

**МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ
РЕВОЛЮЦИИ И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени М.В. ЛОМОНОСОВА**

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи
УДК 572

ДРОБЫШЕВСКИЙ Станислав Владимирович

**КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ
ПЛИО-ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ГОМИНОИДОВ
ПО КРАНИОЛОГИЧЕСКИМ, ОСТЕОЛОГИЧЕСКИМ
И ПАЛЕОНЕВРОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ**

03.00.14 – Антропология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА – 2003

**Работа выполнена на кафедре антропологии биологического факультета
Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова**

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор, заслуженный
профессор Московского
государственного
университета
Е.Н.Хрисанфова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
В.Е.Дерябин
доктор исторических наук
М.Л.Бутовская

Ведущая организация - Институт Археологии РАН

**Защита состоится «9» января 2003 г. в 14 часов на заседании
Диссертационного совета (Д-053.05.36) при Московском государственном
университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва, ул. Моховая д. 11,
НИИ и Музей антропологии МГУ**

**С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке НИИ и Музея
антропологии МГУ.**

Автореферат разослан 19 ноября 2003 г.

**Ученый секретарь Диссертационного совета
кандидат биологических наук**

А.В.Сухова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Количество важных палеоантропологических находок в конце XX и начале XXI века резко возросло. За этот период описаны новые виды и роды гоминоидов, в том числе очень ранних, открыты ископаемые формы, связующие выделявшиеся ранее хронологические и географические группы. Однако подходы, применяющиеся исследователями для определения таксономического и филогенетического положения этих ископаемых, отличаются крайней пестротой и отсутствием унификации. В связи с этим, совпадение рангов групп, выделяемых разными исследователями, оказывается недоказанным, что привносит элемент неопределенности в общую картину филогенеза гоминоидов.

Вместе с тем, появились новые методы исследования материала, в том числе молекулярно-генетические. В связи с этим, старые таксономические схемы подвергаются уточнениям и изменениям, подчас коренным. При этом подходы к систематике гоминид, использовавшиеся палеоантропологами ранее, оказываются подчас недостаточными, не в полной мере отражающими реальное разнообразие и дифференциацию таксономических групп. С накоплением обильного фактического ископаемого материала острее встает проблема неполного совпадения гибридологического и морфологического критериев вида. Пересмотр старых подходов к систематике с учетом разницы упомянутых критериев является актуальной проблемой палеоантропологии.

Разработка новых и применение уже известных подходов к систематике и филогении с использованием новейших материалов – это важная составляющая изучения эволюции живых организмов вообще и человеческих предков в частности.

Цель исследования. Поиск таксономически важных комплексов морфологических признаков и определение филогенетического и систематического статуса предшественников современного человека.

Задачи исследования.

1. Разработать унифицированную схему определения филогенетического и таксономического положения групп ископаемых гоминоидов.
2. Выявить комплексы таксономически ценных признаков черепа, мозга и посткраниального скелета для выявления хронологических и географических групп гоминоидов.
3. Осуществить оценку филогенетического и таксономического положения групп ископаемых гоминоидов по краниологическим, палеоневрологическим и посткраниальным данным.
4. Определить факторы, благодаря которым происходило изменение морфологии гоминоидов в процессе антропогенеза.

Научная новизна. Подход, развиваемый автором данной работы, основан на представлении о необходимости использования в таксономических исследованиях ископаемых групп масштабов изменчивости современных групп с известными (на основе гибридологического критерия) систематическими взаимоотношениями. При этом определение таксономических критериев не должно ограничиваться какой-либо одной системой органов или группой ископаемых находок, как делается в подавляющем большинстве палеоантропологических исследований. Важным нововведением является также унитаризация подхода к анализу разных морфологических систем, что дает возможность сравнимости результатов.

Применение единого метода определения филогенетического положения групп гоминоидов одновременно по краниологическим, палеоневрологическим и посткраниальным данным в широком контексте сравнения с использованием единого таксономического масштаба ранее никогда не производилось. Данный подход является новым в изучении филогении и систематики гоминоидов.

Научная и практическая значимость исследования. Разработанные подходы к филогении и систематике гоминоидов имеют важное теоретическое, методическое и практическое применение для разработки общих

и частных проблем антропогенеза и эволюции органического мира в целом.

Разработанный подход к систематике, основанный на применении единого таксономического масштаба по отношению к разным близкородственным ископаемым группам, позволяет оценивать филогенетические расстояния между этими группами и их родственные связи. Особую значимость методу придает возможность выявления как палеонтологических или хронологических, так и собственно биологических видов на основе ископаемого материала. Этот же метод может быть применен в отношении самых различных групп органического мира. Совмещение хронологического и географического подходов помогает установить преобладание и значение тех или иных факторов наблюдаемой изменчивости.

Выявление комплексов филогенетически и таксономически важных признаков позволяет использовать разработки данной работы практически. Установление таксономической принадлежности ископаемых останков является существенной проблемой палеоантропологии. В представленном исследовании выявлены основные, наиболее существенные комплексы признаков черепа, эндокрана и посткраниального скелета гоминоидов, причем значение признаков оценено отдельно для различных хронологических их групп. Используя выявленные комплексы, можно проводить таксономическую и филогенетическую диагностику новых палеоантропологических находок в масштабе изменчивости как современных, так и ископаемых видов, как крупных, так и мелких хронологических и географических их подразделений.

Использование разработанной методики позволяет выявлять аналогичные комплексы признаков и для других групп ископаемых организмов.

Апробация работы. Основные результаты работы были доложены и обсуждены на Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам "Ломоносов-99" (Москва, 1999); Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам "Ломоносов - 2000: молодежь и наука на рубеже XXI века" (Москва, 2000);

заседании Отдела теории и методики института Археологии РАН (2002 г.); Молодежной конференции "Актуальные проблемы антропологии: преемственность и новые подходы, 2003 г. (Москва, 2003); на кафедре антропологии МГУ (2003 г.); на научно-методическом заседании НИИ и Музея антропологии (2003 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературных источников, главы, посвященной материалам и методам исследования, основных глав, содержащих результаты исследования и их обсуждение, заключения, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Диссертация изложена на 610 страницах, включающих 276 страниц собственно текста, 36 страниц списка литературы, 90 страниц табличного приложения и 208 страниц иллюстраций. Список литературы содержит 387 источников, из них 74 отечественных и 313 зарубежных. Приложение включает 85 таблиц и 416 графиков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы

1. Обзор существующих филогенетических и таксономических схем ископаемых гоминоидов. Можно выделить четыре основных этапа развития взглядов на таксономию и филогению ископаемых гоминоидов. На первом этапе (середина XIX века – 1925 г.) почти все находки описывались под собственным названием и рассматривались с позиций стадияльной концепции. Во втором периоде (1925-1950 гг.) при описании находок чаще подчеркивались особые или архаичные признаки и была окончательно обоснована стадияльная концепция антропогенеза. Третий период (1950 г. – середина 1990-х) характеризуется резким сокращением числа таксономических названий; в описании находок стали подчеркиваться прогрессивные признаки. Продолжали развиваться новые течения в антропогенезе: гипотеза пресapiенса, научная дискуссия вокруг проблемы моно- и полицентризма и другие. В систематике значительно усиливаются объедини-

тельские тенденции. Четвертый этап продолжается до современности, когда вновь проявляется тенденция к "виододробительству".

2. Теоретические подходы к систематике ископаемых гоминоидов. В литературе устоялось представление о нескольких возможных критериях вида, важнейшим из которых является гибридологический, однако в отношении ископаемых гоминид, по понятным причинам, чаще всего применяется морфологический. Палеонтологический вид отличается от собственно биологического наличием фактора времени. Коннекция этих методов возможна при применении таксономических масштабов современных групп к ископаемым. Моделью таких масштабов для ископаемых гоминид могут служить только антропоморфные обезьяны. В работе за масштаб принята наиболее распространенная таксономическая схема, в которой выделяется три современных семейства гоминоидов.

3. Вопросы терминологии.

3.1. Специальные вопросы терминологии таксономии гоминоидов. В использовании терминов, предложенных в разное время для ископаемых находок, существует известная путаница. Она связана с несколькими моментами. Перенос термина, использованного при описании конкретной находки, на некую группу ископаемых не всегда выглядит оправданным. Большая сложность также заключается в неопределенности датировок материалов, использованных как голотип. Две рассмотренных проблемы могут сочетаться вместе. В связи с этим, множество существующих таксономических названий гоминоидов невалидно.

3.2. Общая терминология. Принятое в работе первоначальное условное разделение материала в наибольшей степени хронологическое, а не биологическое, поскольку целью является выявление биологических групп. Для обозначения таких этапов в работе используются названия: австралопитековые (ранние, 7-3,9 млн.л.; грацильные, 3,9-2,5 млн.л.; массивные или "парантропы", 2,5-1 млн.л.), "ранние *Homo*" (гоминиды, переходные от австралопитековых к "эугоминидам", 2,5-1,8 млн.л.), архантропы

(1800-400 тыс.л.н.: пре-архантропы, 1,8-1,4 млн.л.; ранние архантропы, 1400-800 тыс.л.; поздние архантропы, 800-400 тыс.л.), пре-палеоантропы (гоминиды, переходные от архантропов к палеоантропам, 400-130 тыс.л.н.), палеоантропы (130-40 тыс.л.н.), неантропы (40-0 тыс.л.н.). Названия по возможности соответствуют сложившимся традициям, что не означает принятия автором стадиальной концепции антропогенеза. Плюсом такой терминологии является уход от систематических названий.

Материалы и методы исследования

1. Материалы.

1.1. Краниологическая база данных. Основой краниологической базы данных послужили оригинальные измерения и описания черепов и нижних челюстей, а также муляжей ископаемых находок, выполненные автором в период 1998-2003 гг. Материалы происходят из коллекций кафедры антропологии МГУ им. М.В. Ломоносова и НИИ и Музея Антропологии МГУ.

Материалы по современным обезьянам включают 3 черепа и 2 нижние челюсти гиббонов (3 особи), 8 черепов и 6 нижних челюстей орангутанов (8 особей), 6 черепов и 7 нижних челюстей горилл (8 особей), 15 черепов и 11 нижних челюстей обыкновенных шимпанзе (16 особей); всего от 35 особей. Материалы по современному человеку включают 275 черепов и 228 нижних челюстей от 332 индивидов. Материалы происходят из 16 серий и серии разрозненных черепов. Автором измерены черепа всех больших расовых подразделений человечества со всех частей света (Европа, Азия, Австралия, Америка), включая острова Океании. Краниологическая база данных по ископаемым гоминоидам в своей основе составлена из оригинальных измерений муляжей ископаемых находок: 16 находок австралопитековых, 2 "ранних *Номо*", 58 архантропов и палеоантропов, а также 59 неантропов эпох верхнего палеолита и мезолита. Некоторые измерения черепов и нижних челюстей были взяты из литературы. Всего в краниологическую базу данных вошли измерения 572 черепов и 420 нижних челюстей ископаемых гоминоидов.

1.2. Палеоневрологическая база данных. При проведении палеоневрологического исследования также использовались оригинальные измерения и литературные данные. Основу базы данных составили измерения коллекции эндокранов, собранной В.И. Кочетковой и хранящейся в Институте и Музее антропологии МГУ. Были измерены эндокраны 2 orangutanов, 3 горилл, 5 шимпанзе, 2 австралопитеков, 1 "раннего *Homo*", 16 архантропов и палеоантропов, 17 верхнепалеолитических неантропов, 26 взрослых современных людей разных рас. Также были использованы немногочисленные литературные данные, в основном по общим размерам эндокранов, для 12 австралопитеков, 1 "раннего *Homo*", 18 архантропов и палеоантропов, 1 верхнепалеолитического неантропа. Данные по объему мозга взяты в основном из нескольких сводок, а также большого количества отдельных публикаций. Всего было использовано 232 определения объема мозга ископаемых гоминидов.

1.3. База данных по посткраниальному скелету. Данные по посткраниальным останкам были взяты исключительно из литературы в силу небольшого количества доступных слепков. В базу данных вошли измерения костей 312 индивидов ископаемых гоминидов.

1.4. База данных датировок ископаемых гоминидов. Отдельное значение имеет база данных по датировкам ископаемых находок, поскольку существенным моментом представленного исследования является оценка хронологической изменчивости гоминидов. Датировки находок были взяты из большого количества литературных источников. Отдельно в работе обсуждены проблемы спорности ряда датировок с приведением конкретных примеров (Табун, Брокен Хилл).

2. Методы исследования.

2.1. Программы измерений. Все измерения производились с помощью четырех инструментов: скользящего циркуля, малого толстотного циркуля, координатного циркуля и мягкой измерительной ленты.

Для описания современных и ископаемых черепов применялась измерительная программа, состоящая из 69 размеров черепа, сгруппирован-

ных по отдельным костям и отделам, и 26 – нижней челюсти. Большинство краниологических размеров стандартно и полностью соответствует классической методике Р. Мартина, часть пунктов программы являются оригинальными разработками автора. Проекционные измерения не применялись. Описательная программа использовалась как дополнительная, морфологические описания учитывались в ходе разбора результатов анализов измерительных признаков.

Программа измерений эндокранов, включающая 71 пункт, базировалась на методике, опубликованной В.И. Кочетковой (1973). Ряд размеров впервые предложен автором представленной работы. Размеры эндокрана сгруппированы по долям мозга.

Использованная программа измерений посткраниального скелета, включающая 50 пунктов, полностью соответствует мартиновской методике.

2.2. Методы статистической обработки. При анализе краниологических материалов использовался канонический анализ. Известно, что этот метод наиболее приспособлен для оценки взаимоотношений сравнительно сильно отличающихся групп, а, следовательно, для таксономического анализа в пределах надсемейства. Все расчеты методом канонического анализа были выполнены с использованием программы "КАНОКЛАС. Версия 6.9. 1990-99 г.", разработанной и любезно предоставленной В.Е. Дерябиным. В качестве модельной группы были применены данные по горцам Западного Памира, Ишкашим, поскольку данная выборка оказалась наиболее многочисленной.

Для статистической обработки палеоневрологических материалов использовался факторный анализ. Выбор именно этого метода определился малым количеством доступного материала, что не позволяет корректно использовать канонический анализ.

Кроме этого, производилась оценка хронологической и географической изменчивости отдельных признаков.

2.3. Структура аналитической части работы. Аналитическая часть работы состоит из трех основных разделов: анализа краниологического материала, анализа палеоневрологического материала и анализа материалов по посткраниальному скелету. В каждой части исследование производилось сначала по отдельным костям или долям эндокрана, а затем по областям и комплексам костей и тотальным размерам эндокрана. Исследование каждого элемента скелета или доли эндокрана излагается по единой схеме: результаты многомерных анализов, анализ эволюционных тенденций изменения отдельных признаков, возможное таксономическое толкование изменчивости исследованных признаков.

Результаты исследования

4.1. Череп.

4.1.1. Мозговой отдел. Мозговой отдел черепа был исследован по отдельным костям (лобная кость, теменная, затылочная, височная) и в целом. Лобная кость имеет важное таксономическое и филогенетическое значение. Наибольший вес имеют признаки надбровного рельефа, ширина на уровне верхнего края глазниц и общие пропорции. На теменной кости наиболее важны признаки длины и изогнутости. Для затылочной кости существенны признаки положения точек "инион" и "опистокранион". Из черт височной кости наибольшей ценностью обладают признаки длины. Мозговой череп в целом у гоминоидов может приобретать три характерные формы: 1) череп с маленькой мозговой коробкой, очень сильными затылочным и височным гребнями, но с большим расстоянием ba-b, характерный для очень массивных понгид; 2) длинный череп с мощным надбровьем, сильным рельефом основания скулового отростка височной кости, очень широкий и низкий, с длинным слабо изогнутым основанием и выступающим затылком, характерный более для архаичных и массивных гоминоидов; 3) череп со слабо выступающим надбровьем, большим расхождением точек "опистокранион" и "инион", широкий в верхней части, высокий, с коротким изогнутым основанием, сравнительно вертикальным затылком, то есть характерный современный комплекс.

Строение мозговой коробки австралопитеков по большинству признаков понгидного типа. Особенно это касается структуры затылочной кости ранних австралопитеков (ТМ 266-01-060-1). Однако, практически во всех многомерных и одномерных анализах австралопитеки проявляют тенденцию сближения с "эугоминидами". Грацильные и массивные австралопитеки заметно различаются по строению мозгового черепа. Это касается как общих пропорций, так и более мелких деталей строения, например, височной кости. Среди грацильных и массивных австралопитеков по ряду признаков обнаруживается большее сходство внутри географических групп: восточноафриканские грацильные и массивные, с одной стороны, и южноафриканские, с другой.

"Ранние *Homo*" гетерогенны по строению мозговой коробки. Часть из них близка к мелким грацильным австралопитекам, часть – к "парантропам", а некоторые сближаются с "эугоминидами". Пре-архантропы являются промежуточной группой между "ранними *Homo*" и ранними архантропами. Архантропы в целом характеризуются гипермассивностью, очень длинным, низким и широким черепом с массивным рельефом, совпадающими точками "инион" и "опистокранион", наибольшей шириной мозговой коробки чаще в нижней части, длинным слабо изогнутым основанием черепа. Пре-палеоантропы и палеоантропы характеризуются, сравнительно с архантропами, более округлым сводом; сравнительно с современными людьми, – более крупным, вытянутым, низким и широким; со временем признаки становятся более сапиентными. Ранние верхнепалеолитические неантропы по признакам общей формы больше соответствуют морфотипу палеоантропов, чем современных людей, но в течение приблизительно 15-20 тысяч лет после начала верхнего палеолита мозговой череп приобретает вполне современные очертания.

4.1.2. Лицевой отдел. Лицевой отдел черепа был исследован по отдельным областям (орбитная область, носовая, скуловая, верхняя челюсть) и в целом. Большинство признаков лицевого скелета менее важны филогенетически по сравнению с признаками мозгового черепа. В

орбитной области наиболее важными оказываются ширина орбиты, биорбитальная ширина и показатели верхнего профиля. Для носовой области существенны пропорции носового отверстия и носовых костей. Из признаков скуловой области важнейшими являются пропорции отростков скуловой кости, прежде всего высотные. Анализ верхней челюсти показал важность признаков общей формы, а также ширины и формы неба. Они очень четко отделяют экваториальные группы от неэкваториальных. Лицевой скелет в целом у гоминоидов приобретает две наиболее характерные формы: 1) длинное, сравнительно узкое лицо с выступающей альвеолярной частью, слабой верхней и сильной средней профилировкой – понгидный вариант; 2) длинное широкое лицо с выступающей альвеолярной частью, массивными латеральными краями глазниц, усиленной горизонтальной профилировкой верхней части лица при уменьшении профилировки средней части, плоскими носовыми костями – австралопитековый вариант; 3) короткое лицо со слабо выступающей челюстью и выступающими носовыми костями – гоминидный вариант.

Австралопитеки по строению лицевого скелета занимают промежуточное положение между понгидами и гоминидами, отличаясь от первых по такому важнейшему признаку, как слабая горизонтальная профилировка средней части лица. Также, лицо австралопитеков намного более широкое на всех уровнях, чем у современных шимпанзе, как абсолютно, так и относительно. Дифференциация внутри австралопитековых по ряду признаков в большей степени географическая, чем хронологическая. "Ранние *Homo*" отличаются как от австралопитеков, так и от более крупнолицых и менее прогнатных пре-архантропов. Архантропы характеризуются чрезвычайным развитием верхней челюсти. Пре-палеоантропы и палеоантропы имели меньшие размеры лица и челюсти, чем архантропы, но значительно превосходили неантропов по этим параметрам. Окончательная сапиентация лицевого отдела происходила уже в течение верхнего палеолита.

4.1.3. Нижняя челюсть. Нижняя челюсть была исследована по частям (тело нижней челюсти, восходящая ветвь, альвеолярная дуга) и в

целом. Для тела нижней челюсти наиболее важно соотношение высоты и ширины, отделяющее понгид от австралопитековых с "зугоминидами", а также форма симфиза. Для восходящей ветви важны общие размеры, а также глубина нижнечелюстной вырезки. Наибольшей значимостью альвеолярной дуги обладают общие размеры и признаки ее заклыковой части. По ним хорошо дифференцируются все основные группы гоминоидов. Нижняя челюсть в целом среди гоминоидов существует в двух основных вариантах: 1) с резко скошенным симфизом, большой общей длиной при малой мышцелковой ширине и медиальном положении вершин мышцелков, то есть выраженный понгидный комплекс; 2) обратное соотношение – гоминидный комплекс.

Значительная индивидуальная изменчивость признаков нижней челюсти несколько снижает их филогенетическое значение. Австралопитековые резко отличаются от понгида соотношением высоты и ширины тела нижней челюсти и формой альвеолярной дуги. Однако, они отличаются и от "зугоминид", в частности, по форме восходящей ветви. "Ранние *Homo*" разбиваются на три основных группы, аналогичным тем, что выделяются по признакам мозгового черепа. Пре-архантропы и архантропы обладают очень массивными челюстями, причем географические и хронологические группы обладают специфическими комплексами пропорций. Ранние пре-палеоантропы более схожи с архантропами, тогда как поздние практически неотличимы от палеоантропов. Палеоантропы характеризуются относительно очень широкой нижней челюстью с резким преобладанием мышцелковой ширины над угловой. Трансгрессия палеоантропов с современными людьми по общим признакам нижней челюсти крайне мала.

Важнейшим отличием нижней челюсти неоантропов от всех других гоминоидов является наличие подбородочного выступа. Верхнепалеолитические неоантропы в целом соответствуют современному размаху изменчивости, отличия от современности заключаются в несколько больших размерах и относительной удлинненности челюсти.

4.3. Эндокран. Эндокран гоминоидов был исследован по отдельным долям (лобная доля, теменная, затылочная, височная) и в целом, включая рассмотрение эволюции объема мозга. Наиболее значимыми оказались следующие признаки: для лобной доли – длина и продольная выпуклость, для теменной доли – общие размеры, размеры надкраевой и угловой долек, боковая длина и передняя высота, для затылочной доли – ширина, высота и поперечная выпуклость, для височной доли – соотношение передней и задней высот и пропорции височной ямки, а также общие размеры мозга.

Австралопитеки мало отличаются от понгид по строению мозга, хотя проявляют тенденцию уклонения в гоминидную сторону. По пропорциям мозга, лобной и височной долей, височной ямки и мозжечка хорошо разделяются грацильные и массивные формы. Внутри этих групп выявляется значительное разнообразие, однако малое количество материала ограничивает возможности выявления закономерностей. Форма теменной доли "ранних *Homo*" не отличается от варианта австралопитеков, тогда как степень развития "лобного клюва", форма височной ямки и объем мозга заметно варьируют.

Архантропы по пропорциям долей мозга достаточно гоминидны, но размеры лобной и теменной долей у них сравнительно невелики. От препалеоантропов архантропы отличаются уплощенной лобной долей и малыми размерами теменной доли и височной ямки. Прирост лобной доли происходил в основном в нижнем направлении, не отражаясь на форме лобной кости и выраженности надбровного рельефа. Яванские формы по этим признакам оказываются примитивнее синхронных африканских и европейских гоминид.

Палеоантропы характеризуются своеобразным комплексом черт. Из примитивных признаков стоит отметить относительно небольшие размеры лобной и теменной долей и значительные – затылочной, а также уплощенную, очень широкую форму эндокрана. Строение нижнелобной области, возможно, было очень архаичным во время ранних палеоантропов, тогда как у поздних достигло уровня современного человека. Специфическим

для палеоантропов признаком является разрастание рельефных бугров в орбитной области. Форма височной доли различается у ближневосточных и европейских палеоантропов.

Верхнепалеолитические неантропы обладают значительным количеством архаичных признаков, например, в строении орбитного края и затылочной доли. Это же отражается в крупных размерах мозжечка. С приближением к современности мозг стал короче, выше и уже, соответственно изменились пропорции отдельных долей. Рельеф орбитной части сгладился, лобная доля заметно увеличилась, относительно увеличилась нижнетеменная доля, тогда как затылочная доля и мозжечок уменьшились. Височная доля расширилась спереди и сузилась сзади, а височная ямка стала более узкой и глубокой. Полностью современный комплекс мозга сложился в течение или даже в конце верхнего палеолита.

Отдельный интерес представляет эволюция объема мозга. У австралопитековых он был немногим больше, чем у шимпанзе и сохранял стабильность в течение нескольких миллионов лет. Бурный рост мозга начался у части прогрессивных "ранних *Homo*". В дальнейшем выявляются этапы роста и стабильности объема мозга, сменившиеся тенденцией к его уменьшению около 25-20 тысяч лет назад. Максимальный объем мозга был достигнут поздними палеоантропами и ранневерхнепалеолитическими неантропами. При этом значительный объем сочетался у них с архаичным строением.

4.4. Посткраниальный скелет.

4.4.1. Осевой скелет. Позвоночник австралопитеков имел смесь понгидных и гоминидных черт, а также ряд специфических признаков. Ряд архаичных признаков сохранялся у пре-архантропов (узкий позвоночный канал), однако у позднейших гоминид позвоночник приобрел строение, аналогичное таковому современного человека. Строение грудной клетки гоминоидов в наибольшей степени коррелирует с конституциональными особенностями и имеет филогенетическое значение в основном на ранних стадиях антропогенеза.

4.4.2. Кости верхних конечностей. Ключица в эволюционном плане является стабильной костью. Лопатка имеет более таксономически ценные признаки, которые у австралопитеков выражено-понгидные (ориентация лопаточной ости и гленоидной ямки). У более поздних гоминид лопатка вполне гоминидна, а ее специфические неандерталоидные черты могут встречаться и у людей верхнего палеолита.

По важнейшим признакам плечевой кости – строению нижнего эпифиза и торзиону – надежно диагностируются австралопитеки, с заметным понгидным акцентом. "Ранние *Homo*" отличаются малыми абсолютными размерами при гоминидной морфологии. У более поздних гоминид строение полностью гоминидно. Локтевые кости австралопитеков понгидны, особенно у южноафриканских форм. В отдельных группах понгидные черты сохранялись и в очень позднее время (KNM-ВК 66). Лучевая кость австралопитеков также понгидна. Среди "ранних *Homo*", в целом гоминидных, есть индивиды с понгидным комплексом черт лучевой кости (ОН 62), что может использоваться как дополнительный аргумент гетерогенности группы.

Кисть австралопитеков сочетает понгидные и специфические черты. У грацильных форм строение кисти допускает возможность использования орудий, но не их изготовления. У "парантропов" существуют некоторые проявления морфологического комплекса трудовой кисти, как и у "ранних *Homo*", кисть которых, впрочем, несет множество понгидных черт. Начиная с пре-архантропов, кисть приобретает пропорции, близкие к современным.

4.4.3. Кости нижних конечностей. Тазовые кости являются весьма прогрессивным отделом скелета. У австралопитеков они практически идентичны костям современного человека, а некоторые признаки даже гипергоминидны (развернутость крыльев подвздошных костей). Некоторые признаки таза австралопитеков специфичны (например, большое расстояние между ацетабулярными впадинами и между

впадинами и седалищным бугром). У позднейших гоминид строение таза полностью аналогично таковому современного человека.

Бедренная кость имеет множество важных признаков. Австралопитеки характеризуются смесью понгидных и гоминидных черт, понгидными пропорциями при гоминидной морфологии. "Парантропы" несколько более гоминидны и имеют специфические черты шейки бедра (изогнутость, суженность у головки). "Ранние *Homo*" оказываются гетерогенной группой, но более гоминидны. Позднейшие гоминиды отличаются от современного человека не строением, а частотой встречаемости тех или иных признаков. Полностью современный комплекс черт бедренной кости сложился в течение верхнего палеолита. Большеберцовая кость австралопитеков в целом понгидна. У всех более поздних "зугоминид" она, напротив, весьма гоминидна. Малоберцовая кость была прогрессивной с очень ранних этапов гоминизации.

Стопа австралопитеков, начиная с древнейших представителей, по подавляющему числу черт гоминидна. Исключением являются сильная изогнутость фаланг стопы. У "ранних *Homo*" сохраняются некоторые понгидные признаки стопы, но у более поздних гоминид они исчезают.

4.4.4. Общие размеры и пропорции. Общие размеры и пропорции скелета в основном отражают не таксономические закономерности, а климато-адаптационные. Выявляется увеличение линейных размеров тела со временем. Колебания веса тела менее показательны. Австралопитеки имели рост и вес, аналогичные этим показателям шимпанзе. "Ранние *Homo*" гетерогенны по росту и весу. У пре-архантропов рост увеличился резко, а вес – незначительно, что совпадает с переходом из закрытых местообитаний в саванну. Более поздние гоминиды подчинялись тем же климато-адаптационным закономерностям, что и современный человек.

Пропорции тела и конечностей были понгидны у ранних австралопитеков и более гоминидны у грацильных. У "ранних *Homo*" при очень низком росте были чрезвычайно примитивные соотношения сегментов конечностей, близкие скорее к человекообразным обезьянам. У более поздних

гоминид пропорции принципиально не отличаются от современных. Можно отметить лишь относительно широкий таз у пре-архантропов и архантропов.

Обсуждение результатов исследования

5.1. Филогенетическое значение краниологических признаков.

На разных этапах антропогенеза значение приобретают разные краниологические признаки. На ранних стадиях важнейшими являются признаки, связанные с жевательным аппаратом и локомоцией. С переходом к всеядности и началом орудийной деятельности основное значение приобретают признаки мозгового черепа, тогда как признаки лицевого скелета могут служить индикатором специализации.

Австралопитековые занимают промежуточное положение между понгидами и гоминидами. Наиболее вероятными предками "эугоминид" являются восточноафриканские грацильные австралопитеки. "Парантропы" с наибольшей вероятностью возникли независимо в Восточной и Южной Африке. "Ранние *Homo*" являются гетерогенной группой, состоящей из поздних грацильных австралопитеков, "парантропов" и ранних "эугоминид". Среди более поздних гоминид выявляются специализированные формы, в основном в Юго-Восточной Азии. Архантропы довольно четко разделяются по географическому принципу: гоминиды Африки и Европы более сапиентны, тогда как азиатские архаичнее, причем географическая принадлежность оказывается важнее датировки. Реконструируются как минимум три волны миграции в Азию: около 1-1,5 млн.л.н., около 200 тыс.л.н. и 40 тыс.л.н. Основная зона сапиентации охватывала территорию Африки, Ближнего Востока и Южной Европы. "Классические" неандертальцы Европы могли принимать некоторое участие в возникновении современного человека, поскольку целый ряд признаков у них и ранневерхнепалеолитического населения совпадает и имеет одинаковую направленность изменения. Особенности строения верхней челюсти свидетельствуют об экваториальном происхождении ранневерхнепалеолитических неоантропов.

5.2. Филогенетическое значение признаков мозга гоминид.

Наиболее активно эволюционировали признаки лобной доли, орбитной

части, височной и нижнетеменной долей. Увеличение объема мозга, отражающее изменения образа жизни, началось только с переходом к всеядности и совпало с началом орудийной деятельности. Процесс шел неравномерно, по сочетанию указанных черт выделяются отдельные этапы антропогенеза, которые могут быть использованы для построения классификационной схемы.

Австралопитековые имели практически понгидный мозг. Грацильные и массивные формы отличаются по целому комплексу признаков, причем первые оказываются несколько гоминиднее. "Ранние *Homo*" гетерогенны и не могут считаться единой группой. Архантропы, начиная с ранних форм, явились первыми гоминидами, у которых понгидные признаки мозга окончательно были вытеснены специфически гоминидными чертами. Строение мозга архантропов и пре-палеоантропов Явы свидетельствует о их специализации. Напротив, африканские плейстоценовые гоминиды имели множество сапиентных черт мозга. Часть признаков мозга палеоантропов оказывается удивительно схожей у представителей разных хронологических и географических групп, другие же черты надежно разделяют эти группы. Ближневосточные палеоантропы оказываются сапиентными по такому важному признаку, как конфигурация височной доли. В строении мозга верхнепалеолитических неантропов обнаруживается большое количество архаичных черт. Возможно, еще важнее, что смена ряда долго продолжавшихся тенденций изменения формы произошла не с появлением неантропов, а несколько позже, возможно даже – с окончанием верхнего палеолита.

Объем мозга имеет важное значение на этапе перехода от австралопитековых к "зугоминидам". Его стабильность у первых и бурный эволюционный рост у вторых представляют существенную разницу. Это явление объясняется переходом к всеядности, началом охотничьей деятельности у части прогрессивных "ранних *Homo*" (ОН 24, KNM-ER 1470), закономерно совпавшей с началом изготовления орудий труда. Другая часть "ранних *Homo*" по признакам мозга оказывается неотличимой от австралопитеков (KNM-ER 1813, Sts 53, KNM-ER 1805). Изменения этиологии гоминид были вызваны экологическими причинами. Увеличение объема мозга предшест-

вовало усложнению его макростроения. Рост объема мозга сопровождался увеличением размеров тела, что, возможно, объясняется биомеханическими причинами.

5.3. Филогенетическое значение признаков посткраниального скелета. Признаки посткраниального скелета имели существенное филогенетическое значение преимущественно на начальных этапах антропогенеза. С возникновением бипедии посткраниальный скелет менялся незначительно и может отражать в основном климато-адаптационные закономерности.

Заключение

1. Филогения ископаемых гоминоидов. Филогения гоминоидов на ранних этапах характеризуется возникновением большого количества форм, имевших специфические особенности морфологии. Отличия были обусловлены различиями в образе жизни, локомоции и питании. Южноафриканские австралопитеки были примитивнее восточафриканских. "Парантропы" Восточной и Южной Африки возникли независимо. "Ранние *Номо*" являются смешанной группой, возникшей из грацильных австралопитеков. Некоторые из них эволюционировали в более высокорослых гоминид, впервые вышедших за пределы Африки около 1,7-1,4 млн.л.н. Далее происходило расселение гоминид в Европу и Азию. Гоминиды времени 1-0,5 млн.л.н. гипермассивны. Специфичность изолятов не доходила до видового уровня. Реконструируется как минимум 3 миграции гоминид в Азию.

Большинство поздних палеоантропов были специализированными формами, однако "классические" неандертальцы могли принять некоторое участие в возникновении современного человека. Отдельные сапиентные признаки возникали еще в начале верхнего неоплейстоцена, но достоверно современный вид человека известен только с 40 тыс.л.н., а полностью современный комплекс признаков сложился только в период около 25-4 тыс.л.н.

6.2. Систематика ископаемых гоминоидов. Своеобразие австралопитековых в наилучшей степени можно отразить, придав им ранг самостоятельного семейства Australopithecidae, равного семействам понгид и

гоминид. Внутри него выделяются 2 подсемейства: древнее *Ardipithecinae* с неопределенным количеством видов и молодое *Australopithecinae*, включающее 2 рода. Это, во-первых, "парантропы" с 2 под родами – восточноафриканские с 3 видами и южноафриканские с 1 видом, а, во-вторых, грацильные австралопитеки с 2 под родами и 3 видами.

Семейство гоминид *Hominidae* подразделяется на 2 подсемейства: *Protopithecinae* с 2 видами наиболее примитивных "эугоминид" и *Homininae* с 2 родами и 4 видами, последний из которых включает современного человека (табл. 1).

Наиболее важными, на взгляд автора, представляются следующие особенности использованного подхода к систематике гоминоидов. Во-первых, применение единого исходного масштаба позволяет привести к единому знаменателю филогенетические и систематические расстояния хронологических и географических групп гоминоидов на разных этапах антропогенеза, то есть способствует целостности итоговой картины. Во-вторых, рассмотрение изменчивости разных морфологических систем позволяет учесть неравномерность эволюции признаков. Этот момент позволяет избежать неоправданного сближения или удаления групп гоминоидов по отдельным признакам. В-третьих, использование накопленного на настоящий момент времени материала дает возможность исследовать географические вариации синхронных групп. Взятые за исходные для анализа условные хронологические группы гоминоидов оказываются неоднородными во многом из-за географической изменчивости. Определение специфики этих групп позволяет детализировать картину антропогенеза, подчеркнуть роль параллелизмов и смещений в его процессе, чем итоговая картина принципиально отличается от стадиальной концепции.

Автор надеется, что с появлением новейших подходов и палеоантропологических материалов многочисленные остающиеся вопросы антропогенеза найдут свои ответы.

Таблица 1

Систематика гоминоидов

семейства	подсемейства	роды и подроды (подроды только для ископаемых форм)	виды и подвиды (подвиды только для ископаемых форм)	хронологические рамки
Hylobatidae		<i>Hylobates</i>	6-11 видов	
		<i>Symphalangus</i>	<i>S. syndactylus</i>	
Pongidae	Gorillinae	<i>Gorilla</i>	<i>G. gorilla</i>	
		<i>Pan</i>	<i>P. troglodytes</i> <i>P. paniscus</i>	
	Ponginae	<i>Pongo</i>	<i>P. pygmaeus</i>	
Australopithecidae	Ardipithecinae	<i>Ardipithecus</i>	<i>A. ramidus</i> (?= <i>S. ichadensis</i> ?= <i>O. tugenensis</i> ?= <i>A. anamensis</i>)	7?-3,9-3,6? млн.л.
	Australopithecinae	<i>Paranthropus Zinjanthropus</i>	<i>P. Z. aethiopicus</i>	2,5 млн.л.
			<i>P. Z. boisei subspecies nov.</i> (Олдувай+Каитио)	1,8-1,7 млн.л.
			<i>P. Z. boisei subspecies nov.</i> (Кооби-Фора+Консо)	2,4-1,3 млн.л.
		<i>P. Z. species nov.</i> (KNM-ER 1801, KNM-ER 1802, KNM-ER 1805, UR 501)	2,4-1,6 млн.л.	
		<i>Paranthropus Paranthropus</i>	<i>P. P. robustus</i>	2,6?-2-1,7-0,9? млн.л.
<i>Australopithecus Australopithecus</i>	<i>A. A. afarensis afarensis</i> (= <i>A. garhi</i> - <i>A. bahrelghazali</i>) <i>A. A. afarensis platyops</i> <i>A. A. africanus</i>	3,7-2,5 млн.л. 3,4 млн.л. 4?-3,2-2,5 млн.л.		
<i>Australopithecus Subgenus nov.</i>	<i>A. Sg. nov. microcranous</i> (KNM-ER 1501, KNM-ER 1813, Sts 53, SK 80/846/847)	1,7-1,6 млн.л.		
Hominidae	Protopithecinae	<i>Protopithecanthropus</i>	<i>P. habilis habilis</i> (OH 7, OH 13, OH 24)	2,3?-1,8-1,6 млн.л.
			<i>P. habilis rudolfensis</i> (KNM-ER 1470, KNM-ER 3732)	1,9 млн.л.
			<i>P. capensis</i> (= <i>H. ergaster</i>) (2 расы: африканская и дманисская)	1,7-1,4 млн.л.
	Homininae	<i>Pithecanthropus</i>	<i>P. erectus erectus</i> (Ява)	1-0,8 млн.л.
			<i>P. erectus heidelbergensis</i> (Африка, Европа, материковая Азия) (= <i>H. rhodesiensis</i> = <i>H. antecessor</i> = <i>H. lantianensis</i>)	1,2-0,5 млн.л.
			<i>P. steinheimensis pekinensis</i> (материковая Азия)	420-400 тыс.л.
			<i>P. steinheimensis soloensis</i> (Ява)	400-200 тыс.л.
			<i>P. steinheimensis steinheimensis</i> (Африка, Европа, материковая Азия) (= <i>H. helmei</i>)	450-132 тыс.л.
			(2 расы: Африка+Европа и материковая Азия)	450-140 тыс.л. 210-132 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis palestinensis</i> <i>P. neanderthalensis neanderthalensis</i>	130-100 тыс.л. 100-35 тыс.л.
<i>Homo</i>	<i>H. sapiens fossilis</i>	40-24 тыс.л.		
	<i>H. sapiens sapiens</i>	24-0 тыс.л.		

Выводы

1) Морфологические признаки всех трех рассмотренных систем эволюционировали неравномерно.

2) Таксономическое значение каждого отдельного признака сильно варьировало на разных этапах эволюции и в разных географических группах; нельзя оценивать внутреннюю дифференциацию хронологически сильно разобщенных групп гоминид по каким-то одним признакам.

3) Различия крупных хронологических групп ископаемых гоминоидов превышают географические. Хронологический критерий палеонтологических видов гоминоидов должен иметь приоритет над географическим. Напротив, при рассмотрении непродолжительных временных отрезков географический критерий приобретает важнейшее значение, поскольку в эволюции гоминид широко были распространены явления изоляции и смешения.

4) Наиболее таксономически ценными для гоминид являются: для черепа – признаки формы мозговой коробки, лобной и височной костей, формы лицевого скелета, челюстного аппарата; для мозга – тотальные размеры мозга, орбитной части лобной доли, надкраевой извилины теменной доли и формы височной доли; для посткраниального скелета – признаки тазовых костей, костей кисти и стопы.

5) По краниологическим и макроневрологическим данным более оправдано выделение в надсемействе гоминоидов трех современных семейств: *Nylobatidae*, *Pongidae* и *Hominidae*, с включением африканских человекообразных обезьян во второе из них. Австралопитековые составляют семейство *Australopithecidae* с 2 подсемействами и 7 видами. Семейство *Hominidae* делится на: подсемейство *Protopithecantropinae* с 2 видами; подсемейство *Homininae* с 2 хронологическими родами и 4 видами (1 вид нижнего неоплейстоцена, 1 – среднего неоплейстоцена, 1 – начала и середины позднего неоплейстоцена и современный род и вид *Homo sapiens* с 2 хронологическими подвидами).

6) Основными факторами, влиявшими на процесс антропогенеза на его начальных стадиях, являлись тип локомоции и характер питания; на

поздних стадиях основное значение получили трудовая деятельность и приспособление к разнообразным климатическим условиям.

СПИСОК РАБОТ,

ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- ✓ 1. Дробышевский С.В. Эволюция краниометрических признаков гоминид (канонический анализ). Москва-Чита, ЗИП Сиб. УПК, 2000, 141 с., илл.
2. Дробышевский С.В. Создание пространственной модели черепа // Гуманитарный вектор. Вестник Забайкальского отделения Академии гуманитарных наук. Чита, Забайкальский государственный педагогический университет им. Н.Г. Чернышевского, 2000, с. 93-97.
3. Дробышевский С.В. Опыт морфологического и таксономического анализа некоторых постнеандерталоидных форм Восточной Европы // Вестник антропологии, М., Старый сад, 2001, вып.7, с. 37-63.
- ✓ 4. Дробышевский С.В. Черепные крышки из Сходни, Подкумка и Хвалынска – постнеандерталоидные формы Восточной Европы. Москва-Чита, 2001, 139 с., илл.
5. Богатенков Д.В., Дробышевский С.В. Черепная крышка из Дятьково: антропологические аспекты // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам “Ломоносов - 2000: молодежь и наука на рубеже XXI века”. М., МГУ, 2001, вып.6, с. 11-12.
- ✓ 6. Дробышевский С.В. Предшественники. Предки? Москва-Чита, Издательство Читинского государственного технического института, 2002, 173 с., илл.
7. Дробышевский С.В. К вопросу о времени возникновения анатомически современного *Homo sapiens* // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам “Ломоносов - 2000: молодежь и наука на рубеже XXI века”. М., МГУ, 2002, вып.7, с.11.
8. Дробышевский С.В. Новые данные к проблеме раннего происхождения *Homo sapiens* в Африке // Opus: Междисциплинарные исследования в археологии, 2002, вып.1-2, с.96-108.