эволюцию S_{st} аналогичным образом: сильная МГК способствует культурной эволюции высокой S_{st} (это позволяет группе экономить ресурсы), а слабая МГК способствует культурной эволюции низкой S_{st} . Однако то, как эгоистичные и кооперативные культуры влияют на культурную эволюцию S_{st} , сильно отличается от того, что мы наблюдали в случае генетической эволюции S_{st} . У этих различий есть несколько причин.

Первая причина заключается в том, что в культурной эволюции важную роль играет конкуренция между мемами за доминирование в памяти индивидов и в групповом пуле мемов. Косвенные аналоги этому можно найти в генетической эволюции в природе (например, компромисс между различными адаптивными признаками), но в TribeSim это не так. Например, аллели гена ЭЭП конкурируют друг с другом, но не с

аллелями генов ЭО или Сст, и эволюция врожденных эгоистичных способностей никоим образом не ограничивает эволюцию врожденных охотничьих способностей. Мемы разных категорий, напротив, конкурируют за одни и те же ресурсы: носителей (индивидов), объем их памяти и время, которое они тратят на обучение.

Вторая причина заключается в том, что определенные категории мемов могут стать вирусными, т.е. они могут ускорить свое собственное распространение, превратив своих носителей в более эффективные «машины для хранения и распространения мемов». Сст-мемы с негативным эффектом («мемы кирпичных домов») являются типичным примером вирусных мемов, поскольку они продлевают жизнь индивидов. Индивиды-долгожители накапливают в своей памяти больше мемов, дольше хранят их и передают большему количеству подражателей (учеников). Следовательно, при прочих равных, «мемы кирпичных домов» распространяются быстрее и побеждают в конкуренции «мемы соломенных хижин». Из-за этого культурная эволюция Сст часто приводит к более низким фенотипическим значениям Сст, чем это оптимально с точки зрения генов (ниже эволюционно стабильного состояния, характерного для генетической эволюции Сст).

Третья причина заключается в том, что большая ПЖ способствует культурному развитию, а короткая – тормозит [13]. Следовательно, при прочих равных условиях в обществе долгожителей любые культурно обусловленные фенотипические признаки развиваются сильнее, чем в обществе короткоживущих особей.

Давайте рассмотрим более подробно 12 ситуаций, показанных на рис. 3, б (столбцы 1–12), чтобы понять, как работают эти факторы. Следует помнить, что уровень генотипической (врожденной) Сст фиксирован и равен 0,1, а значение фенотипической Сст можно изменить только путем изучения мемов Сст.

№ 1: Сильная МГК; разрешены только мемы Сст. Как мы знаем, в этой ситуации генетическая эволюция Сст стремится к $S_{ст} \approx 0,21$ (рис. 3, а, столбец 1). Сильная МГК делает экономию ресурсов очень актуальной для групп. Групповой отбор поддерживает группы с низкой ПЖ, потому что короткоживущие особи тратят меньше ресурсов за год. В ходе культурной эволюции (рис. 3, б, столбец 1) устанавливается более низкий уровень Сст ($S_{ст} \approx 0,14$), но он все еще выше исходного генотипического уровня, равного 0,1. Это означает, что в конкурирующих группах под влиянием культурного группового отбора [42] формируется «культура соломенных хижин». Конечный уровень Сст получается ни-

же, чем при генетической эволюции, потому что «мемы соломенных хижин» сокращают жизнь своих хозяев, тем самым препятствуя своему собственному распространению. Поэтому им сложно конкурировать с «мемами кирпичных домов», которые, наоборот, сами помогают себе распространяться (являются вирусными).

№ 2: Сильная МГК; разрешены мемы Сст и ЭЭП. Сильная МГК приводит к слабому развитию «макиавеллистской» (эгоистичной) культуры. В результате мемы Сст с положительным эффектом («мемы соломенных хижин»), поддерживаемые мощным групповым отбором, вытесняют мемы ЭЭП из пула мемов. Следовательно, эгоистичная культура не влияет на конечный уровень Сст, который оказывается таким же, как и в предыдущем случае (около 0,14).

№№ 3, 4: Сильная МГК; разрешены мемы Сст и ЭО или Сст, ЭЭП и ЭО. Сильный культурный групповой отбор поддерживает группы с эффективной кооперативной (охотничьей) культурой. В результате эта культура сильно развивается, и мемы ЭО почти полностью вытесняют мемы Сст и ЭЭП из группового пула мемов. Культура Сст не может развиваться вообще, а фенотипический уровень Сст остается на исходном, генетически детерминированном уровне (0,1). Этому также способствует слабость группового отбора в пользу «мемов соломенных хижин», поскольку эволюционный оптимум в генетической эволюции Сст с этими параметрами (кооперативная культура и $G = 15$) составляет примерно 0,12–0,13 (рис. 3, а, столбцы 2 и 3), что лишь немного превышает врожденный генотипический уровень Сст в текущем эксперименте (0,1). Поэтому групповой отбор на снижение ПЖ в этой ситуации не очень силен. Более важны охотничьи навыки, для приобретения которых требуется время (т.е. более продолжительная жизнь).

№ 5: Умеренная МГК; разрешены только мемы Сст. В этом случае устанавливается уровень Сст $\approx 0,07$, что ниже исходного генотипического уровня (0,1) и намного ниже уровня, к которому стремится генетическая эволюция Сст в тех же условиях (0,18, рис. 3, а, столбец 5). Первое означает, что группы развили культуру «кирпичных домов». Второе означает, что эта культура развивалась, несмотря на тот факт, что для отдельных особей и групп было бы более выгодно (с точки зрения дарвиновской приспособленности) иметь более низкую ПЖ, т.е. иметь «культуру соломенных хижин». Очевидно, это результат «эгоизма» или вирусных свойств «мемов каменных домов» (см. выше).

№№ 6–8: Умеренная МГК; разрешены мемы Сст и ЭЭП, Сст и ЭО или Сст, ЭЭП и ЭО. В

случае генетической эволюции S_{st} с этими параметрами любая культура (эгоистичная, кооперативная или комплексная) приводит к снижению S_{st} (на рис. 3, а столбцы 6–8 ниже столбца 5). При культурной эволюции этого не наблюдается: конечный уровень S_{st} остается примерно таким же, как и в предыдущей ситуации (0,05–0,07; рис. 3, б, столбец 5). Причина кроется в балансе двух эволюционных сил. С одной стороны, эгоистичная и/или охотничья культура способствует индивидуальному и/или групповому отбору на долголетие. С другой стороны, эгоистичные и охотничьи мемы, поддерживаемые отбором, распространяются в пуле мемов и, таким образом, ограничивают возможности распространения «мемов кирпичных домов».

№№ 9, 11: Отсутствие МГК; допускаются мемы S_{st} или S_{st} и ЭО. В отсутствие МГК культура охоты не поддерживается отбором, мемы ЭО не распространяются и не влияют на конечный уровень S_{st} , поэтому эти две ситуации похожи. Конечный уровень S_{st} очень низкий (0,019–0,020). Это значительно ниже, чем в случае генетической эволюции S_{st} в тех же условиях (0,043). Причина опять же в «эгоизме» S_{st} -мемов с негативным эффектом (мемы «кирпичных домов»). Продлевая жизнь индивидов, эти мемы помогают себе распространяться. В результате индивиды живут дольше, чем было бы оптимально с точки зрения их дарвиновской приспособленности.

№№ 10, 12: Отсутствие МГК; разрешены мемы S_{st} и ЭЭП или S_{st} , ЭЭП и ЭО. В отсутствие МГК мемы ЭО не поддерживаются отбором и не влияют на окончательный уровень S_{st} , как уже упоминалось, поэтому эти две ситуации похожи. Конечный уровень S_{st} составляет 0,047–0,048, что значительно выше, чем в случае генетической эволюции S_{st} в этих условиях (0,001). Это также выше, чем в случае культурной эволюции S_{st} в отсутствие эгоистичной культуры (0,019–0,020, см. выше). Причина в чрезвычайно сильном развитии эгоистичной культуры с этими параметрами. Мемы ЭЭП заполняют значительную часть пула мемов (объем которого ограничен фиксированными значениями ОП и ЭОБ) и тем самым препятствуют развитию культуры «кирпичных домов». Сильное развитие эгоистичной культуры при этих параметрах объясняется тем, что долгая жизнь индивидов приводит к нехватке ресурсов, а сама эгоистичная культура создает сильное ресурсное неравенство («общество жадных, хитрых долгожителей и голодающей легкомысленной молодежи»). Сочетание этих двух факторов приводит к резкому увеличению доли смертей от голода. Эта доля увеличивается до 62–65% от общего

числа смертей за год (при отсутствии эгоистичной культуры в ситуациях 9 и 11 она составляет менее 1%). В таких обстоятельствах лучшая защита от преждевременной смерти обеспечивается не «мемами кирпичных домов» (которые фактически увеличивают потребность индивида в ресурсах), а мемами ЭЭП, которые предоставляют индивиду дополнительные ресурсы. Эгоистичные мемы, продлевая жизнь индивидов, приобретают вирусные свойства и распространяются еще быстрее, вытесняя S_{st} -мемы из пула мемов и тем самым препятствуя развитию культуры «кирпичных домов».

При отсутствии охотничьих мемов (ситуация 10) популяция вымирает так же, как и в случае генетической эволюции S_{st} с теми же параметрами (см. выше). Для завершения этого модельного эксперимента нам пришлось повысить уровень врожденной ЭО (с 10 до 20). Если охотничьи мемы разрешены (ситуация 12), то популяция выживает. Хотя охотничья культура в отсутствие МГК не поддерживается отбором, некоторые мемы ЭО все же распространяются из-за того, что можно назвать «культурным дрейфом», феноменом, который особенно сильно выражен в отсутствие МГК [13]. В результате средний уровень ЭО превышает 10, и популяция не достигает фатального порога, когда общее охотничье усилие популяции становится недостаточным для извлечения всех 6000 ресурсов, ежегодно обеспечиваемых окружающей средой.

Генно-культурная эволюция S_{st} . До сих пор мы сравнивали генетическую и культурную эволюцию S_{st} , рассматривая их по отдельности. Однако в реальном антропогенезе эти процессы, скорее всего, протекали параллельно. Есть основания полагать, что существовала как генетическая эволюция S_{st} (например, максимальная ПЖ *Homo sapiens* более чем вдвое выше, чем максимальная ПЖ других человекообразных обезьян [56]), так и культурная эволюция. Очевидно, что человечество накопило огромное количество знаний, обычаев, навыков, социальных практик и норм, влияющих на выживание и жизнеспособность [4–7].

В TribeSim, если S_{st} разрешено эволюционировать обоими способами одновременно, разворачивается сложный процесс генно-культурной эволюции признака. Генетические изменения в S_{st} влияют на развитие культурных элементов, влияющих на S_{st} , и наоборот. Рассмотрим ход генно-культурной эволюции S_{st} в двух ситуациях, различающихся направлением «эволюционных интересов» (положением эволюционных стабильных состояний или оптимумов) генов S_{st} и мемов S_{st} .

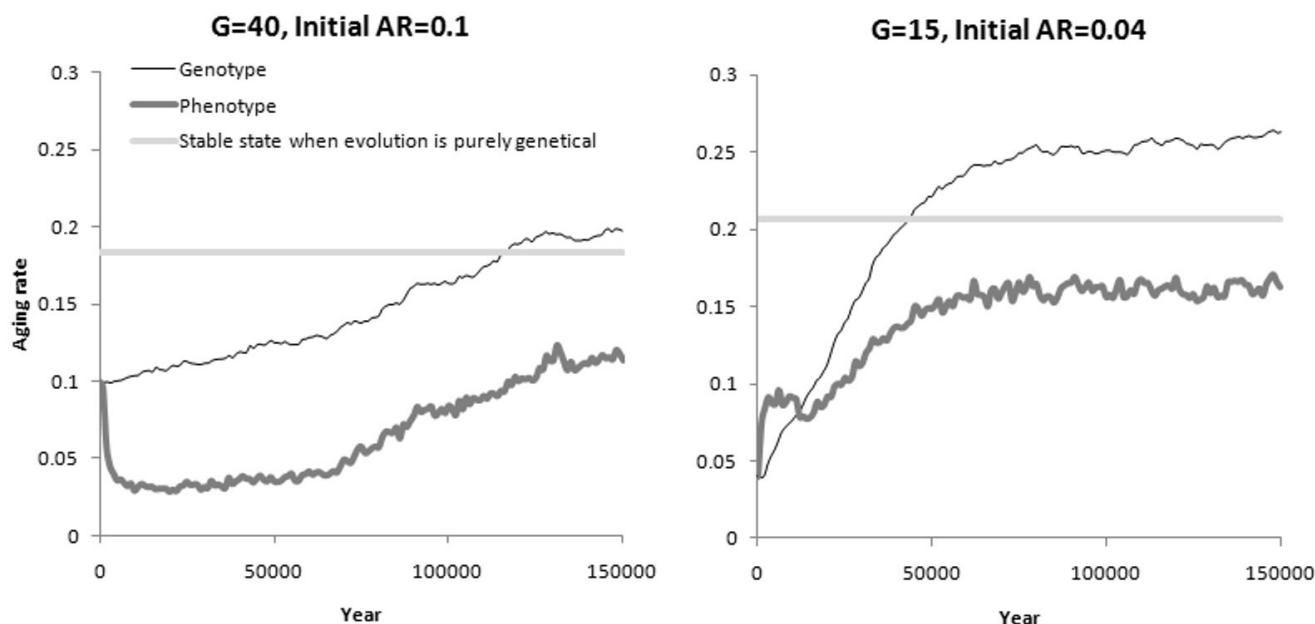


Рис. 4. Генно-культурная эволюция Сст (AR). Тонкая линия – генотипическое значение Сст, жирная линия – фенотипическое значение Сст. Прямая горизонтальная линия отмечает стабильное состояние признака, к которому генетическая эволюция Сст стремится в тех же условиях без культуры. Разница между фенотипом и генотипом отражает влияние культуры. Эта разница положительная (фенотипическое значение Сст выше генотипического), когда преобладает «культура соломенных хижин», и отрицательная, когда преобладает «культура кирпичных домов». Показаны средние значения из трех прогонов модели

1) «Интересы» генов и мемов изначально разнонаправлены. Параметры: генетическая эволюция Сст (остальные гены фиксированы); культурная эволюция Сст (другие мемы запрещены); исходный генотипический уровень Сст равен 0,1; $G = 40$ (умеренная МГК).

Из предыдущих экспериментов мы уже знаем, что при таких параметрах генетическая эволюция Сст, если ей не мешают другие факторы, стремится к равновесному уровню около 0,18, в то время как культурная эволюция из-за способности «мемов кирпичных домов» облегчать собственное распространение стремится к более низкому уровню, около 0,07.

В случае генно-культурной эволюции мемы начинают сдвигать признак вниз, в то время как гены пытаются сдвинуть его вверх и компенсировать влияние культуры (рис. 4, график слева). Культура в этом случае играет роль неадаптивной фенотипической пластичности, что способствует усиленной генетической эволюции признака в направлении, противоположном направлению пластических изменений [57]. Другими словами, поскольку культура уменьшает значение признака, гены вынуждены увеличивать его еще сильнее. Это явление известно как генетическая компенсация [58]. Генно-культурный эволюционный процесс требует значительного времени для того, чтобы прийти в стационарное

состояние, отчасти потому, что культура увеличивает изменчивость фенотипического проявления признака, и, таким образом, отбор оказывается менее эффективным. В конце концов, генотипическое значение признака поднимается выше уровня, к которому стремится чисто генетическая эволюция Сст в тех же условиях. В этом случае воздействие культуры всегда направлено на снижение фенотипического значения Сст, т.е. формируется и сохраняется культура «кирпичных домов».

2) «Интересы» генов и мемов изначально однонаправлены. Параметры: генетическая эволюция Сст (остальные гены фиксированы); культурная эволюция Сст (другие мемы запрещены); исходный генотипический уровень Сст равен 0,04; $G = 15$ (сильная МГК).

В этом случае генетическая эволюция Сст в отсутствие культуры стремится к 0,21, а культурная эволюция в отсутствие генетической эволюции стремится к 0,14. Оба уровня значительно выше, чем исходный генотипический уровень Сст в текущем эксперименте (0,04). Следовательно, на начальном этапе и мемы, и гены должны стремиться к увеличению Сст.

Действительно, в этой ситуации сначала быстро эволюционирует культура «соломенных хижин» (рис. 4: в левой части второго графика фенотипический уровень Сст выше, чем гено-

типический уровень). Генетический уровень $S_{ст}$ также растет, хотя и более медленными темпами. Достаточно скоро этот рост приводит к тому, что культура сначала становится нейтральной (мемы «соломенных хижин» и «кирпичных домов» уравнивают друг друга), а затем развивается полноценная культура «кирпичных домов». Это происходит задолго до того, как генотипическое или фенотипическое значение $S_{ст}$ приближается к 0,21 или даже 0,14, что объясняется вирусными свойствами мемов «кирпичных домов» (эти мемы, как мы помним, помогают себе распространяться, потому что продлевают жизнь их носителям). Эгоистичная эволюция мемов сдвигает уровень $S_{ст}$ ниже генетического эволюционного оптимума.

В результате в обоих случаях, показанных на рис. 4, формируется общество, в котором молодые индивиды ведут рискованный образ жизни, тем самым получая дополнительные ресурсы, и у них есть генетическая предрасположенность к этой рискованной жизни. Но с возрастом индивиды приобретают знания и навыки, которые делают жизнь безопаснее, хотя и требуют больших ресурсных затрат. Это похоже на то, что мы наблюдаем во многих человеческих популяциях.

Генетическая эволюция $S_{ст}$ и культурный драйв. До сих пор мы исследовали влияние культуры на эволюцию ПЖ и старение с фиксированными (а значит, не эволюционирующими) значениями объема памяти (ОП), эффективности обучения (ЭОб) и объема мозга. Однако в реальном антропогенезе специфические для человека эволюционные изменения ПЖ и $S_{ст}$, скорее всего, происходили на фоне быстро эволюционирующего мозга и развивающейся культуры.

Нашей следующей задачей было смоделировать эволюцию $S_{ст}$ в контексте культурного драйва (самоподдерживающейся коэволюции мозга, культуры и социального обучения). Программа TribeSim изначально была разработана специально для изучения культурного драйва [13].

Было высказано предположение, что в автосимбиотической совместной эволюции мозга и культуры может присутствовать дополнительная петля положительной обратной связи через увеличение ПЖ. Культурное развитие ведет к увеличению ПЖ (как за счет культурно передаваемых навыков, которые продлевают жизнь, так и за счет отбора на долголетие, которому способствует культура). В свою очередь, долгая жизнь особей способствует еще большему развитию культуры, что стимулирует дальнейшее развитие мозга [1, 11, 12, 28–30]. Ранее мы показали с помощью TribeSim, что увеличение ПЖ

индивидов действительно способствует увеличению размера мозга и культурному развитию [13], но еще не моделировали эволюцию ПЖ (или скорости старения $S_{ст}$) в контексте культурного драйва.

Чтобы посмотреть, как коэволюция мозга и культуры взаимодействует с эволюцией $S_{ст}$, мы использовали следующие параметры: генетическая эволюция $S_{ст}$, ОП и ЭОб; начальные значения: $S_{ст} = 0,1$, ОП = 0, ЭОб = 0. ОП и ЭОб являются дорогостоящими признаками в том смысле, что их рост приводит к увеличению объема мозга (который равен $20 + ОП + 30 \times ЭОб$), а увеличение объема мозга повышает ресурсную стоимость размножения.

Мы смоделировали процесс при трех различных уровнях МГК ($G = 15, 40$ и 2000) и четырех вариантах культуры: без культуры, эгоистичной, кооперативной и комплексной. Сначала рассмотрим подробно ход процесса при $G = 40$ и комплексной культуре (рис. 5), а затем более кратко остановимся на остальных 11 комбинациях параметров (рис. 6, а).

На рис. 5 показано, что при эволюционирующей $S_{ст}$ возникает гораздо более мощный культурный драйв, чем при $S_{ст}$, зафиксированной на относительно высоком уровне ($S_{ст} = 0,1$): социальное обучение (ОП и ЭОб, от которых зависит объем мозга) и культура, особенно эгоистичная, эволюционируют сильнее. Это связано, прежде всего, с увеличением ПЖ (долгожители лучше хранят и распространяют знания), а во-вторых, с усилением развития эгоистичной культуры. Последнее на определенном этапе формирует положительную обратную связь с увеличением доли смертей от голода. Мемы ЭЭП усугубляют неравенство ресурсов, что приводит к увеличению доли смертей от голода. Это, в свою очередь, приводит к появлению сильного «жизнеспасающего» эффекта у мемов ЭЭП и, как следствие, к еще большему распространению мемов ЭЭП и еще большему неравенству ресурсов. В то же время развитие эгоистичной культуры стимулирует отбор на улучшение способностей к социальному обучению, что приводит к увеличению размера мозга.

В данном случае культурный драйв сначала запускается мемами ЭО, которые повышают конкурентоспособность групп. Объем памяти и эффективность обучения изначально находятся на нулевом уровне, но гены ОП и ЭОб мутируют, и поэтому в популяции появляются особи с ненулевыми значениями этих признаков. Пока в пуле мемов нет адаптивных знаний, гены ОП и ЭОб с ненулевыми значениями ведут себя как слабавредные аллели в равновесии мутации—от-

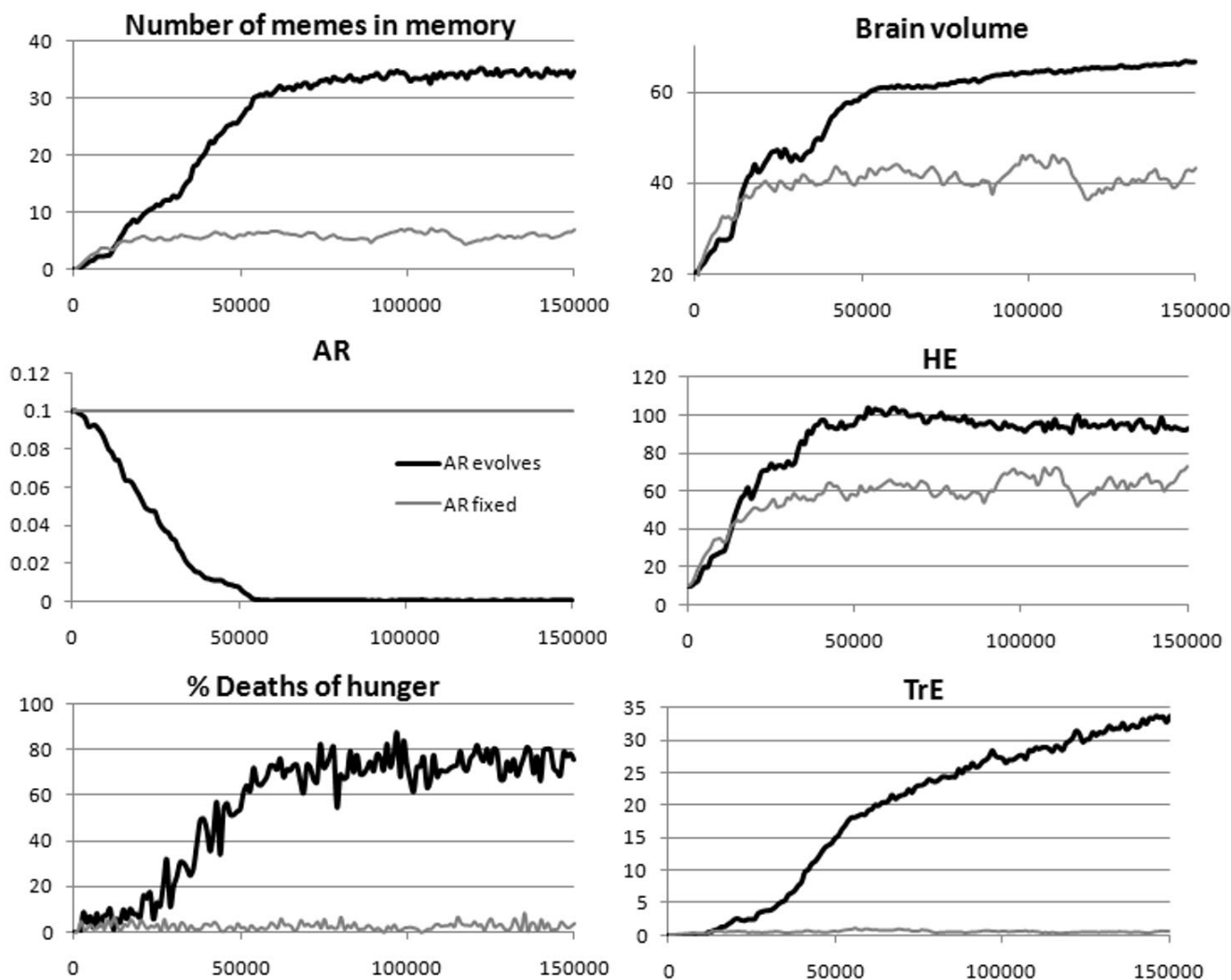


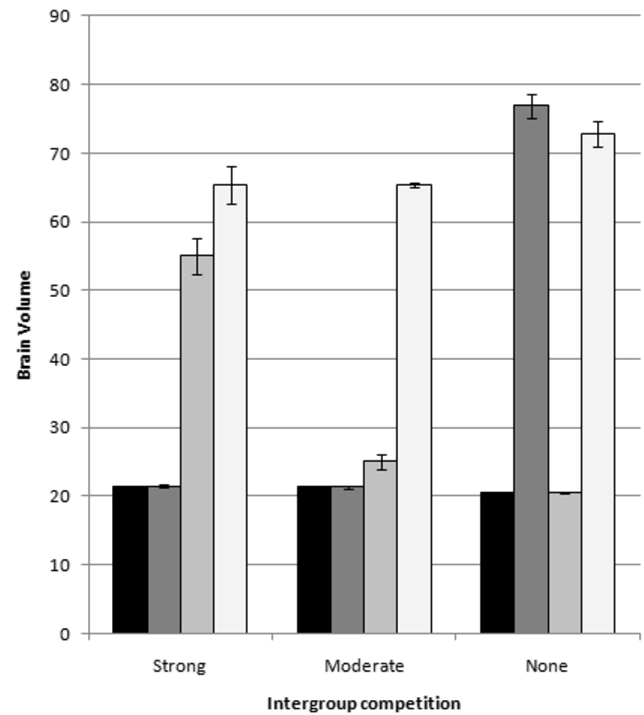
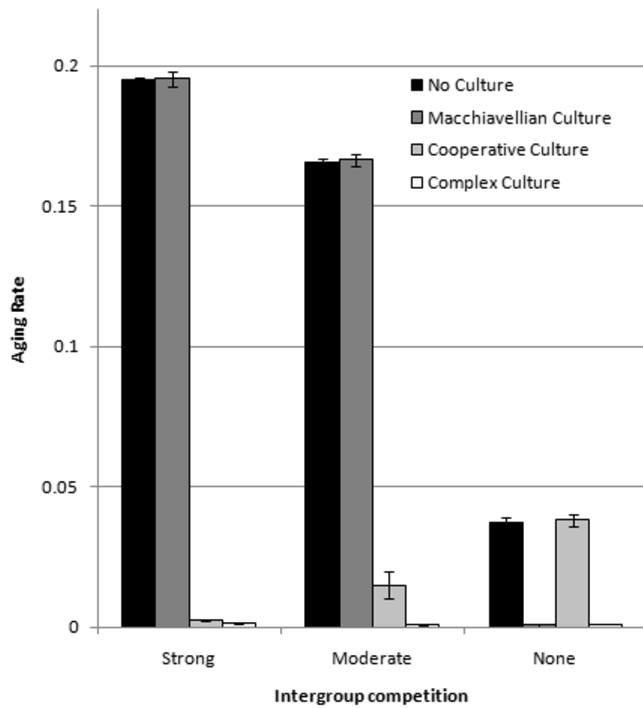
Рис. 5. Культурный драйв (автокаталитическая совместная эволюция мозга, социального обучения и культуры) с фиксированной или эволюционирующей Сст (AR). Параметры: генетическая эволюция ОП, ЭОб (или ОП, ЭОб и Сст); культурная эволюция ЭЭП (TrE) и ЭО (HE); $G = 40$; начальный уровень Сст равен 0,1. Показаны средние значения из трех прогонов модели

бор: они немного снижают приспособленность (учиться нечему, но размножение обходится дороже), но отбор не может вычистить все слабостранные аллели из генофонда. Как только хотя бы один достаточно простой (умещающийся в небольшой памяти), но эффективный мем ЭО появляется в пуле мемов, может начаться отбор на лучшее социальное обучение (группы, в которых есть индивиды, которые могут выучить и запомнить этот мем, получают преимущество, и гены более высоких значений ОП и ЭОб начинают распространяться).

На начальном этапе (первые 10 000–20 000 лет) культурный драйв поддерживается распространением мемов ЭО и групповым отбором. Развитие кооперативной культуры приводит к более сильному отбору на увеличение ПЖ,

и Сст начинает быстро снижаться. Чуть позже (через 20 000–30 000 лет после начала моделирования) старение замедляется настолько, что возникают предпосылки для развития эгоистичной культуры (долгоживущие особи получают больше пользы от этой культуры, чем короткоживущие). Эгоистичная культура еще больше усиливает отбор на увеличение ПЖ, потому что она делает долгую жизнь более полезной, и Сст продолжает быстро сокращаться. Снижение Сст в сочетании с развитием эгоистичной культуры приводит к дефициту ресурсов и увеличению ресурсного неравенства, что проявляется в увеличении доли смертей от голода. Это создает положительную обратную связь, о которой говорилось выше, что дает дополнительный импульс развитию эгоистичной культуры. Обе культуры,

a



b

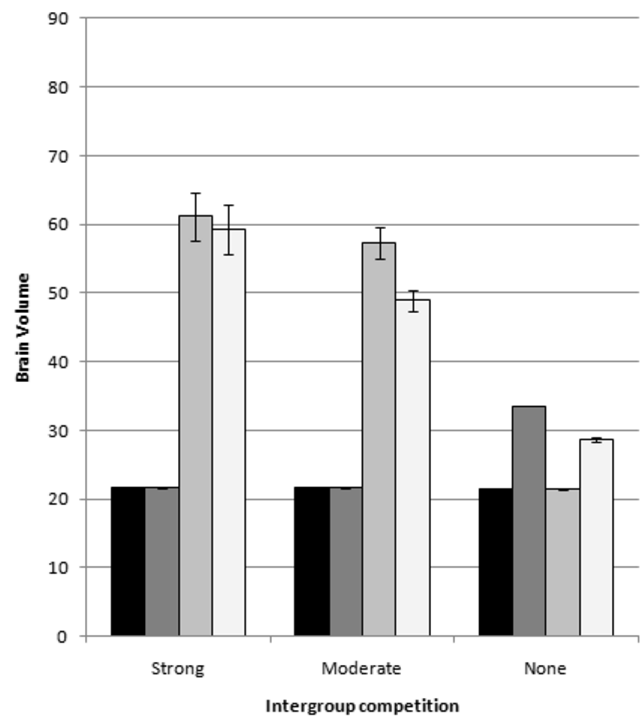
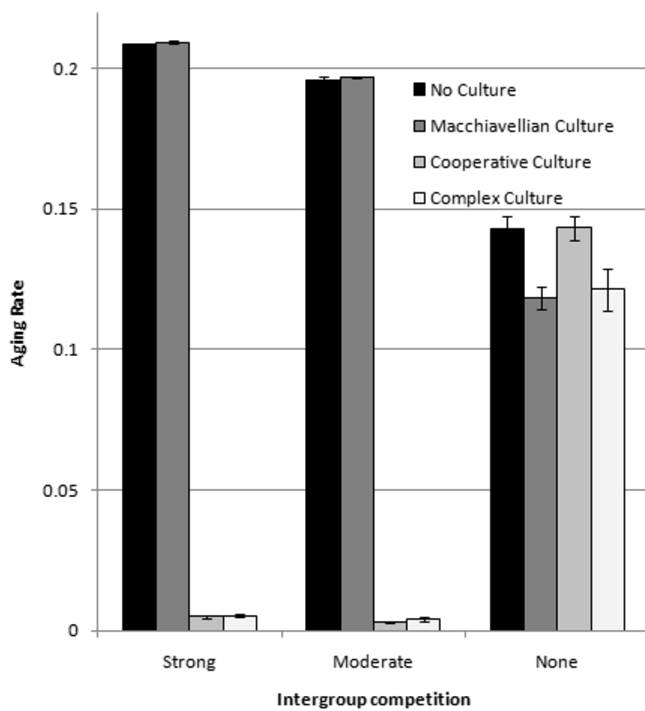


Рис. 6. Культурный драйв (автокаталитическая коэволюция мозга и культуры) и генетическая эволюция Ст. Показаны средние значения Ст (левые диаграммы) и объема мозга (20 + ОП + 30 ×ЭОб, правые диаграммы) при трех уровнях МГК и четырех вариантах культуры за годы 100 000–150 000 из трех прогонов модели (± стандартное отклонение). *a* – Особи размножаются на протяжении всей жизни (репродуктивный период от 6 лет до смерти), *b* – репродуктивный период от 6 до 18 лет

кооперативная и эгоистичная, стимулируют эволюцию социального обучения, что, в свою очередь, способствует дальнейшему культурному развитию.

Если Сст не эволюционирует, эгоистичная культура при этих параметрах не развивается, второй этап культурного драйва не наступает, мозг и социальное обучение эволюционируют слабее, и их развитие раньше выходит на стационарный уровень.

Как мы видели из результатов предыдущих экспериментов, с этими параметрами и без культуры Сст стабилизируется на уровне около 0,18 (рис. 3, а, столбец 5). При комплексной культуре, но без эволюции мозга, Сст стабилизируется на уровне 0,016 (рис. 3, а, столбец 8). Здесь мы видим, что в контексте культурного драйва Сст снижается почти до нуля (рис. 5). Это означает, что не только увеличение ПЖ ведет к более сильному культурному развитию, но и культурное развитие способствует эволюции более долгой жизни. Таким образом, моделирование подтвердило теоретическую возможность петли положительной обратной связи, которая способствует развитию мозга и социального обучения за счет эволюции более медленного старения или более длительной жизни. Этот цикл работает, даже если лишь небольшой части индивидов удается реализовать свою врожденную способность жить долго, а большинство (в данном случае около 75%) индивидов умирает преждевременно из-за нехватки ресурсов.

На рис. 6, а показаны значения Сст и объема мозга (средние уровни за 100 000–150 000 лет) для симуляций с культурным драйвом, эволюционирующей Сст, трех уровней МГК и четырех вариантов культуры.

Культурный драйв имел место в 6 случаях из 12 (на что указывает объем мозга, значительно превышающий исходный уровень, равный 20). В трех случаях (столбцы 1, 5, 9) культурный драйв не мог начаться из-за отсутствия культуры. В случаях 2 и 6 (сильная или умеренная МГК, эгоистичная культура) культурный драйв не начался, потому что мемы ЭЭП в этих ситуациях недостаточно полезны для запуска отбора на более крупный мозг, по крайней мере, пока ПЖ остается низкой. В случае 11 (нет МГК, кооперативная культура) культурный драйв не начался, потому что мемы ЭО не поддерживаются индивидуальным отбором, а групповой отбор не работает в отсутствие МГК.

Во всех случаях, когда культурный драйв начинался, он приводил к резкому снижению Сст, которое было более выраженным, чем при наличии «бесплатной», изначально ограниченной культуры (рис. 3, а).

Интересно, что в ходе совместной эволюции мозга, культуры и ПЖ (Сст) различные компоненты комплексной культуры «помогают» друг другу развиваться. Например, рис. 5 показывает, что культурный драйв сначала был инициирован кооперативным компонентом культуры (мемом ЭО). Со временем это создало предпосылки для быстрого развития «эгоистичного» компонента (мемов ЭЭП), что, в свою очередь, способствовало дальнейшему развитию кооперативного компонента. Эволюция мозга может быть стимулирована одним из компонентов культуры (наиболее выгодным на данный момент), но когда дорогостоящий мозг уже развит, это может быть использовано другим компонентом культуры для своей эволюции. Например, если с теми же параметрами, что и на рис. 5 (и рис. 6, а, столбец 8), разрешена только эгоистичная культура, то культурный драйв вообще не начинается, и культура не эволюционирует (рис. 6, а, столбец 6). Если разрешена только кооперативная культура, то культурный драйв запускается, но работает плохо, и мозг остается довольно маленьким (рис. 6, а, столбец 7). Если оба компонента культуры разрешены одновременно, то совместная эволюция мозга, социального обучения, культуры и долголетия будет происходить очень быстро и может привести к впечатляющим результатам (рис. 5; рис. 6, а, столбец 8).

Генетическая и культурная эволюция Сст на фоне культурного драйва. В предыдущем разделе мы смоделировали ситуацию, когда на фоне совместной эволюции мозга, социального обучения и культуры также происходит генетическая эволюция Сст (или ПЖ). Однако в реальном антропогенезе почти наверняка имела место не чисто генетическая эволюция этого признака, а генно-культурная.

Нашей следующей задачей было смоделировать генно-культурную эволюцию Сст в рамках культурного драйва. Мы использовали тот же сбалансированный (и, вероятно, реалистичный) набор параметров, что и на рис. 5: умеренная МГК, комплексная культура. Единственная разница в том, что сейчас, наряду с генетической эволюцией Сст, также разрешена культурная эволюция Сст. Результаты моделирования представлены на рис. 7.

Мы видим, что культурный драйв быстро стартовал, и мозг в конечном итоге увеличился почти до того же объема, что и в случае чисто генетической эволюции Сст. Основные отличия заключаются в следующем.

Культура «кирпичных домов» сильно развилась: в пуле мемов накопились продляющие жизнь мемы Сст. Эта культура играет роль эво-

люционного буфера (адаптивной фенотипической пластичности), что ослабляет давление отбора на генетический компонент Сст. В результате генетическая эволюция в сторону более низкого уровня врожденной Сст не зашла очень далеко. Получившаяся популяция состоит из рискованной, безрассудной молодежи и осторожных индивидов старшего возраста. Возможно, нечто подобное имело место и в реальном антропогенезе: генетически скорость старения не сильно снизилась по сравнению с другими обезьянами, но реальный («фенотипический») потенциал долголетия значительно увеличился благодаря достижениям культуры (в реальных человеческих культурах есть множество элементов, похожих на продляющие жизнь мемы Сст).

Благодаря своим вирусным свойствам мемы Сст заполнили пул мемов и препятствовали раз-

витию мощной эгоистичной культуры. Кооперативная культура, которая спровоцировала культурный драйв вначале, достигла пика примерно через 20 000 лет, а затем пришла в упадок, поскольку мемы Сст постепенно вытесняли мемы ЭО из пула мемов. И кооперативная, и эгоистичная культура не исчезли полностью, а остались в стабильном, умеренно развитом состоянии.

Средняя ПЖ стабилизировалась на отметке 41 год. Интересно, что при чисто генетической эволюции Сст средняя ПЖ составляет всего около 31 года, несмотря на более низкое фенотипическое значение Сст. Объясняется это тем, что при чисто генетической эволюции Сст чрезвычайно высокоразвитая эгоистичная культура порождает «общество жадных, хитрых долгожителей и голодающей молодежи». В таком обществе значительная часть молодых индивидов,

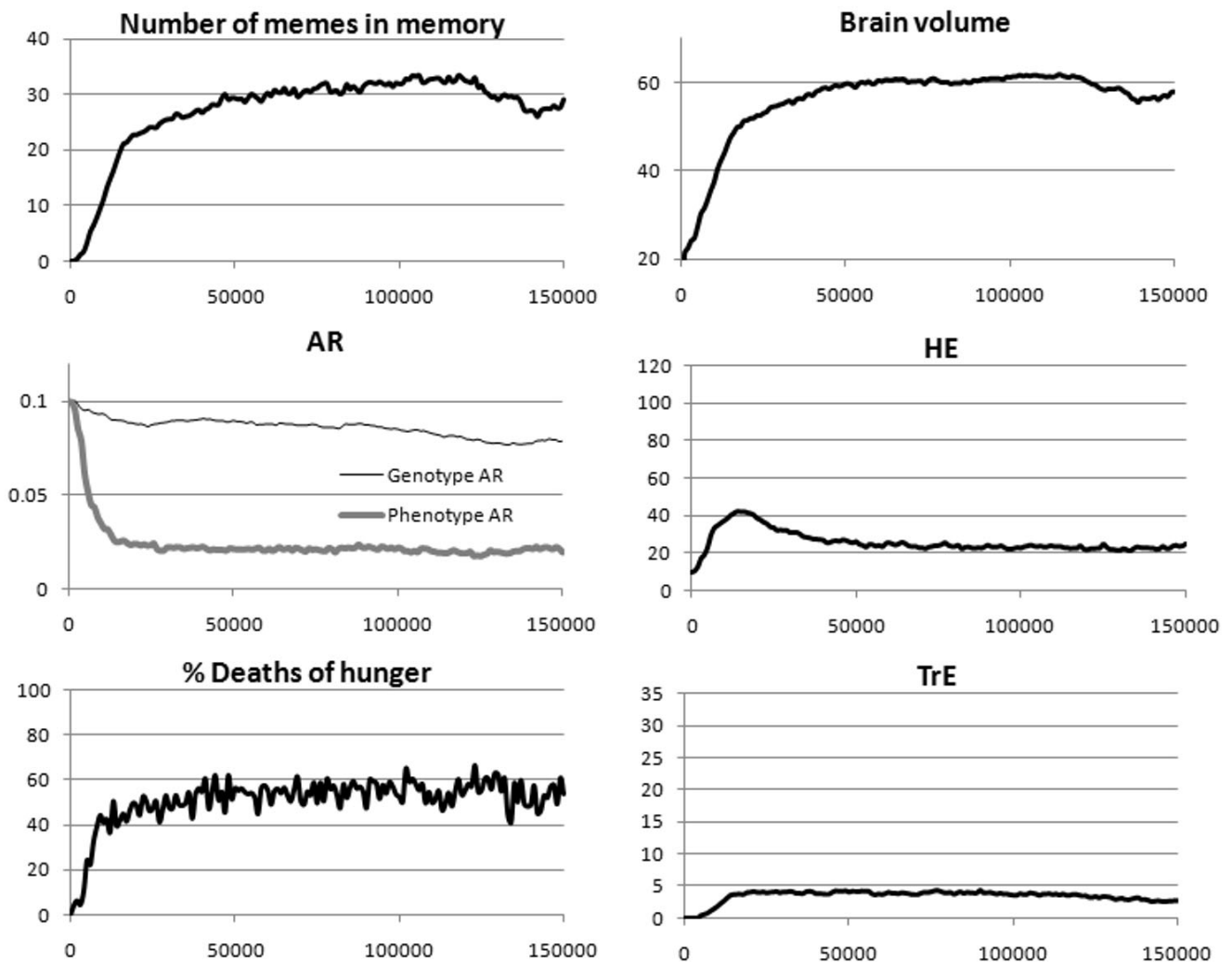


Рис. 7. Культурный драйв с генно-культурной эволюцией скорости старения (Сст). Параметры: генетическая эволюция ОП, ЭОб и Сст; культурная эволюция ЭЭП (TrE), ЭО (HE) и Сст (AR); $G = 40$; исходный генетический уровень Сст равен 0,1. Показаны средние значения из восьми прогонов модели

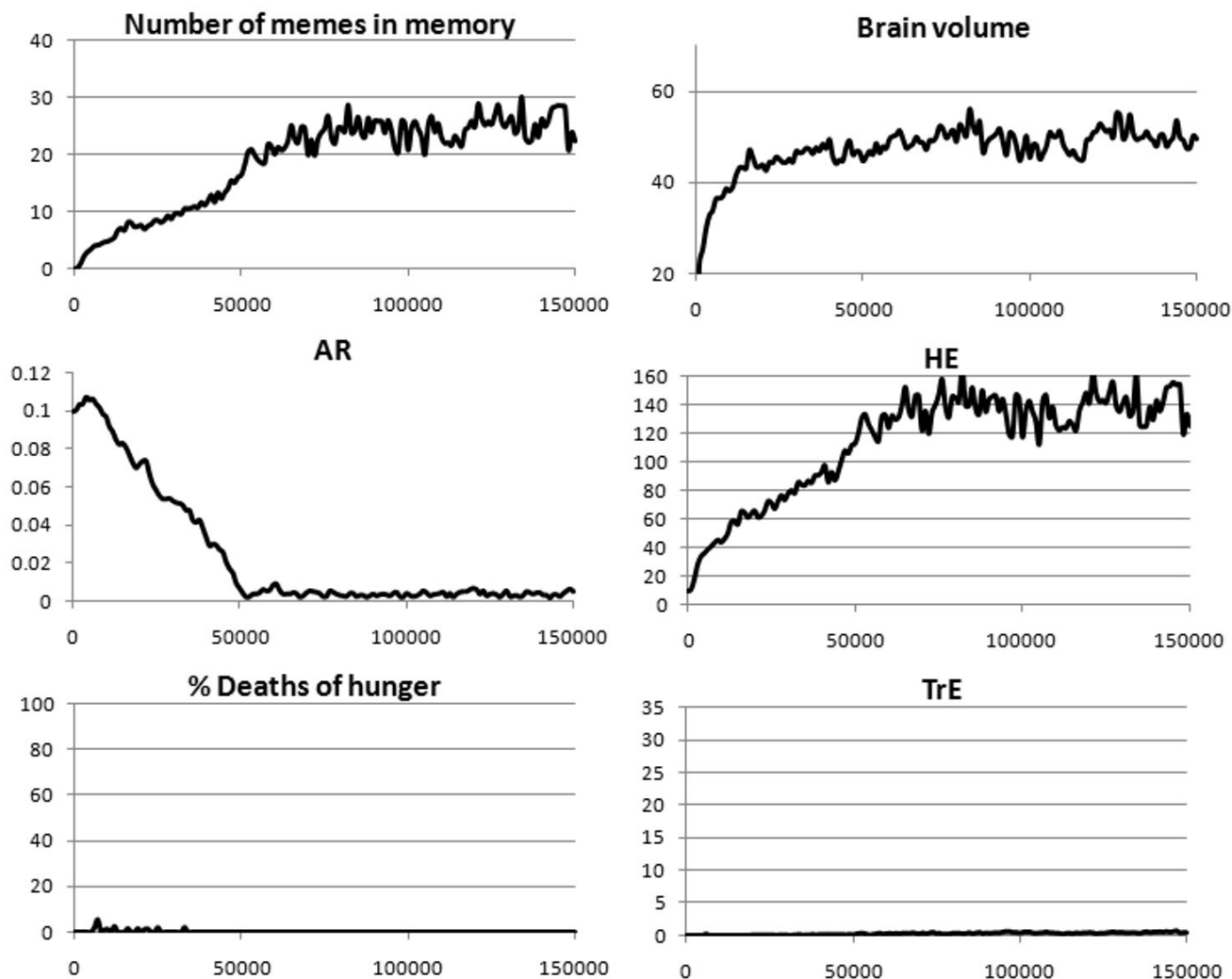


Рис. 8. Козволюция мозга (объем мозга), культуры (ЭО [HE], ЭЭП [TrE]) и возрастной динамики вероятности смерти (Сст [AR]) в случае прекращения размножения в определенном возрасте. Все параметры – как на рис. 5, за исключением того, что индивиды не могут производить потомство после 18 лет. Показаны средние значения из трех прогонов модели

которым не удалось быстро выучить достаточное количество мемов ЭЭП, умирает от нехватки ресурсов. Это приводит к уменьшению средней ПЖ.

В целом развитие, которое мы наблюдаем с этим набором параметров (умеренная МГК, комплексная культура, генетическая эволюция дорогостоящих средств социального обучения [ОП и ЭОб], генно-культурная эволюция возрастной динамики вероятности смерти), вероятно, является адекватным приближением к реальным эволюционным процессам, которые имели место в ходе антропогенеза (хотя эффект Сст-мемов, вытесняющих другие мемы из пула мемов, возможно, преувеличен).

Культурный драйв и эволюция пострепродуктивного периода. В описанных выше эксперимен-

тах репродуктивный потенциал особей не снижался с возрастом. Однако у людей фертильность снижается с возрастом, особенно у женщин, репродуктивная функция которых полностью прекращается в определенном возрасте (менопауза) [59, 60]. Нашей следующей задачей было смоделировать возрастное снижение репродуктивного потенциала, чтобы ответить на следующие вопросы: (1) как это повлияет на коэволюцию мозга, культуры и возрастной динамики вероятности смерти; (2) способен ли отбор, управляемый и опосредуемый культурой, привести к эволюции длительного пострепродуктивного периода, и если да, то при каких условиях?

Мы повторили моделирование, описанное в разделе «Генетическая эволюция Сст и культурный драйв», с одним только изменением: инди-

виды больше не могли производить потомство после 18 лет (репродуктивный период от 6 до 18 лет; ранее репродуктивный период составлял от 6 лет до смерти).

На рис. 8 показаны подробные результаты для $G = 40$ и комплексной культуры. На рис. 6, б представлены результаты для трех уровней МГК и четырех типов культуры. Эти рисунки можно сравнить с рис. 5 и 6, а, чтобы увидеть влияние прекращения размножения в определенном возрасте на совместную эволюцию мозга, культуры и возрастной динамики вероятности смерти.

На рис. 8 видно, что при умеренной МГК и комплексной культуре (мемы ЭЭП и ЭО) отключение репродуктивной функции в возрасте 18 лет не препятствует ни культурному драйву, ни эволюции долгой жизни. Более того, в этом случае особи живут в среднем намного дольше (в среднем ПЖ = 88,6 лет), чем в случае возможности размножения до самой смерти (рис. 5, ПЖ = 30,7 лет), потому что в популяции почти нет смертей от голода. Отсутствие смертей от голода объясняется тем, что после 18 лет индивиды перестают тратить ресурсы на размножение, а рождаемость в целом низкая. Это приводит к относительному избытку ресурсов в популяции. К тому же эгоистичная культура практически не эволюционирует (см. ниже), а значит, ресурсного неравенства в группах почти нет.

Почему отбор поддерживает долгую жизнь особей, если она не способствует их репродуктивному успеху? В данном случае это происходит исключительно по той причине, что присутствие пожилых особей, у которых было достаточно времени, чтобы накопить много мемов ЭО (т.е. умелых охотников), значительно увеличивает конкурентоспособность группы. Такие особи полезны по двум причинам: во-первых, они хорошие охотники и получают много ресурсов для группы, а во-вторых, они хорошие хранители и распространители знаний. Следовательно, групповой отбор поддерживает группы с низкими значениями Сст.

В отличие от охотничьей культуры, которая в этой ситуации развивается сильнее, чем когда размножение продолжается до самой смерти (рис. 5), эгоистичная культура практически не развивается. Это связано с тем, что при коротком репродуктивном периоде мемы ЭЭП не могут значительно повысить репродуктивный успех индивида. Они могли бы защитить от голода, но эта проблема и так не возникает по причинам, указанным выше. Следовательно, мемы ЭЭП в этой ситуации не приобретают вирусных свойств, не получают широкого распространения и не стимулируют развитие мозга. В резуль-

тате объем мозга стабилизируется на более низком уровне, чем при продолжении размножения до смерти.

Эти выводы подтверждаются результатами моделирования, представленными на рис. 6, б. Сравнение рис. 6, а и б показывает, что прекращение размножения в определенном возрасте приводит к следующим эволюционным последствиям (по сравнению с размножением на протяжении всей жизни):

1) Индивидуальный отбор на долголетие в целом слабее. Особенно это заметно в отсутствие МГК, когда работает только индивидуальный отбор. Например, при $G = 2000$ и эгоистичной [«макиавеллистской»] культуре скорость старения Сст составит 0,037 (медленное старение, средняя ПЖ = 39,6 лет), если размножение продолжается до смерти (рис. 6, а), и 0,143 (быстрое старение, ПЖ = 18,1 года), если размножение прекращается к 18 годам (рис. 6, б).

2) Индивидуально выгодная эгоистичная культура развивается слабо, потому что в случае короткого репродуктивного периода она приносит относительно мало пользы для индивидов. Эта культура по-прежнему способна запускать культурный драйв в отсутствие МГК, но даже в этом случае, получающийся в результате объем мозга меньше, чем с теми же параметрами и пожизненным размножением. Эгоистичная культура не способствует эволюции длительного пострепродуктивного периода. Например, при $G = 2000$ и эгоистичной культуре скорость старения (Сст) составит 0,118, а средняя ПЖ – 20,1 года. С теми же параметрами, но с пожизненным размножением, скорость старения стремится к нулю (Сст < 0,001), а средняя ПЖ будет равна 54,8 года.

3) При наличии МГК и кооперативной культуры, полезной для группы, групповой отбор поддерживает медленное старение, несмотря на то что старые особи не размножаются. Это объясняется тем, что долгожители приносят пользу группе, поскольку накапливают множество мемов ЭО и становятся эффективными охотниками и распространителями полезных знаний. При некоторых комбинациях параметров ($G = 40$, кооперативная культура) мозг эволюционирует даже сильнее, чем в случае размножения до смерти. Это связано с тем, что из-за отсутствия смертей от голода реальная ПЖ выше, что способствует развитию культуры и усиливает культурный драйв. Случаи смерти от голода отсутствуют, потому что долгожители не тратят ресурсы на размножение, а рождаемость в целом ниже.

4) Эффект «взаимопомощи» между кооперативными и эгоистичными культурами исчезает: поскольку эгоистичная культура становится ме-

нее полезной, она больше не может значительно улучшить развитие мозга. В результате на первый план выходит конкуренция между мемами: мемы ЭЭП, присутствующие в пуле мемов как практически ненужный балласт, не помогают, а немного мешают развитию кооперативной культуры.

Очевидно, что снижение важности эгоистичной культуры, вызванное прекращением размножения в определенном возрасте, будет менее выраженным, если пострепродуктивные особи смогут передавать ресурсы или иным образом помогать своему потомству или другим родственникам (т.е. при развитии «кумовстве» [nepotism]). Действительно, модельные пострепродуктивные особи не тратят ресурсы на размножение, и поэтому, с одной стороны, они обычно накапливают много ресурсов, а с другой стороны, эти избыточные ресурсы не повышают их дарвиновскую приспособленность (потому что они не размножаются). Если бы индивиды умели передавать избыточные ресурсы родственникам, это повысило бы их инклюзивную приспособленность, и эгоистичная культура снова стала бы очень полезной. В этом случае ситуация, показанная на рис. 6, б, стала бы больше похожей на ситуацию, изображенную на рис. 6, а. Тогда длительный пострепродуктивный период смог бы появиться не только при сильной МГК и кооперативной культуре, но также при слабой МГК и эгоистичной культуре. Это согласуется с гипотезой эволюции менопаузы, называемой также «гипотезой бабушки», которая предполагает, что пожилые женщины повышают свою инклюзивную приспособленность, помогая своему потомству [61–64].

Другая возможность эволюции длительного пострепродуктивного периода при слабой МГК связана с культурной эволюцией ПЖ. Как уже упоминалось, продлевающие жизнь мемы являются вирусными, потому что они делают своих хозяев более эффективными распространителями мемов. Этот эффект не зависит от того, способны ли долгожители к размножению: достаточно того, что они могут распространять знания. Например, если в ситуации, соответствующей столбцу 10 на рис. 6, б (генетическая эволюция ОП, ЭОб и Сст; мемы ЭЭП; прекращение размножения в 18 лет; $G = 2000$), мы допускаем культурную эволюцию Сст вместо генетической (генетическая эволюция ОП и ЭОб; мемы Сст и ЭЭП; прекращение размножения в 18 лет; $G = 2000$), то вместо Сст $\approx 0,118$ (средняя ПЖ равна 20,1 года) мы будем иметь Сст $\approx 0,074$ (средняя ПЖ равна 27,9 лет) (среднее значение из трех прогонов модели для 100 000–150 000 лет). Другими словами, при этих параметрах ге-

нетическая эволюция Сст не приводит к формированию длительного пострепродуктивного периода, поскольку долгая жизнь не улучшает дарвиновскую приспособленность индивидов, а групповой отбор отсутствует. Однако культурная эволюция Сст приводит к появлению значительного пострепродуктивного периода (средняя ПЖ в 1,5 раза превышает возраст, в котором заканчивается размножение), потому что это полезно для мемов Сст с негативным эффектом («мемы кирпичных домов»). В результате мемы, соблюдая собственные «эгоистичные интересы», заставляют индивидов жить дольше, чем было бы оптимально с точки зрения их генов.

Интересно, что в этой ситуации (генетическая эволюция ОП и ЭОб; Сст- и ЭЭП-мемы; прекращение репродукции в 18 лет; $G = 2000$) из-за вирусных свойств мемов Сст прогрессивная совместная эволюция мозга и культуры поворачивается вспять, мозг в конечном итоге возвращается почти к своему первоначальному объему, и эгоистичная культура деградирует. Культурный драйв сначала запускается мемами ЭЭП, которые не очень полезны для индивидов, которые прекращают размножаться после 18 лет, но все же достаточно полезны, чтобы вызвать отбор на более крупный мозг. Но как только ОП и ЭОб начинают расти, продлевающие жизнь мемы Сст («мемы кирпичных домов») быстро распространяются в пуле мемов. Они не увеличивают дарвиновскую приспособленность индивидов (поскольку размножение все равно прекращается в 18), но они распространяются благодаря своим вирусным свойствам и вытесняют мемы ЭЭП из культуры. После этого мозг начинает уменьшаться, потому что с этими параметрами «в интересах» генов поддерживать большой мозг ради мемов ЭЭП, но не ради мемов Сст. С деградацией мозга культура, особенно эгоистичная, постепенно угасает. Остаточная культура «кирпичных домов» всё же сохраняет среднюю ПЖ на уровне около 27,9 лет, что в 1,5 раза превышает возраст, в котором прекращается размножение.

Способность культурной эволюции генерировать длинный пострепродуктивный период независимо от дарвиновской приспособленности особей проявляется еще более отчетливо в идеализированной ситуации «бесплатной», но ограниченной культуры и неэволюционирующего мозга (рис. 3, б). Например, если $G = 40$ и разрешены только мемы Сст, а размножение продолжается до смерти, то в результате величина Сст составляет около 0,067, ПЖ $\approx 30,1$ (рис. 3, б, столбец 5). В этом случае пострепродуктивного периода нет, т.к. размножение продолжается на протяжении всей жизни. Если с те-

ми же параметрами размножение прекращается после 18 лет, то в результате величина $S_{ст}$ составляет около 0,014, ПЖ $\approx 86,9$ лет. Таким образом, в ходе культурной эволюции появляется очень длинный пострепродуктивный период. В этом случае ни группа не нуждается в нем (нет охотничьей культуры, так что все индивиды охотятся с одинаковой эффективностью, независимо от возраста), ни гены индивидов (потому что долгожители не размножаются). Единственными действующими агентами, которые «хотят», чтобы индивиды жили дольше, являются мемы: длинный пострепродуктивный период возникает в результате эгоистичной культурной (меметической) эволюции. Групповой отбор не мешает этому, потому что (1) долгожители не тратят ресурсы на размножение и поэтому никогда не пропускают охоту вследствие нехватки ресурсов; (2) уровень рождаемости низок, и поэтому конкуренция за ресурсы не очень интенсивна; (3) из-за отсутствия эгоистичной культуры ресурсы в пределах групп делятся поровну между всеми членами группы; (4) молодые особи, которые еще не выучили много мемов $S_{ст}$, не тратят дополнительные ресурсы на жизнеобеспечение, но расходуют их вместо этого на размножение. Таким образом, культура «кирпичных домов» не ухудшает конкурентоспособность группы, и групповой отбор не препятствует ее эволюции. Для сравнения, в ситуации с теми же параметрами, но с генетической (а не культурной) эволюцией $S_{ст}$, величина $S_{ст}$ стабилизируется на уровне около 0,185, ПЖ $\approx 15,5$ (если размножение продолжается до смерти; рис. 3, а, столбец 5) или $S_{ст} \approx 0,208$, ПЖ $\approx 14,4$ (если размножение прекращается после 18). Это консенсус, достигнутый групповым и индивидуальным отбором по вопросу об «эволюционных интересах генов». Как мы видим, гены в этой ситуации «не нуждаются» в наличии пострепродуктивного периода.

Эти примеры показывают, что культурная эволюция $S_{ст}$ способна приводить к появлению длинного пострепродуктивного периода в различных ситуациях, включая те, в которых генетическая эволюция $S_{ст}$ не способна этого сделать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие специалисты полагают, что основные механизмы дарвиновской эволюции (такие как отбор, мутации, дрейф, миграция и рекомбинация) лишь частично объясняют эволюцию людей и других животных, способных к социальному обучению, и что некоторые аспекты их эволюции лучше описываются теорией «двой-

ной наследственности» и моделями генно-культурной коэволюции [1, 9, 11, 55, 65, 66]. В соответствии с этим представлением моделирование выявило сложное взаимодействие между (1) культурной эволюцией полезных для группы и индивидуально полезных поведенческих признаков, (2) генетической эволюцией мозга и способностей к социальному обучению и (3) генетической и (или) культурной эволюцией старения и ПЖ у моделируемых социальных животных.

Особого упоминания заслуживают следующие моменты.

Скорость старения, или увеличения вероятности смерти с возрастом ($S_{ст}$), по-разному влияет на скорость эволюции других адаптивных признаков. Моделирование подтвердило, что $S_{ст}$ и ПЖ могут влиять на скорость развития других адаптивных признаков (как индивидуально полезных, так и выгодных для группы). Направление этого влияния может быть разным. Быстрое старение может ускорить развитие некоторых признаков благодаря более быстрой смене поколений, но замедлить эволюцию других. Например, если признак более полезен (сильнее увеличивает дарвиновскую приспособленность особей) в популяции долгожителей, чем в популяции короткоживущих, то этот признак будет находиться под более сильным давлением отбора при низкой $S_{ст}$. Этот эффект может быть сильнее, чем эффект более длительного времени смены поколений, и в результате признак будет быстрее эволюционировать в популяции долгоживущих особей.

$S_{ст}$ не эволюционирует ради ускорения эволюции других признаков (старение не является адаптацией для более быстрой адаптивной эволюции). Моделирование не подтверждает, что старение может эволюционировать как средство для ускорения эволюции других адаптивных признаков [67]. Дело в том, что скорость старения сама по себе является важным адаптивным признаком, который находится под прямым и очень строгим контролем естественного отбора. Конкретнее, увеличение ПЖ, при прочих равных условиях, значительно повышает дарвиновскую приспособленность особей, в то время как затраты ресурсов, необходимых для повышения выживаемости, уменьшают ее. В результате устанавливается равновесный уровень $S_{ст}$, зависящий от параметров. На фоне этого первичного, прямого давления отбора на $S_{ст}$, гипотетические вторичные, косвенные эффекты, связанные с тем, что некоторые другие признаки эволюционируют быстрее или медленнее при разных уровнях $S_{ст}$, не обнаруживаются (даже при наличии сильного группового отбора).

Равновесные (эволюционно устойчивые) уровни Сст и ПЖ зависят от МГК. Если увеличение ПЖ связано с затратами ресурсов, а группы конкурируют за ресурсы, то в отсутствие культуры групповой отбор работает на уменьшение ПЖ. При слабой МГК индивидуальный отбор на увеличение ПЖ выходит на первый план, и в ходе эволюции может развиваться большая ПЖ, потому что на индивидуальном уровне выгоды от продления жизни могут перевесить значительные затраты ресурсов.

Культура обычно способствует генетической эволюции медленного старения и долгой жизни, что, в свою очередь, способствует культурному развитию. Культурная эволюция может создавать новые культурно сконструированные среды, которые приводят к новым направлениям отбора, действующего на гены (создание культурной ниши) [9, 68, 69]. В соответствии с этим мы показали, что культурное развитие (накопление адаптивных знаний, передаваемых путем социального обучения) может привести, наряду с другими факторами, к более сильному отбору на увеличение ПЖ (т.е. на более медленное старение). Долгая жизнь позволяет индивидам накапливать больше знаний и, таким образом, делает культуру более полезной (т.е. усиливает положительное влияние культуры на дарвиновскую приспособленность индивидов и конкурентоспособность групп). Другими словами, если в общем пуле мемов популяции много полезных знаний, то как для отдельных индивидов, так и для групп выгоднее, чтобы индивиды жили дольше. Индивидуально полезная (например, эгоистичная или макиавеллистская) культура сильнее способствует генетической эволюции долгожительства, когда МГК слаба, в то время как культура, полезная для группы (например, охотничья) делает это, когда МГК сильна. Более того, поскольку долгая ПЖ способствует развитию культурно обусловленных признаков (потому что долгожители накапливают больше мемов и передают их большему количеству реципиентов), может возникнуть положительная обратная связь между генетической эволюцией ПЖ и культурной эволюцией других адаптивных признаков.

Культурная эволюция Сст (ПЖ) в целом подчиняется тем же законам, что и генетическая эволюция, но имеет свои особенности. Различия между культурной эволюцией ПЖ и генетической эволюцией того же признака объясняются несколькими причинами, из которых две, вероятно, являются наиболее важными. Во-первых, из-за того, что воспроизводство мемов не связано неразрывно с воспроизводством генов, некоторые категории мемов могут приобретать

вирусные свойства, а культурная эволюция может создавать признаки, снижающие дарвиновскую приспособленность индивидов. Типичным примером являются мемы, которые снижают риск смерти (мемы Сст с негативным эффектом): они могут распространяться в пуле мемов, даже если это невыгодно для генов, просто потому что эти мемы делают своих хозяев более эффективными распространителями мемов. Из-за этого чисто культурная эволюция Сст часто приводит к более низким значениям этого признака (и большей ПЖ), чем чисто генетическая эволюция того же признака. Во-вторых, мемы разных категорий конкурируют за одни и те же ресурсы (объем памяти индивидов и время обучения). Из-за этой конкуренции сильное развитие одних аспектов культуры (например, распространение мемов ЭО) может препятствовать развитию других (например, распространению мемов Сст).

Генетическая и культурная эволюции Сст (ПЖ) сложным образом влияют друг на друга. Если ПЖ эволюционирует как генетически, так и культурно, как это, вероятнее всего, имело место в реальной эволюции человека [4–7], то разворачивается сложный и довольно медленный процесс генно-культурной коэволюции. Типичным результатом этого процесса является общество, в котором молодые особи из-за генетической предрасположенности ведут более рискованный образ жизни в обмен на возможность получить дополнительные ресурсы. Однако с возрастом они накапливают знания, которые помогают снизить риск смерти за счет дополнительных затрат. Вероятно, это похоже на то, что происходило в реальной эволюции: врожденная Сст снизилась у людей умеренно по сравнению с другими обезьянами, но популяции накопили большое количество способствующих выживанию знаний и способов поведения. Последнее действовало как эволюционный буфер (аналог адаптивной фенотипической пластичности [57]), который замедлял генетическую эволюцию низкой Сст и долгой жизни.

Культурный драйв способствует развитию большей ПЖ, что, в свою очередь, усиливает культурный драйв. Моделирование подтвердило эффективность гипотетической петли положительной обратной связи, которая усиливает культурный драйв (автокаталитическую совместную эволюцию мозга, социального обучения и культуры) за счет продления жизни особей. Долгая жизнь способствует развитию культуры и мозга, а развитая культура, в свою очередь, способствует эволюции большей ПЖ.

Культура может вносить вклад в развитие длительного пострепродуктивного периода.

Моделирование подтвердило возможность генетической эволюции длительного пострепродуктивного периода за счет «культурного группового отбора». Это может произойти, если наличие долгожителей, которые с помощью социального обучения накопили ценные знания, повышает конкурентоспособность группы. Предпосылками являются наличие МГК и культуры, полезной для группы. В отсутствие МГК культурный драйв стимулируется только индивидуально полезными знаниями и индивидуальным отбором, в то время как культуре, полезной для группы, отбор не благоприятствует. Индивидуальный отбор не может обеспечить генетическую эволюцию пострепродуктивного периода, т.к. индивидуальная приспособленность не увеличивается из-за того, что индивиды остаются в живых после прекращения размножения независимо от наличия или отсутствия культуры. Кроме того, индивидуально полезное знание перестает быть полезным с эволюционной точки зрения, когда размножение прекращается. Однако очевидно, что если пострепродуктивные особи могут делиться своими ресурсами с родственниками, то пострепродуктивный период может эволюционировать генетически даже в отсутствие МГК, т.к. это увеличивает инклюзивную (совокупную) приспособленность [8, 64]. Другая возможность эволюции пострепродуктивного периода в отсутствие МГК и полезной для группы культуры связана с культурной эволюцией Ст (ПЖ), т.е. с распро-

странением знаний, которые непосредственно удлиняют жизнь. Такие мемы имеют вирусные свойства: они распространяются в пуле мемов и «заставляют» индивидов жить дольше, даже если это приводит к снижению дарвиновской приспособленности особей.

В целом, моделирование показало многочисленные и разнообразные возможности сложных взаимодействий между эволюцией мозга, культуры и ПЖ. Потребуется много дополнительных исследований, чтобы понять, какие из этих взаимодействий действительно имели место в процессе эволюции человека и какова их относительная важность.

Благодарности. Мы благодарим В.И. Голощапова за оптимизацию программного кода, позволившую завершить моделирование в разумные сроки, Е.Б. Наймарк за содержательное обсуждение статьи, двух анонимных рецензентов за полезные замечания, Г.А. Шиловского за неоценимую помощь при подготовке русского текста статьи.

Финансирование. Это исследование не получало какого-либо специального финансирования.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Laland, K. N. (2017) *Darwin's Unfinished Symphony. How Culture Made the Human Mind*, Princeton & Oxford: Princeton University Press.
- Lewis, H. M., and Laland, K. N. (2012) Transmission fidelity is the key to the build-up of cumulative culture, *Phil. Trans. R. Soc. B*, **367**, 2171-2180, doi: 10.1098/rstb.2012.0119.
- Morgan, T. J. H., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., et al. (2015) Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language, *Nat. Commun.*, **6**, 6029, doi: 10.1038/ncomms7029.
- Finch, C. E. (2010) Evolution of the human lifespan and diseases of aging: Roles of infection, inflammation, and nutrition, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 1718-1724.
- Finch, C. E., and Stanford, C. B. (2004) Meat-adaptive genes and the evolution of slower aging in humans, *Q. Rev. Biol.*, **79**, 3-50.
- Skulachev, V. P., Holtze, S., Vyssokikh, M. Y., Bakeeva, L. E., Skulachev, M. V., et al. (2017) Neoteny, prolongation of youth: from naked mole rats to "Naked Apes" (Humans), *Physiol. Rev.*, **97**, 699-720.
- Skulachev, V. P., Shilovsky, G. A., Putyatina, T. S., Popov, N. A., Markov, A. V., et al. (2020) Perspectives of *Homo sapiens* lifespan extension: focus on external or internal resources? *Aging (Albany NY)*, **12**, 5566.
- Johnstone, R. A., and Cant, M. A. (2010) The evolution of menopause in cetaceans and humans: the role of demography, *Proc. R. Soc. B*, **277**, 3765-3771.
- Ross, C. T., and Richerson, P. J. (2014) New frontiers in the study of human cultural and genetic evolution, *Curr. Opin. Genet. Dev.*, **29**, 103-109.
- Kirkwood, T. B. L. (2003) Age differences in evolutionary selection benefits, In *Understanding Human Development* (Staudinger, U. M., and Lindenberger, U., eds) Springer, Boston, MA, pp. 45-57.
- Henrich, J. (2015) *The Secret of our Success: How Culture is Driving Human Evolution, Domesticating our Species, and Making us Smarter*, Princeton, Princeton University Press.
- Muthukrishna, M., Doebeli, M., Chudek, M., and Henrich, J. (2018) The cultural brain hypothesis: how culture drives brain expansion, sociality, and life history, *PLoS Comput. Biol.*, **14**, e1006504, doi: 10.1371/journal.pcbi.1006504.
- Markov, A. V., and Markov, M. A. (2020) Runaway brain-culture coevolution as a reason for larger brains: exploring the "cultural drive" hypothesis by computer modeling, *Ecol. Evol.*, **10**, 6059-6077, doi: 10.1002/ece3.6350.
- Lovejoy, C. O. (2009) Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*, *Science*, **326**, 74-74.e8, doi: 10.1126/science.1175834.

15. Raghanti, M. A., Edler, M. K., Stephenson, A. R., Munger, E. L., Jacobs, B., et al. (2018) A neurochemical hypothesis for the origin of hominids, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **115**, E1108-E1116, doi: 10.1073/pnas.1719666115.
16. Stanyon, R., and Bigoni, F. (2014) Sexual selection and the evolution of behavior, morphology, neuroanatomy and genes in humans and other primates, *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **46**, 579-590, doi: 10.1016/j.neubiorev.2014.10.001.
17. Holloway, R. L. (2015) The evolution of the hominid brain, In *Handbook of Paleoanthropology* (Henke, W., and Tattersall, I., eds) Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, pp. 1961-1987.
18. Leigh, S. R. (2012) Brain size growth and life history in human evolution, *Evol. Biol.*, **39**, 587-599, doi: 10.1007/s11692-012-9168-5.
19. Neubauer, S., and Hublin, J.-J. (2012) The evolution of human brain development, *Evol. Biol.*, **39**, 568-586, doi: 10.1007/s11692-011-9156-1.
20. Rightmire, G. P. (2004) Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene Homo, *Am. J. Phys. Anthropol.*, **124**, 109-123, doi: 10.1002/ajpa.10346.
21. Roth, G., and Dicke, U. (2005) Evolution of the brain and intelligence, *Trends Cognit. Sci.*, **9**, 250-257, doi: 10.1016/j.tics.2005.03.005.
22. Sherwood, C. C., Subiaul, F., and Zawidzki, T. W. (2008) A natural history of the human mind: tracing evolutionary changes in brain and cognition, *J. Anatomy*, **212**, 426-454, doi: 10.1111/j.1469-7580.2008.00868.x.
23. Miller, I. F., Barton, R. A., and Nunn, C. L. (2019) Quantitative uniqueness of human brain evolution revealed through phylogenetic comparative analysis, *eLife*, **8**, e41250, doi: 10.7554/eLife.41250.
24. Gavrilets, S., and Vose, A. (2006) The dynamics of Machiavellian intelligence, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**, 16823-16828, doi: 10.1073/pnas.0601428103.
25. Heyes, C. (2012) New thinking: the evolution of human cognition, *Phil. Trans. R. Soc. B*, **367**, 2091-2096, doi: 10.1098/rstb.2012.0111.
26. Laland, K. N., and Rendell, L. (2013) Cultural memory, *Curr. Biol.*, **23**, R736-R740, doi: 10.1016/j.cub.2013.07.071.
27. Whiten, A., Ayala, F. J., Feldman, M. W., and Laland, K. N. (2017) The extension of biology through culture, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, 7775-7781, doi: 10.1073/pnas.1707630114.
28. Kaplan, H. S., and Robson, A. J. (2002) The emergence of humans: the coevolution of intelligence and longevity with intergenerational transfers, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 10221-10226.
29. Caspari, R., and Lee, S.-H. (2004) Older age becomes common late in human evolution, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**, 10895-10900.
30. Crews, D. E. (2003) *Human Senescence: Evolutionary and Biocultural Perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
31. Navarrete, A. F., Reader, S. M., Street, S. E., Whalen, A., and Laland, K. N. (2016) The coevolution of innovation and technical intelligence in primates, *Phil. Trans. R. Soc. B*, **371**, 20150186, doi: 10.1098/rstb.2015.0186.
32. Reader, S. M., and Laland, K. N. (2002) Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 4436-4441, doi: 10.1073/pnas.062041299.
33. Street, S. E., Navarrete, A. F., Reader, S. M., and Laland, K. N. (2017) Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, 7908-7914.
34. Fox, K. C. R., Muthukrishna, M., and Shultz, S. (2017) The social and cultural roots of whale and dolphin brains, *Nat. Ecol. Evol.*, **1**, 1699-1705, doi: 10.1038/s41559-017-0336-y.
35. Frankenhuys, W. E., and Nettle, D. (2020) Current debates in human life history research, *Evol. Hum. Behav.*, **41**, 469-473.
36. Stearns, S. C., and Rodrigues, A. M. M. (2020) On the use of "life history theory" in evolutionary psychology, *Evol. Hum. Behav.*, **41**, 474-485.
37. Stanford, C. B. (1999) *The Hunting Apes: Meat Eating and the Origins of Human Behavior*, Princeton University Press, Princeton.
38. Reeve, H. K., and Hölldobler, B. (2007) The emergence of a superorganism through intergroup competition, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 9736-9740, doi: 10.1073/pnas.0703466104.
39. Byrne, R. W., and Whiten, A. (1988) *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans*, Clarendon Press, Oxford.
40. Humphrey, N. K. (1976) The social function of intellect, in *Growing Points in Ethology* (Bateson, P. P. G., and Hinde, R. A. eds) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 303-317.
41. Darwin, C. R. (1874) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (2nd Edn.) Appleton, New York, NY.
42. Richerson, P. J., Baldini, R., Bell, A. V., Demps, K., Frost, K., et al. (2016) Cultural group selection plays an essential role in explaining human cooperation: A sketch of the evidence, *Behav. Brain Sci.*, **39**, e30.
43. Van Schaik, C. P., Isler, K., and Burkart, J. M. (2012) Explaining brain size variation: from social to cultural brain, *Trends Cognit. Sci.*, **16**, 277-284, doi: 10.1016/j.tics.2012.04.004.
44. Hublin, J.-J., Neubauer, S., and Gunz, P. (2015) Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins, *Phil. Trans. R. Soc. B*, **370**, 20140062.
45. Bolund, E. (2020) The challenge of measuring trade-offs in human life history research, *Evol. Hum. Behav.*, **41**, 502-512.
46. Hawkes, K., O'Connell, J. F., and Blurton Jones, N. G. (2001) Hadza meat sharing, *Evol. Hum. Behav.*, **22**, 113-142, doi: 10.1016/S1090-5138(00)00066-0.
47. Gilby, C. (2006) Meat sharing among the Gombe chimpanzees: Harassment and reciprocal exchange, *Animal Behav.*, **71**, 953-963, doi: 10.1016/j.anbehav.2005.09.009.
48. Sear, R. (2020) Do human 'life history strategies' exist? *Evol. Hum. Behav.*, **41**, 513-526.
49. Del Giudice, M. (2020) Rethinking the fast-slow continuum of individual differences, *Evol. Hum. Behav.*, **41**, 536-549.
50. Kramer, K. L., and Russell, A. F. (2015) Was monogamy a key step on the hominin road? Reevaluating the monogamy hypothesis in the evolution of cooperative breeding, *Evol. Anthropol.*, **24**, 73-83.
51. Skulachev, V. P. (1999) Phenoptosis: programmed death of an organism, *Biochemistry (Moscow)*, **64**, 1418-1426.
52. Weismann, A. (1889) *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, Clarendon press, Oxford.
53. Longo, V. D., Mitteldorf, J., and Skulachev, V. P. (2005) Programmed and altruistic ageing, *Nat. Rev. Genet.*, **6**, 866-872, doi: 10.1038/nrg1706.
54. Goldsmith, T. C. (2008) Aging, evolvability, and the individual benefit requirement; medical implications of aging theory controversies, *J. Theor. Biol.*, **252**, 764-768, doi: 10.1016/j.jtbi.2008.02.035.
55. Creanza, N., Kolodny, O., and Feldman, M. W. (2017) Cultural evolutionary theory: How culture evolves and why it matters, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, 7782-7789.

56. Tacutu, R., Thornton, D., Johnson, E., Budovsky, A., Barardo, D., et al. (2018) Human Ageing Genomic Resources: new and updated databases, *Nucleic Acids Res.*, **46**, D1083-D1090.
57. Ghalambor, C. K., Hoke, K. L., Ruell, E. W., Fischer, E. K., Reznick, D. N., et al. (2015) Non-adaptive plasticity potentiates rapid adaptive evolution of gene expression in nature, *Nature*, **525**, 372-375.
58. Grether, G. F. (2005) Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation, *Am. Nat.*, **166**, E115-E123.
59. Lahdenperä, M., Gillespie, D. O. S., Lummaa, V., and Russell, A. F. (2012) Severe intergenerational reproductive conflict and the evolution of menopause, *Ecol. Lett.*, **15**, 1283-1290, doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01851.x.
60. Maklakov, A. A., and Lummaa, V. (2013) Evolution of sex differences in lifespan and aging: causes and constraints, *BioEssays*, **35**, 717-724.
61. Williams, G. C. (1957) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence, *Evolution*, **11**, 398-411.
62. Hamilton, W. D. (1966) The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.*, **12**, 12-45.
63. Hawkes, K., O'Connell, J. F., Blurton-Jones, N. G., Alvarez, H., and Charnov, E. L. (1998) Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, 1336-1339.
64. Sear, R., and Mace, R. (2008) Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival, *Evol. Hum. Behav.*, **29**, 1-18.
65. Whitehead, H., Laland, K. N., Rendell, L., Thorogood, R., and Whiten, A. (2019) The reach of gene-culture coevolution in animals, *Nat. Commun.*, **10**, 2405, doi: 10.1038/s41467-019-10293-y.
66. Boyd, R., and Richerson, P. J. (1985) *Culture and the Evolutionary Process*, The University of Chicago Press.
67. Markov, A. V., Barg, M. A., and Yakovleva, E. Yu. (2018) Can aging develop as an adaptation to optimize natural selection? (Application of computer modeling for searching some conditions when the "fable about hares" is possible to explain the evolution of aging), *Biochemistry (Moscow)*, **83**, 1504-1516.
68. Laland, K. N., and O'Brien, M. J. (2011) Cultural niche construction: an introduction, *Biol. Theory*, **6**, 191-202, doi: 10.1007/s13752-012-0026-6.
69. Laland, K. N., Odling-Smee, J., and Feldman, M. W. (2001) Cultural niche construction and human evolution, *J. Evol. Biol.*, **14**, 22-33, doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00262.x.

COEVOLUTION OF THE BRAIN, CULTURE, AND LIFESPAN: INSIGHTS FROM COMPUTER SIMULATIONS

Alexander V. Markov^{1,2*} and Mikhail A. Markov¹

¹ *Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, 119991 Moscow, Russia; e-mail: markov_a@inbox.ru*

² *Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, 117997 Moscow, Russia*

Humans possess a number of traits which are rare or absent in other primates, including large brain size, culture, language, extended lifespan (LS) and long post-reproductive period. Here, we use a computer model, TribeSim, originally designed to explore the autocatalytic coevolution of the hominin brain and culture within the framework of the "cultural drive" theory, to find out how culture and brain could coevolve with LS (or rate of aging). We show that in the absence of culture, the evolution of LS depends on the intensity of between-group competition (BGC): strong BGC results in shorter LS. Culture, however, favors the genetic evolution of longer LS even if BGC is strong. Extended LS, in turn, enhances cultural development, thus creating positive feedback. Cultural evolution of LS (accumulation of survival-enhancing or survival-impairing knowledge) differs from the genetic evolution of the same trait, partially because those "memes" (ideas, skills, and behaviors) that reduce the risk of death tend to spread in the meme pool even if it is not beneficial to genes. Consequently, cultural evolution of aging tends to result in longer LS than genetic evolution of the same trait. If LS evolves both genetically and culturally, the typical result is a society in which young individuals, due to their genetic predisposition, lead a riskier lifestyle in exchange for a chance to gain additional resources, but with age, they accumulate survival-enhancing knowledge. Simulations also showed that cultural evolution of adaptive behaviors can contribute to the genetic evolution of a long post-reproductive period, e.g., if the presence of knowledgeable long-livers increases the competitiveness of the group.

Keywords: evolution of lifespan, aging, post-reproductive period, gene-culture coevolution, cultural drive, runaway brain-culture coevolution