

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

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

ДРОБЫШЕВСКИЙ Станислав Владимирович

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

03.00.14 – Антропология

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель: д.б.н., проф., засл.проф.
Хрисанфова Елена Николаевна

МОСКВА – 2003

Оглавление

1. ВВЕДЕНИЕ	4
1.1. Актуальность работы	4
1.2. Методология и новизна работы.....	5
1.3. Основные проблемы филогении гоминид и цели работы.....	6
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	7
2.1. Обзор существующих филогенетических и таксономических схем ископаемых гоминоидов.....	7
2.2. Теоретические подходы к систематике ископаемых гоминоидов.....	11
2.3. Вопросы терминологии	20
2.3.1. Специальные вопросы терминологии таксономии гоминоидов	20
2.3.2. Общая терминология	28
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	36
3.1. МАТЕРИАЛЫ.....	36
3.1.1. Материалы по морфологии	36
3.1.2. Материалы по хронологии	41
3.2. МЕТОДЫ	44
3.2.1. Инструменты и использованные программы измерений.....	44
3.2.2. Методы статистического анализа	49
3.2.3. Структура аналитической части работы.....	50
4. РЕЗУЛЬТАТЫ	52
4.1. Череп.....	52
4.1.1. Мозговой отдел	52
4.1.1.1. Лобная кость.....	52
4.1.1.2. Теменная кость.....	71
4.1.1.3. Затылочная кость	81
4.1.1.4. Височная кость.....	90
4.1.1.5. Мозговой отдел черепа в целом	98
4.1.2. Лицевой отдел	114
4.1.2.1. Орбитная область.....	114
4.1.2.2. Носовая область	121
4.1.2.3. Скуловая область	132
4.1.2.4. Верхняя челюсть	138
4.1.2.5. Лицевой отдел в целом.....	148
4.1.3. Нижняя челюсть	158
4.1.3.1. Тело нижней челюсти.....	158
4.1.3.2. Восходящая ветвь нижней челюсти.....	167
4.1.3.3. Альвеолярная дуга нижней челюсти.....	172
4.1.3.4. Нижняя челюсть в целом	180

4.3. Эндокран	185
4.3.1. Лобная доля	185
4.3.2. Теменная доля.....	193
4.3.3. Затылочная доля	197
4.3.4. Височная доля.....	203
4.3.5. Эндокран в целом.....	209
4.3.6. Эволюция объема мозга	216
4.4. Посткраниальный скелет	227
4.4.1. Осевой скелет	227
4.4.1.1. Позвоночник.....	227
4.4.1.2. Грудная клетка	229
4.4.2. Кости верхних конечностей	229
4.4.2.1. Пояс верхних конечностей.....	229
4.4.2.1. Свободная часть верхней конечности.....	230
4.4.3. Кости нижних конечностей.....	234
4.4.3.1. Пояс нижних конечностей	234
4.4.3.2. Свободная часть нижней конечности	235
4.4.4. Общие размеры и пропорции.....	239
5. ОБСУЖДЕНИЕ	243
5.1. Филогенетическое значение краниологических признаков.....	243
5.2. Филогенетическое значение признаков мозга гоминид	250
5.2.1. Филогенетическое значение признаков мозга гоминид.....	250
5.2.2. Краткий обзор тенденций эволюции мозга гоминид	260
5.3. Филогенетическое значение признаков посткраниального скелета	263
6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	265
6.1. Филогения ископаемых гоминоидов.....	265
6.2. Систематика ископаемых гоминоидов	269
7. ВЫВОДЫ.....	272
7.1. Признаки	272
7.1.1. Общие замечания	272
7.1.2. Череп	273
7.1.3. Эндокран.....	273
7.1.4. Посткраниальный скелет	273
7.2. Таксономия и систематика.....	274
7.3. Филогения.....	275
8. ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	277
9. ПРИЛОЖЕНИЕ	313

1. ВВЕДЕНИЕ

Спектр взглядов разных ученых на принципы классификации ископаемых организмов вообще и гоминид в частности крайне широк. Столь же разнообразны и существующие таксономические схемы. Огромное количество вновь появляющегося материала вызывает необходимость корректировки и дополнения существующих представлений.

В настоящее время сложность изучения ископаемых предшественников человека заключается зачастую скорее в количестве и разнообразии имеющихся данных, нежели в их недостатке. Однако, существующие ныне методы обработки информации позволяют свести материалы по морфологии гоминоидов в единую систему, построить стройную таксономическую и филогенетическую схему, учитывающую как хронологическую, так и географическую и даже популяционную изменчивость.

1.1. Актуальность работы

Количество важных палеоантропологических находок в конце XX века и начале XXI резко возросло. Описаны новые виды и роды гоминоидов, в том числе очень ранних (White et al., 1994; Haile-Selassie, 2001; Senut et al., 2001; Brunet et al., 2002 и др.), открыты ископаемые, связывающие выделявшиеся ранее хронологические и географические группы (Габуния и др., 2001, 2002; Ascenzi et al., 1996; Arsuaga et al., 1997, 1999; Abbate et al., 1998; Asfaw et al., 2002 и др.). Вместе с тем, появились новые методы исследования материала, в том числе молекулярно-генетические (Ward, Stringer, 1997; Relethford, 2001 и др.). Старые таксономические схемы подвергаются уточнениям и изменениям (Strait et al., 1997; Collard et Wood, 2001; Miller et al., 2002; Wood, 2002 и др.), подчас коренным (Goodman et al., [http](http://)). Разработка новых подходов к систематике – это важная составляющая изучения эволюции живых организмов вообще и человеческих предков в частности.

Учитывая вышеуказанные тенденции развития науки, настоящая работа является актуальной.

1.2. Методология и новизна работы

Подавляющее большинство работ по филогении ископаемых гоминид строится по трем основным сценариям. Наиболее частым является вариант, когда всесторонне изучается находка или группа находок с использованием ограниченного набора признаков, но при этом делаются большие таксономические выводы (например: White et al., 1994; Haile-Selassie, 2001; Senut et al., 2001; Brunet et al., 2002). Реже изучение ископаемых находок производится в более широком контексте сравнения, с привлечением данных по современным обезьянам и разным группам современного человечества, однако акцент исследования делается на какую-либо одну морфологическую систему, что резко сужает количество рассмотренного ископаемого материала (например: Aiello et al., 1999; Bilsborough, 2000; Collard et Wood, 2000; Harvati, 2001). Наиболее перспективным является самый редкий вариант, при котором в рассмотрение включаются данные по значительному количеству морфологических систем разных ископаемых групп (например: Алексеев, 1978; Васильев, 1999), однако часто в таких работах в качестве сравнения для ископаемых гоминид привлекаются лишь отдельные группы современных людей.

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 (Харитонов, 1973а, 1973б, 1974). При этом определение таксономических критериев не должно ограничиваться какой-либо одной системой органов или группой ископаемых находок. Важным также является унитаризация подхода к анализу разных морфологических систем, что дает возможность сравнимости результатов.

Идея описанного подхода не нова, однако его комплексное осуществление всегда было затруднено в силу практических причин. Данная работа является одним из первых опытов реализации вышеуказанных принципов. Предва-

нительные разработки в этом направлении показали его перспективность и продуктивность (Дробышевский, 2000б).

1.3. Основные проблемы филогении гоминид и цели работы

Основные проблемы систематики и филогении гоминид, вызывающие наибольшее количество споров, можно сформулировать следующим образом: 1) систематическая принадлежность и число таксонов австралопитеков, их родственные взаимоотношения; 2) момент отделения линии, ведущей к современному человеку от австралопитеков или иных предковых форм и систематика первых "эугоминид" (*H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. ergaster*); 3) различные группы архантропов: число и уровень таксонов, родство между собой и степень участия в дальнейшем процессе сапиентации; 4) проблема "архаичных *H. sapiens*" среднего плейстоцена: происхождение и реальность сапиентных комплексов, их роль в эволюции позднейших гоминид; 5) неандертальская проблема: таксономический ранг неандертальцев, доля участия в возникновении неантропов, проблема "промежуточных" форм; 6) проблема "прямого предка" неантропов.

Цель данной работы: поиск таксономически важных комплексов морфологических признаков и определение филогенетического и систематического статуса предшественников современного человека.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Обзор существующих филогенетических и таксономических схем ископаемых гоминоидов

В настоящее время создано очень большое количество таксономических схем, отражающих филогенетические взаимоотношения ископаемых гоминоидов (табл. 1). Схемы эти усложнялись с новыми находками. Также, чередовались этапы их усложнения и упрощения.

Можно выделить несколько основных этапов развития представлений на таксономию и филогению ископаемых гоминоидов. Первый длился с середины XIX века до 1925 г., когда были известны лишь три группы ископаемых предшественников человека, представленные питекантропами Явы, неандертальцами Европы и также европейскими кроманьонцами. Челюсть из Гейдельберга и череп из Брокен Хилл относились либо к первой, либо ко второй группе. Практически все находки этого периода, включая очень поздние и сапиентные, описывались под собственным таксономическим названием. Эволюция предков человека представлялась как стадийный переход от одной ступени к другой, хотя многие авторитетные антропологи вообще отрицали причастность к ней питекантропов и неандертальцев (Рогинский, Левин, 1963, с.213-232).

Во второй период – с 1925 до 1950 года – были сделаны многочисленные открытия совершенно новых представителей ископаемых гоминоидов. Значительно расширилась география находок. Например, были изучены несколько групп южноафриканских австралопитеков, синантропы, атлантропы, африканские и европейские среднеплейстоценовые гоминиды, ближневосточные палеоантропы. Как и в первый период, почти каждая новая находка описывалась под самостоятельным родовым и видовым названием. В описании находок чаще подчеркивались особые или архаичные признаки. Была окончательно обоснована стадийная концепция антропогенеза (Hrdlicka, 1927, цит. по: Алексеев, 1978). Схемы усложнялись, вводились многочисленные деления, в том числе

подродовые (McCown et Keith, 1939; Нестурх, 1941; Дебец, 1948а; Гремяцкий, 1950, 1964).

В третий период, продолжавшийся с 1950 года до середины 1990-х, взгляды на систематику и филогению гоминид менялись под впечатлением многочисленных находок австралопитеков и "ранних *Homo*" в Восточной Африке и среднеплейстоценовых гоминид в Африке и Азии, а также появления новых датировок для старых находок (табл. 1). Поиски "недостающих звеньев" сместились в более глубокую древность, чем раньше (Зубов, 1987; Хрисанфова, 1987; Skelton et McHenry, 1992). Одновременно с заполнением разрывов в палеонтологической летописи и возникшей из-за этого трудностью проведения границ таксонов, возникла тенденция резкого сокращения таксономических названий, вплоть до трех видов одного рода (Mayr, 1950, цит. по: Бунак, 1966а, с.283; Breitinger, 1955, 1957, 1959, 1962, цит. по: Бунак, 1966а, с.283). Часто это достигалось за счет понижения прежних видов до уровня подвидов (Зубов, 1964, 1972, 1973; Robinson, 1961, цит. по: Зубов, 1964; Campbell, 1962, 1963, 1965). Одновременно, продолжали обосновываться и сложные схемы, содержавшие множество родов и видов (Рогинский, Левин, 1963; Бунак, 1966а; Алексеев, 1978, 1993, с.35-51, 52-60). Новые виды гоминоидов описывались реже, в силу указанной тенденции к объединительству. Характерным признаком схем этого времени было частое включение в рамки семейства гоминид родов, относимых сейчас к обезьянам – *Gigantopithecus* и *Oreopithecus* (например: Heberer, 1952, цит. по: Бунак, 1966а; Woo Ju-Kang, 1962). Филогенетические схемы этого этапа включали, как правило, очень мало этапов, а в описании находок зачастую подчеркивались прогрессивные, сапиентные признаки. Вместе с тем, согласно многим схемам этого этапа, некоторые линии эволюции гоминоидов, например, массивные австралопитеки и "классические" неандертальцы, определялись как тупиковые. Получили дальнейшее развитие и возникли новые течения в антропогенезе: гипотеза пре-сапиенса, варианты моно- и полицентризма и другие (обзоры см: Рогинский, 1977; Алексеев, 1984, с.287-310; Харитонов, 1998, с.62-64). В частности, была обоснована концепция непосредствен-

ного филогенетического перехода от архантропов к неоантропам, наиболее четко обоснованная в Афро-европейской гипотезе происхождения современного человека (Brauer, 1984). Эволюционные группы в рамках этой концепции получили названия "ранние и поздние архаичные сапиенсы". В противоположность возникла мультирегиональная концепция антропогенеза (Wolpoff et al., 1984, цит. по: Wolpoff et al., 2000).

Четвертый этап развития взглядов на таксономию гоминид продолжается до современности (табл. 1). Он ознаменовался находками наиболее древних австралопитековых (Asfaw et al., 1999; Haile-Selassie, 2001; Leakey et al., 2001; Senut et al., 2001; Brunet et al., 2002) и быстрым заполнением остающихся разрывов в летописи антропогенеза. На современном этапе вновь проявляется тенденция к "виододробительству" (Strait et al., 1997; Strait et Wood, 2000; Tattersall et Schwartz, 2000; Gibbons, 2002; Wood, 2002; Carroll, 2003). Большинство дискуссий сосредоточилось на двух направлениях. Первое включает систематику австралопитековых и "ранних *Homo*"; второе – вопросы перехода от архантропов к палеоантропам, взаимоотношения групп "архаичных сапиенсов" и "неандертальскую проблему". Количество схем взаимоотношений разных австралопитековых и "ранних *Homo*" крайне велико, анализировались едва ли не все возможные варианты комбинаций групп (обзоры см.: Strait et al., 1997; Strait et Wood, 2000 и др.). В отношении среднеплейстоценовых гоминид существенно описание вида *Homo antecessor* (Arsuaga et Gibbons, 1997), а также реабилитация видов *Homo heidelbergensis* (Зубов, 1997; Rightmire, 1998b) и *Homo helmei* (McBrearty et Brooks, 2000). Развитие противоборствующих концепций единого центра происхождения современного человека (например: Stringer et al., 1997; Ambrose, 1998; McBrearty et Brooks, 2000 и др.) и множества таких центров (Wolpoff et al., 2000, 2001) зашло в тупик (Willermet et Clark, 1995; Smith et Harrold, 1997). Вновь ставится вопрос о видовой самостоятельности неандертальцев (Ward, Stringer, 1997; Relethford, 2001).

Рассматривая таксономические схемы в хронологическом порядке, становится видно, что у антропологов со временем менялись подходы к таксономи-

ческим названиям (табл. 1). В работах первой половины XX века таксономические названия носили характер имени, обозначали скорее саму находку, а не биологический таксон в современном понимании. Также, чаще всего таксономическое название давалось без реальной оценки биологического значения отмечаемых специфических признаков. В более поздних работах систематика стала более соответствовать своему биологическому, а не сугубо таксономическому смыслу.

2.2. Теоретические подходы к систематике ископаемых гоминидов

В литературе по теории эволюции устоялось представление о нескольких возможных критериях вида (Яблоков, Юсуфов, 1998). Несомненно, важнейшим является гибридологический, однако в отношении ископаемых гоминид чаще всего применяется морфологический.

Главным критерием вида в современной науке обычно признается генетический или гибридологический (Майр, 1974, с. 21-22, 32). Проведение непосредственного генетического анализа ископаемых возможно (Ward et Stringer, 1997; Krings et al., 1999; Scholz et al., 2000; Relethford, 2001 и др.), но крайне трудно и всегда будет вызывать вопросы о методической компетентности. Кроме того, филогенетические схемы, получаемые на основе анализа генотипа, кардинально расходятся с традиционными схемами (Collard et Wood, 2000). В отношении ископаемых гибридологический критерий теоретически может быть применен в случае наличия доказательств существования метисации между разными группами, или же отсутствия таковой при продолжительном сосуществовании этих групп. В любом случае генетический критерий применим к ископаемым наилучшим образом только через его морфологическое выражение.

Сложность морфологического критерия всегда заключалась в выборе рассматриваемых признаков, зачастую ограниченных фрагментарным состоянием ископаемых находок. В расчет зачастую берутся довольно произвольно выбранные признаки, удобные для изучения или наиболее отвечающие взглядам исследователя – подтверждающие либо различия, либо сходство находок (Харитонов, 1973а, с. 96). При этом реальная ценность признаков как морфологического критерия таксономии остается неизвестной. Кроме того, применение морфологического критерия крайне осложняется значительной внутривидовой вариабельностью, характерной для крупных млекопитающих вообще и приматов в особенности (Никитюк, 1966, с.332-334; Хрисанфова, 1965; Яблоков, 1966). Причины этой изменчивости могут быть вызваны разными причинами (пол, возраст, принадлежность к географическим вариантам и т.п.), а на фраг-

ментарном ископаемом материале эти особенности не всегда легко определить.

Географический критерий к ископаемым гоминидам может применяться только как вспомогательный, поскольку приспособляемость к очень разнообразным условиям – практически всем существующим наземным (Алексеева, 1998) – с сохранением возможности скрещивания с особями из иных регионов является уникальной чертой современного человека и нет оснований предполагать ее отсутствие у его непосредственных, а потенциально – и у более ранних предков. При этом, конечно, не исключена возможность большей или меньшей специализации в изолированных районах, особенно со специфическими условиями, возможно – до видового уровня; но составляют ли такие случаи правило или исключение – заранее неизвестно. Выделение палеонтологических таксонов на основе географического критерия наталкивается на трудность, связанную с неточностью датировок. Очень трудно определить, являются ли наблюдаемые отличия следствием географической изоляции или разницы в древности (с сохранением в единый момент времени на всей территории таксономического однообразия), поскольку синхронность материалов с разных территорий доказать крайне сложно, да и просто их наличие маловероятно вследствие неполноты палеонтологической летописи.

Физиолого-биохимический критерий систематики в случае исследования ископаемых останков почти неприменим по тем же причинам, что и генетический (Lowenstein, 1983, цит. по: Хрисанфова, 1987; Borya et al., 1997; Paunovic et al., 2001). Существующие реконструкции эндокринного статуса (Хрисанфова, 1997) невозможно использовать в целях таксономии, поскольку они изначально основаны на предположении об универсальности биохимических процессов для современных и ископаемых людей.

При работе с палеонтологическим материалом возможны два диаметрально разных подхода к систематике. Первый опирается на мнение о широком распространении в истории гоминоидов факта одновременного сосуществования разных видов. При этом применяется географический критерий. Основной

целью исследователя становится поиск различий в разных группах синхронных находок и сходства в хронологической последовательности с одной территории.

Второй подход больше соответствует классической стадияльной концепции. В качестве видов изначально выделяются хронологические группы, которые замещают друг друга во времени последовательно. Исследователь ищет различия в группах разного возраста и сходство среди находок одного временного отрезка.

Очевидно, правильнее совмещать оба подхода. Большим недостатком первого является трудность его применения по причине малочисленности одновременных материалов с разных территорий. Выделение параллельных таксонов неизбежно будет наталкиваться на типологическую проблему оценки размаха изменчивости при недостатке данных (например: африканские гоминиды будут представлены в основном очень ранними формами, а азиатские и европейские – сравнительно поздними). Недостатком второго подхода является, наоборот, преуменьшение значения географической изменчивости, поскольку зачастую выделяемые разновременные группы будут происходить с разных территорий (например: австралопитеки – из Африки, архантропы – из Азии, палеоантропы – из Европы). В нашем исследовании за основу берется второй подход, но с обязательным учетом первого; выбор определяется тем, что хронологическая последовательность находок гоминид по всем континентам намного более полная, чем степень наличия синхронных находок с разных континентов (рис. 1-4).

При исследовании таксономических взаимоотношений ископаемых групп постепенность накапливаемых отличий при достаточно большом количестве находок, представляющих последовательные стадии эволюционного процесса, делает невозможным четкое разграничение отдельных видов одной филетической линии, поскольку промежуточные формы всегда будут иметь спорное положение. Таксономическое различие можно констатировать лишь для достаточно удаленных вариантов филогенетического ряда, если масштаб различий

соответствует таковому у современных таксонов. Таким образом, разделение на виды или подвиды последовательности сменяющих друг друга во времени форм условно и возможно либо при наличии пробелов в палеонтологической летописи, либо будет отражать только степень удобства оперирования данным термином для обозначения группы находок (Кэрролл, 1993, с. 147; Яблоков, Юсуфов, 1998, с. 185, 193). Возможно, несколько проще выявлять боковые, тупиковые ветви эволюции. В палеонтологии человека число находок достаточно велико, а прослеживаемые переходы достаточно плавные, поэтому и проведение таксономических границ в любом случае будет условным. Можно, однако, выявлять различие степени родства между отдельными группами и на основе полученных масштабов определять уклоняющиеся варианты как отдельные таксоны определенного ранга.

Учитывая все вышесказанное, понятие вида ископаемых организмов несколько отличается от такового, применяемого в отношении ныне живущих. Кроме обычных видов изменчивости у ископаемых добавляется также фактор временных изменений, причем зачастую он становится определяющим (Кэрролл, 1993, с. 144-147). Гибридологический критерий в случае строгого варианта филетической эволюции неприменим в принципе, поскольку предковый и новый вид разделены хронологически и одновременно не сосуществуют. Однако, как дивергенция с возникновением двух совершенно новых видов, так и строгая филетическая эволюция с исчезновением предкового вида маловероятны, так как возникновение нового вида вероятнее происходит за счет лишь части особей предковой группы, тогда как некая часть особей могут сохранять изначальные признаки еще долгое время (Майр, 1974, с. 277; Кэрролл, 1992, с. 21). Применяя гибридологический критерий в этом случае, можно определить, что в ходе филетической эволюции новый вид может считаться таковым, если потеря или изменение старых признаков и накопление новых в какой-то популяции приводят к генетической несовместимости или иному виду невозможности скрещивания его представителей с особями исходной популяции (Dobzhansky et al., 1977, цит. по: Кэрролл, 1992, с. 21). При дивергенции это оз-

начает потерю промежуточных признаков, обеспечивающих возможность скрещивания. При сохранении же таких промежуточных признаков можно говорить о внутривидовых отличиях разной степени (Майр, 1971).

Таким образом, для различения палеонтологических видов необходимо знать, какое количество морфологических изменений между двумя группами высоковероятно коррелирует с невозможностью скрещивания или, иными словами, определить таксономический масштаб морфологических признаков. Очевидно, таковые масштабы будут различными для разных групп признаков, в разных группах животных и, вероятно, в разные моменты геологического времени (Харитонов, 1973б, 1974; Hennig, 1966, цит. по: Кэрролл, 1992, 279 с.). Приложение к одной какой-либо группе масштабов изменчивости другой не может дать корректного результата (Харитонов, 1973а, с. 96), поскольку существенные эволюционные изменения в разных группах организмов идут по разным системам органов и очень неравномерно. Таким образом, определение необходимого масштаба возможно лишь на основе современных видов, имеющих разную степень родства между собой, а в целом наиболее близких к исследуемой ископаемой группе. Такие виды должны быть филетически разошедшимися сравнительно недавно, что позволяет надеяться на более или менее сходное направление изменений в системах органов и, вследствие этого – на применимость таксономических масштабов изменчивости к изучаемой группе. Определение же таксономических различий современных животных может целиком опираться на гибридологический критерий.

В применении всего вышесказанного к ископаемым гоминидам, моделью таксономических масштабов для них могут служить только антропоморфные обезьяны. Иногда в качестве таковой модели используются церкопитековые обезьяны (например: Collard et Wood, 2000), однако в нашей работе "низшие" узконосые не включены в рассмотрение по нескольким причинам: во-первых, их радиация выражена по слишком большому количеству разных систем признаков и крайне неравномерно; во-вторых, большее или меньшее родство отдельных групп "низших" узконосых с "высшими" может подвергаться сомне-

нию; в-третьих, отношения между самими группами церкопитековых очень сложны, до конца не выяснены и являются предметом дискуссий. Современные же антропоморфные приматы дают полный набор вариантов таксономических масштабов в пределах надсемейства – систематической единицы, несколько перекрывающей ранг таксона, гарантированно включающего всех гоминид, начиная с австралопитеков (крайние варианты: австралопитеки как отдельное семейство: Зубов, 1972; Kalin, 1945, цит. по: Бунак, 1966а; австралопитеки как вид рода *Homo*: Маур, 1950, цит. по: Бунак, 1966а).

Стоит отметить, что систематика современных гоминоидов не лишена спорных моментов. Границы между видами и родами признаются одинаковыми подавляющим большинством исследователей, тогда как проведение границ между более крупными таксонами может быть предметом дискуссий. Обычно выделяется шесть родов; число видов колеблется от 12 до 17, причем разница происходит исключительно за счет спорности некоторых видов гиббонов.

Вариации на уровне семейств и подсемейств касаются в основном степени приближенности крупных человекообразных обезьян к человеку. Иногда (обычно в работах молекулярно-генетического плана) крупных человекообразных обезьян очень сближают с человеком. Наиболее крайним вариантом является предложенный на основе оценок генетических различий приматов (Goodman et al., [http](http://)). Согласно ему, семейство Hominidae состоит из одного подсемейства Homininae, в котором выделяется две трибы. Первая триба – Hylobatini – с единственной подтрибой Hylobatina включает два монотипичных рода: *Symphalangus syndactylus* и *Hylobates lar*. Вторая триба – Hominini – включает две подтрибы: Pongina с видом *Pongo pygmaeus* и Hominina с двумя родами: *Gorilla gorilla* и *Homo*. Род *Homo* подразделяется на два подрода: *H. (Pan)* (с видами *H. (P.) troglodytes* и *H. (P.) paniscus*) и *H. (Homo) sapiens* (Goodman et al., [http](http://)). Менее радикальным является объединение человекообразных обезьян с человеком на уровне семейства (Groves, 1986, 1993, 2001; Groves et al., 1996). Один из таких вариантов классификации включает в надсемействе лишь два современных семейства: Hylobatidae и Hominidae, последнее

делится на полностью ископаемое подсемейство Dryopithecinae и частично современное Homininae с надтрибами Ponginu (*Pongo*) и Homininu, причем африканские обезьяны оказываются в последней, хотя и выделяются в отдельную трибу *Panini*, тогда как триба *Hominini* включает человека и его предшественников (в том числе *Gigantopithecus*, *Ramapithecus* и *Australopithecus*) (Schwartz et al., 1978). Надтрибы гоминид в таких схемах иногда повышаются до подсемейств Ponginae (*Pongo*) и Homininae (трибы *Panini* и *Hominini*).

Вариантом является повышение рангов подразделений с сохранением соотношений групп и итоговым выделением двух семейств: Pongidae (*Pongo*) и Hominidae с подсемействами Gorillinae (*Gorilla* и *Pan*) и Homininae (*Homo*, а также ископаемые *Australopithecus*) (Andrews et Cronin, 1982).

Обратной крайностью является выделение человекообразных обезьян в отдельное надсемейство Pongioidea с семействами Hylobatidae и Pongidae (и ископаемыми Dryopithecidae), а человека – в надсемейство Hominoidea с семейством Hominidae (и ископаемыми Oreopithecidae и Australopithecidae) (Kalin, 1945, цит. по: Бунак, 1966а; варианты систематики с выделением человека в отдельный отряд и даже царство относятся скорее к истории науки и потому не рассматриваются). Иногда ранг подразделения, включающего всех человекообразных, снижается до семейства Pongidae, а гиббоны и крупные человекообразные разносятся по двум разным подсемействам в его пределах: Hylobatinae и Ponginae (сюда же относятся ископаемые Dryopithecinae и Australopithecinae) (Simpson, 1945, цит. по: Бунак, 1966а). Однако, такое сближение гиббонов с понгидами и отдаление последних от человека кажется не до конца оправданным. Вариантом классификации крупных человекообразных является также выделение трех равноценных семейств: Pongidae (*Pongo*, *Gigantopithecus* и *Sivapithecus*), Panidae (*Gorilla* и *Pan*) и Hominidae (*Australopithecus* и *Homo*) (Schwartz, 1986).

По наиболее распространенной схеме (Heberer, 1952, цит. по: Бунак, 1966а), принятой и в нашей работе, надсемейство делится на три современных семейства (систематика ископаемых подсемейств в этой схеме устарела и сей-

час не применяется: Proconsulinae и Dryopithecinae в ней включены в семейство Pongidae, а Oreopithecinae и Australopithecinae в Hominidae) (табл. 2). Существуют более поздние аналогичные схемы, отличающиеся положением ископаемых групп (Fleagle, 1988). Основным критерием выбора именно такой схемы является ее умеренность в оценке различий между разными группами гоминоидов; в последующем изложении достоверность ее будет анализироваться дополнительно.

Вариантом, уклоняющимся в "объединительскую" сторону, является равномерное понижение всех рангов, когда семейство Hominidae включает подсемейства Hylobatinae, Ponginae (трибы Pongini (2 рода: *Pongo* и *Pan*), Dryopithecini (*Dryopithecus*) и Sugrivapithecini (*Gigantopithecus* и *Sivapithecus*)) и Homininae (*Ramapithecus*, *Australopithecus*, *Homo*) (Szalay et Delson, 1979). Схема также может слегка модифицироваться объединением родов *Hylobates* и *Symphalangus* (Szalay et Delson, 1979; Fleagle, 1988, 1999; Groves, 2001) или подсемейств Ponginae и Gorillinae (Simons, 1972; Fleagle, 1999).

В случае выявления предпочтительности другой схемы легко перенести изменение масштабов и на полученные для ископаемых групп результаты.

К сожалению, вследствие отсутствия материалов не представляется возможным изучить и оценить различия более мелких таксономических подразделений современных гоминоидов – подвидов, что могло бы весьма помочь при исследовании изменчивости ископаемых гоминид.

Немаловажное значение для систематики ископаемых групп имеет проблема неполноты палеонтологической летописи. Наиболее сложен вопрос о правомочности аппроксимации наблюдений, сделанных на единичных находках, на большие таксономические группы. Данная сложность не раз обсуждалась разными авторами (например: Дебец, 1948б; Алексеев, 1978). Она имеет наибольшее значение для самых ранних ступеней эволюции гоминоидов, тем более, что древнейшие находки, как правило, одновременно и самые фрагментарные либо деформированные. В нашей работе условно принимается, что имеющиеся находки представляют комплексы признаков, близкие к средней своей

популяции; такой подход основан на представлении о большей вероятности сохранности наиболее часто встречающихся вариантов по сравнению с редкими исключениями. Конечно, в случаях единичности представленного материала всегда будет подразумеваться условность получаемых выводов, однако соответствующие оговорки в большинстве мест можно опускать. Случаи, вызывающие обоснованные сомнения в типичности для группы, будут обсуждаться отдельно.

2.3. Вопросы терминологии

2.3.1. Специальные вопросы терминологии таксономии гоминоидов

В использовании терминов, предложенных в разное время разными авторами при описании ископаемых находок, существует известная путаница. Она связана с несколькими моментами. Прежде всего, перенос термина, использованного при описании конкретной находки, на некую группу ископаемых не всегда выглядит оправданным. В качестве примера можно привести использование терминов "*africanus*" и "*aethiopicus*" по отношению к разным австралопитековым и "*habilis*" – к разным "ранним *Homo*". Большая сложность также заключается в неопределенности датировок материалов, использованных как голотип. Две рассмотренных проблемы могут сочетаться вместе. Такой вариант наиболее ярко может быть продемонстрирован на примерах терминов *Telanthropus capensis* Broom, 1947 и *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

Для обоснования использования разных терминов в дальнейшем изложении необходимо подробно рассмотреть спорные моменты таксономии гоминоидов. При этом удобно расположить термины в порядке древности находок, в отношении которых эти термины используются.

Примером переноса названий является история термина "*africanus*" в отношении разных австралопитековых. Первоначально в отношении австралопитеков он был использован в 1925 г. при описании рода и вида *Australopithecus africanus* (Dart, 1925); голотипом послужил череп детеныша из местонахождения Таунг. В последующем название широко применялось для обозначения всех южноафриканских грацильных австралопитеков, а родовое название – для всех грацильных, а иногда и массивных австралопитеков. Однако, вполне вероятно, что Таунг является массивным австралопитеком (Tobias, 1973, цит. по: Falk et al., 1995; Falk et al., 1995), об этом свидетельствуют три важных признака: увеличенный затылочно-краевой синус (Falk et al., 1995), наднебное расширение верхнечелюстных синусов (Conroy et Vannier, 1987, цит. по: Falk et al., 1995) и сравнительная площадь бугорков на М₁ (Wood et al., 1983, цит. по: Falk

et al., 1995). В случае подтверждения этого предположения по правилам таксономической номенклатуры массивные австралопитеки Южной Африки должны называться *Australopithecus africanus*, другие массивные носить родовое название *Australopithecus*, грацильные австралопитеки Южной Африки должны будут называться *Plesianthropus transvaalensis* (или *Australopithecus transvaalensis*) с соответствующим возможным изменением родового названия и у восточно-африканских грацильных и некоторых ранних австралопитеков. Впрочем, такое изменение номенклатуры было бы слишком основательным, поэтому более простым выходом могло бы быть переопределение голотипа. С другой стороны, применение термина "*africanus*" до крайности усложняется историей названий находки Гаруси I. Нижняя челюсть из Гаруси, обнаруженная в середине февраля 1939 г., иногда путается в литературе с находкой раннего палеоантропа, сделанной 29 ноября 1935 г. тем же исследователем в той же местности; в связи с этой путаницей и крайней фрагментарностью окаменелость получила множество разных названий: *Praeanthropus* Hennig, 1948, *Meganthropus africanus* Weinert, 1950, *Praeanthropus africanus* (Senuyrek, 1955), *Australopithecus afarensis* (Puech, 1986; Puech et al., 1986), *Praeanthropus afarensis* (Senut, 1999); иногда вместо упомянутой находки палеоантропа челюсти Гаруси I приписывается название *Palaeoanthropus njarasensis* или *Africanthropus njarasensis*. Разными исследователями обосновывалось отнесение этой находки к *Paranthropus robustus* (Robinson, 1953a, 1955) или отрицалась его австралопитековая природа (Remane, 1951, 1954). Результатом отнесения находки к отдельному виду рода *Paranthropus* с одновременным ассоциированием ее с хадарскими австралопитеками стало возникновение названия *Paranthropus africanus* Weinert, 1950 sensu Olson, 1981 (Olson, 1981, 1985, цит. по: Falk et al., 1995), примененного в отношении австралопитеков, более известных как *Australopithecus afarensis*. Наконец, на основании морфологии края носового отверстия выдвинуто предположение о том, что Гаруси I – представитель *A. anamensis* (Ward et al., 2001). Поскольку вопрос об отдельном родовом статусе *A. anamensis* не поднимался, видовое название "*africanus*", дававшееся

Гаруси I, не может использоваться для находок данного вида, поскольку оно уже преокупировано для южноафриканских грацильных австралопитеков. Доводя рассуждения до логического конца, в случае признания находки из Таунга массивным австралопитеком и разделения массивных и грацильных на уровне рода, южноафриканские массивные австралопитеки должны называться *Australopithecus africanus*, восточноафриканские массивные *Australopithecus aethiopicus* и *Australopithecus boisei*, южноафриканские грацильные *Plesianthropus transvaalensis*, австралопитеки из Хадара и Лаэтоли *Plesianthropus afarensis*, а австралопитеки из Канапой и Аллия Бей – *Plesianthropus africanus*.

Термин "*aethiopicus*" впервые был использован при описании нижней челюсти Omo 18-1967-18 с выделением рода и вида *Paraaustralopithecus aethiopicus* (Arambourg et Coppens, 1968), но в дальнейшем название *Australopithecus aethiopicus* или *Paranthropus aethiopicus* было использовано при описании черепа KNM-WT 17000 (Walker et al., 1986) и теперь широко используется именно в этом значении; понятно, что отнесение изолированных черепа и нижней челюсти к одному таксону (равно как и доказательство обратного) всегда будет весьма спорным, в связи с чем возникла некоторая путаница (Groves, 1997). В свою очередь, череп KNM-WT 17000 послужил голотипом для описания самостоятельного вида *Australopithecus walkeri* (Ferguson, 1989), валидность которого зависит от признания или отвержения отнесения указанных челюсти и черепа к одному или к разным таксонам. Более того, тот же термин применялся и для описания грацильных австралопитеков из Восточной Африки, определяемых обычно как *Australopithecus afarensis*: *Australopithecus aethiopicus* Tobias, 1980 или *Australopithecus africanus aethiopicus* Tobias, 1980 и даже *Homo aethiopicus*, хотя последнее название невалидно по целому ряду причин (Falk et al., 1995).

Среди поздних массивных австралопитеков, в случае выявления родовых отличий южно- и восточноафриканских групп, наряду с родовым термином

"*Paranthropus*" (Broom, 1939) может использоваться "*Zinjanthropus*" (Leakey, 1959).

Очень запутана терминология группы гоминид, объединяемых под названием "ранние *Homo*". Первой находкой из их числа является ОН 7, послуживший голотипом вида *Homo habilis* (Leakey et al., 1964). В 1978 г. черепу KNM-ER 1470 было дано название *Pithecanthropus rudolfensis* (Алексеев, 1978; в зарубежной литературе всегда фигурирует другой год описания – 1986, являющийся годом выхода перевода книги В.П. Алексеева на английский язык). Позднее вид был перемещен в род людей: *Homo rudolfensis* (Alexeev, 1978 sensu Groves, 1989). В последующем к одному из двух таксонов – *Homo habilis* и *Homo rudolfensis* – относили все находки с датировками от 1,6 до 1,9 миллионов лет, иногда более молодые, явственно не принадлежащие к массивным австралопитекам или архантропам, причем мнения разных авторов крайне расходились (обзор мнений см.: Grine et al., 1996). Иногда аргументировалось отнесение этих гоминид к роду *Australopithecus* (Кочеткова, 1973; Данилова, 1989; Oakley et Campbell, 1964 и др.). Независимо от таксономических определений конкретных находок и их родового статуса, можно выделить две основные точки зрения на систематику "ранних *Homo*". Первая заключается в признании валидными обоих указанных видов (Kramer et al., 1995; Grine et al., 1996; Lieberman et al., 1996), к виду "*habilis*" принадлежат мелкие и в среднем менее древние находки, к "*rudolfensis*" – более массивные и чаще древние. С другой стороны, приводились аргументы в пользу объединения обоих видов в один (Miller, 2000; Miller et al., 2002). В последнее время, в связи с появлением новых важных находок, предложены две крайние точки зрения, отличающиеся от традиционных. Согласно одной из них, вид "*rudolfensis*" должен быть включен в род *Kenyanthropus*, сестринский как роду *Australopithecus*, так и роду *Homo* (Collard et Wood, 2001); в этом случае он является поздним специализированным вариантом австралопитеков, а грацильные формы оказываются предками позднейших прогрессивных видов. Согласно второй точке зрения, голотипы обоих видов – ОН 7 и KNM-ER 1470 – должны быть включаемы в один вид

Homo habilis, характеризующийся сравнительно крупным нейрокраниумом, выступающими носовыми костями, острым краем носового отверстия и крупными зубами, тогда как мелкие "ранние *Homo*" (ОН 13, ОН 24, ОН 62, KNM-ER 1813) оказываются либо грацильными австралопитеками, либо примитивными представителями рода *Homo* (Blumenschine et al., 2003). Авторы такого сценария не предлагают таксономического определения этой второй группы. Видовым названием может служить "*microcranous*", использованное при выделении своеобразного черепа KNM-ER 1813 в вид *Homo microcranous* Ferguson, 1995.

Для более полного освещения вопроса о терминологии, применяемой по отношению к представителям группы "ранних *Homo*", необходимо рассмотреть также наименование *Telanthropus capensis* Broom, 1947. Таксономическая принадлежность сравнительно прогрессивных гоминид Сварткрэнса не раз обсуждалась разными авторами (например: Robinson, 1953b); главными проблемами оказывается разнородность находок и их неясная датировка. Голотипом для описания послужила нижняя челюсть SK 15 (Телантроп I), обнаруживающая сходство как с олдувайскими "ранними *Homo*", так и с более поздними яванскими Питекантропами (Tobias et Koenigswald, 1964). Найденная позже нижняя челюсть SK 45 (Телантроп II) также близка к архантропам (Broom et Robinson, 1950a). Комплекс находок, обозначенный как Телантроп III (комбинированный череп SK 80/846/847 с присоединяемой нижней челюстью SK 74a), разными исследователями относился к разным таксонам: от грацильных австралопитеков (Wolpoff, 1971) до примитивных архантропов (Clark et al., 1970; Clarke et Howell, 1972; подробный обзор мнений см.: Grine et al., 1996). Морфологически челюсти SK 15 и 45 схожи, но отличаются от SK 74a; отнесение последней к черепу SK 80/846/847 является спорным. Таким образом, принадлежность челюсти, использованной как голотип, и черепа к одному таксону остается сугубо предположительной. Кроме того, все указанные находки происходят из разных геологических ярусов пещеры; последние, хотя и сходны по фауне, но, видимо, разновременны; вероятный интервал датировок равен как минимум 600 тысячам лет (1,2-1,8 миллионов лет). Таким образом, использование термина оказы-

вается крайне затрудненным, поскольку оказывается спорным соотнесение голоти́па с находками не только с других территорий, но даже с того же местонахождения. Хотя близость южноафриканских "телантропов" с восточноафриканскими "хабилисами" отмечалась с момента описания последних и даже обосновывалась валидность наименования *Australopithecus capensis* (Oakley et Campbell, 1964), неопределенность положения первых стала препятствием для закрепления этого термина. Возможно, прогрессивные гоминиды Сварткранса несколько более поздние и морфологически продвинутое, чем большинство "хабилисов" Восточной Африки; они чаще определяются как *Homo ergaster* или *Homo erectus* (Grine et al., 1996). Однако, название *Homo capensis* Broom, 1917 уже преокупировано для черепа из Боскопа (Oakley et Campbell, 1964). В связи со всем вышесказанным, термин "*Telanthropus capensis*" не может употребляться как старший синоним "*Homo habilis*". Таким образом, в случае признания "хабилисов" отдельным родом или видом австралопитеков названия *Telanthropus capensis* или *Australopithecus capensis* будут невалидными. Родовым названием с большим правом может являться полуофициальный термин "*Prezinzanthropus*", использовавшийся при первых описаниях индивида ОН 7 (Leakey, 1961). Термин "Олдовантропос", предложенный В.В. Бунаком (1966а) не может считаться валидным.

Систематика архантропов является одной из самых сложных частей систематики ископаемых гоминид. Первоначально вид *Pithecanthropus erectus* был описан по яванским материалам (Dubois, 1894, цит. по: Урысон, 1966). В дальнейшем почти все находки архантропов получали самостоятельные родовые названия, эти роды потом объединялись в один в качестве самостоятельных видов, а виды – в один вид; наконец, род "*Pithecanthropus*" был перемещен в род *Homo*, а в рамки вида зачислялись все архантропы и схожие с ними гоминиды (Campbell, 1963). Термины "*Homo erectus*" и "архантроп" стали синонимами. Новый этап разделения группы начался с описанием вида *H. ergaster* (Groves et Mazak, 1975) как более раннего и примитивного, чем *H. erectus*. Реальность этого вида ставилась под сомнение (Rightmire, 1993). Также, "возрождение" видов

Homo heidelbergensis, *Homo helmei* и *Homo rhodesiensis* предполагают особый статус наиболее поздних европейских и африканских архантропов. В настоящее время защищаются две основные точки зрения на систематику группы: ряд авторов обосновывают отсутствие сколь-либо существенной разницы между архантропами разных континентов (например: Rightmire, 1998a; Bilsborough, 2000), другие же доказывают необходимость выделения азиатских архантропов в самостоятельный вид (например: Wang et Tobias, 2001; Asfaw et al., 2002).

Голотипом для описания вида *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975 послужила нижняя челюсть KNM-ER 992 с датировкой от 1,22 до 1,57 или, точнее, 1,32-1,46 млн.л. (Walker et Leakey, 1978). В последующем к этому виду относились все ранние архантропы Восточной Африки (преимущественно из Кооби-Фора), а сам термин широко вошел в литературу. Однако он на самом деле может иметь сразу три старших синонима. Во-первых, это *Homo erectus*, во-вторых, вышеразобранный термин *Telanthropus capensis* Broom, 1947, в-третьих, *Homo leakeyi* Heberer, 1963 (цит. по: Алексеев, 1978). Трудности, связанные с использованием второго, уже были указаны. Третий термин был впервые применен для обозначения черепа ОН 9 из Олдувая. В последующем предлагались и другие варианты названий для той же находки. Принадлежность черепа ОН 9 к тому же виду, к которому относятся "типичные" *Homo ergaster*, вполне вероятна, особенно учитывая его возможную раннюю датировку (1,33-1,48 млн.л. по Tamrat et al., 1995, цит. по: McBrearty et Brooks, 2000) и архаичную морфологию. Некоторые авторы убедительно показывают ненаправленность различий черепов, относимых к видам *H. ergaster* и *H. erectus* (Rightmire, 1993, 1998a; Bilsborough, 2000). Также, черты, считающиеся типичными для *H. ergaster*, обнаруживаются у находок с возрастом около одного миллиона лет (Abbate et al., 1998; Macchiarelli et al., 2002). Таким образом, термин *Homo ergaster* может быть валидным лишь в случае доказательства видовых отличий челюстей SK 15 и KNM-ER 992, а также видовых отличий черепов из Кооби-Фора от черепа ОН 9 и прочих архантропов.

В довершение разбора спорных моментов таксономии архантропов можно упомянуть новый термин *Homo georgicus* Gabunia, Vekua, de Lumley et Lordkipanidze, 2002 (Габуня и др., 2001). Голотипом послужила челюсть Дманиси D2600, имеющая множество существенных отличий от двух других находок из того же местонахождения и синхронных челюстей других областей. Однако, наличие двух близких видов в одном местонахождении маловероятно, исходя хотя бы из экологических соображений.

Много вопросов вызывает термин "*heidelbergensis*". Впервые использованный при описании нижней челюсти из Мауэра в 1908 году (Schoetensack, 1908), в настоящее время он чаще употребляется для обозначения всех или же только европейских среднеплейстоценовых гоминид. Как и в разобранных выше случаях, отнесение к таксону, описанному на основании нижней челюсти, находок, представленных черепами или посткраниальными фрагментами, не может быть достоверно доказано. Более того, наиболее вероятная датировка челюсти из Мауэра находится около 500 тысяч лет назад, а размах датировок колеблется от 300 до 700 и даже 900 тысяч лет, то есть, намного больше, чем, например, у Синантропов. Тут очень важен исходный выбор критериев при выделении таксонов. Морфология нижней челюсти может оказаться достаточно стабильной в течение длительного промежутка времени, тогда как по другим системам скелета будет возможно выделение достоверных таксонов. В случае признания большой датировки челюсти из Мауэра, применение термина "*heidelbergensis*" по отношению к гоминидам времени 200-130 тыс.л.н. может оказаться не вполне оправданным. В этом случае более правильно применять термин "*heidelbergensis*" для гоминид нижнего неоплейстоцена (800-400 тыс.л.н.) или как старший синоним термина "*antecessor*" (при выявлении важности географической изменчивости), а в отношении гоминид конца среднего неоплейстоцена (200-130 тыс.л.н.) должна быть найдена иная альтернатива.

Кроме упомянутых терминов, иногда применяются также названия *Homo rhodesiensis* Woodward, 1921, *Homo helmei* Dreyer, 1935 и *Homo antecessor* Arsuaga et Gibbons, 1997. Первый был описан по черепу из Замбии Брокен

Хилл, второй – по южноафриканскому черепу Флорисбад, третий – по материалам испанского местонахождения Гран Долина. Разными исследователями эти находки признаются как синонимы термина *Homo heidelbergensis*, либо как самостоятельные прогрессивные виды (Arsuaga et al., 1997; McBrearty et Brooks, 2000). Использование их может быть оправдано в случае выявления резкой географической специфики групп гоминид, близких к голотипу, или такой же специфики групп гоминид, близких к голотипам ранее описанных видов (*erectus*, *heidelbergensis* и др.). В принципе, такой же подход применим и к менее известным, но крайне многочисленным названиям, предложенным при описании едва ли не большинства палеоантропологических находок. Многие из них могут применяться как старшие синонимы по отношению к вышеуказанным. Хорошим примером может служить термин *Homo soloensis* Oppenoorth, 1932 (цит. по: Алексеев, 1978), которым были обозначены близкие хронологически и морфологически черепа из Нгандонга.

Рассмотрение всех предлагавшихся ранее терминов таксономии гоминоидов не входит в цели данной работы. Большинство из них дублируют друг друга и не могут быть признаны валидными. Однако, эта же многочисленность названий позволяет не вводить новые. Для обозначения практически всех возможных филогенетических комбинаций таксонов разного ранга от семейства до подвида можно пользоваться уже введенными в науку терминами. Этот способ и будет применяться в дальнейшем.

2.3.2. Общая терминология

Споры о рамках семейства *Hominidae* с появлением новых находок не утихают, а только разгораются. Вместе с тем, большинство ученых сходится во мнении, что семейство *Hominidae* включает в себя как минимум всех высших прямоходящих приматов линии "гоминоидов".

Таким образом, в данной работе будет рассматриваться эволюционная изменчивость гоминоидов, живших с конца миоцена (около 7 миллионов лет назад) до современности. Выбор именно такой нижней границы определяется

наличием наиболее древних находок высших приматов, которые наиболее обоснованно относятся к гоминидам, кроме того, именно с этого момента палеонтологическая летопись приобретает относительную непрерывность. В задачи работы не входит рассмотрение эволюции и дифференциации внутри современного подвида человека, поэтому данные по постпалеолитическому несовременному населению включались в анализы только для отражения общих тенденций.

В пределах указанного временного отрезка в ископаемом состоянии известны находки двух основных линий гоминоидов в широком смысле: линии, ведущей к современному человеку и линии, ведущей к юго-восточноазиатским гоминоидам, представленным ныне гиббонами и орангутаном; к сожалению, совершенно неизвестны плейстоценовые предки современных африканских человекообразных обезьян. Ископаемые гиббоны, орангутаны и такие специализированные антропоиды, как гигантопитеки, в нашей работе не рассматриваются. Частично картина дополняется отрывочными сведениями о морфологии скелета среднемиоценовых гоминоидов; к сожалению, большая часть их остатков представлена одонтологическим материалом. В дальнейшем для краткости все крупные человекообразные обезьяны (орангутаны, гориллы и шимпанзе) иногда будут обозначаться термином "понгиды".

Разделение ископаемых групп внутри надсемейства Hominoidea наталкивается на довольно большие трудности. Они обусловлены, прежде всего, относительной непрерывностью морфологических переходов между хронологическими пластами гоминид. Прежде всего можно разделить общности австралопитековых и "эугоминид" или "эугоминин"; под последним термином в последующем изложении будут пониматься все предшественники современного человека, по комплексу признаков очевидно не относящиеся к австралопитековым. Термин удобен в силу промежуточного и неясного положения австралопитековых относительно понгид и гоминид.

Принятое в работе условное разделение материала в наибольшей степени хронологическое, а не биологическое, поскольку главной целью является как

раз определение биологических различий между хронологическими и территориальными группами. Выбор хронологических границ между группами обусловлен в основном стандартным делением геохронологической таблицы (Дополнения..., 2000), поскольку последняя в наилучшей степени отражает климатические колебания (которые, вероятно, являлись немаловажным фактором эволюции и, таким образом, могут достаточно корректно отражать принципиальные ее моменты) и в минимальной степени основывается на существующих представлениях о систематике гоминид. Разделение материала на группы принятого порядка (размах временных границ каждого этапа) позволяет лучшим образом произвести подробное рассмотрение эволюции во времени и одновременно избежать сложностей, связанных с неточностью и, зачастую, расплывчатостью датировок конкретных находок.

Названия периодов и их датировки взяты из стандартной хронологической шкалы плейстоцена (Дополнения..., 2000). Применение такого деления дает возможность оперировать более точными понятиями, чем общеупотребительными и не очень четкими терминами "ранний, средний и поздний плейстоцен", абсолютные границы которых понимаются разными исследователями по-разному (Бунак, 1980; Археология СССР, 1984, с. 19; Harland et al., 1990).

Лучшими обозначениями для выбранных групп гоминид были бы названия хронологических отрезков. Однако это значительно загромождало бы текст. Поэтому в целях удобства для обозначения условных стадий эволюции гоминид далее в работе будут использоваться следующие названия: австралопитековые, "ранние *Homo*", архантропы, пре-палеоантропы, палеоантропы, неоантропы. Названия групп по возможности соответствуют сложившимся в антропологии традициям. Это не значит, что автор склоняется к стадияльной концепции антропогенеза. Плюсом такой терминологии является уход от систематических названий.

Стоит особо подчеркнуть, что в пределах любой из указанных ниже хронологических групп могут присутствовать гоминиды разных подвидов и видов и, наоборот, один подвид или вид может существовать на протяжении несколь-

ких выделенных временных отрезков. Ниже даны определения принятых терминов.

Австралопитековые. Иногда (Kalin, 1952, цит. по: Бунак, 1966а) австралопитековые выделяются в отдельное семейство или относятся к понгидам (Зубов, 1964, 1973). Термин австралопитековые в большей степени таксономический, чем хронологический, но общепринятого нетаксономического эквивалента не существует. В качестве синонима для обозначения группы предлагались термины "прегоминиды" (например: Семенов, 1989) и "протантропы" (Бунак, 1966б), достаточно удачные с учетом неясного филогенетического положения группы, но не получившие широкого распространения. Среди австралопитековых выделяют несколько родов и множество видов. Несомненно участие австралопитековых в происхождении более поздних гоминид; древнейшая граница этой группы определяется наличием находок, однако трудно провести ее верхнюю границу, отделить австралопитековых от "первых настоящих *Homo*". Таким образом, под австралопитековыми в нашей работе понимаются все гоминиды с признаками прямохождения и небольшими клыками, но обладающие большим количеством "понгидных" черт в строении черепа и посткраниального скелета. Наиболее характерными отличиями этой группы от более поздних "эугоминин" являются небольшие размеры мозга и отсутствие выраженного комплекса черт, связанных с производством искусственных орудий (Зубов, 1964). Географически группа ограничена Африкой (Kramer, 1994). Хронологические рамки определяются от 7 до 3,9 млн.л. для ранних австралопитеков (поздний миоцен – ранний плиоцен), от 3,9 до 2,5 млн.л. для грацильных и ранних массивных австралопитеков (ранний плиоцен – поздний плиоцен) и от 2,5 до 1 млн.л. для поздних грацильных и массивных австралопитеков (поздний плиоцен – эоплейстоцен). Отличия поздних массивных форм от "эугоминид" достаточно отчетливы, чем объясняется перекрывание хронологических отрезков со следующей группой гоминид. Массивные австралопитеки в последующем иногда для краткости будут называться "парантропами". Как правило, остатки ав-

стралопитековых либо не сопровождаются археологической культурой, либо ассоциированы с галечной индустрией.

"Ранние *Homo*" (гоминиды, переходные от австралопитековых к "эугоминидам"). В качестве синонима мог бы употребляться термин "эоантропы", однако он является преокупированным при описании пилтдаунской "находки". К этому пласту относятся находки, обычно описываемые как *Homo habilis* и *Homo rudolfensis*. Некоторые представители крайне ненадежно отличаются от австралопитеков или от архантропов (необходимо подчеркнуть, что в дальнейшем изложении под термином "ранние *Homo*" не будут подразумеваться *Homo ergaster*). Между тем, внутри самой группы есть множество плавных морфологических переходов; вместе группа служит "связующим звеном" между австралопитеками и архантропами. В связи с этим, "ранних *Homo*" нельзя считать настоящими "эугоминидами". Часто, особенно в старых работах, эту группу вовсе не выделяли как самостоятельную, однако в настоящее время большое количество находок приводит к необходимости рассмотреть этот пласт гоминид отдельно. Таким образом, в данную группу включены преимущественно африканские находки возраста около 1,8 млн.л. (размах примерно от 2,5 до 1,5 млн.л., верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен), достаточно определенно не принадлежащие к массивным австралопитекам или архантропам. От более поздних стадий "ранние *Homo*" отличаются меньшими размерами скелета и меньшей массивностью при относительно больших размерах зубов. "Ранние *Homo*", очевидно, были создателями галечной культуры.

Архантропы. Гоминиды периода 1800-400 тыс.л. в дальнейшем изложении называются архантропами. Период существования архантропов можно условно разделить на три неравных периода, соответствующие нижнему эоплейстоцену (пре-архантропы, 1,8-1,4 млн.л.), верхнему эоплейстоцену (ранние архантропы, 1400-800 тыс.л.; для группы ранних архантропов был также предложен термин "эоархантропы" (Семенов, 1989), не получивший распространения) и нижнему неоплейстоцену (поздние архантропы, 800-400 тыс.л.) геологической шкалы. Гоминиды первого временного отрезка часто описываются как

Homo ergaster, второго и третьего – *Homo erectus* или "ранний архаичный *Homo sapiens*". Как можно легко заметить, первый временной промежуток сильно перекрывается с предыдущим – временем существования "ранних *Homo*", однако такое разбиение материала оправдывается двумя главными соображениями: во-первых, типичные архантропы достаточно сильно отличаются от "ранних *Homo*", будучи значительно более массивными и менее крупнозубыми; во-вторых, находки архантропов с датировками больше 1,4 млн.л. вне Африки располагаются главным образом в Юго-Восточной Азии, где эти большие датировки подвергаются основательным сомнениям (например: Hyodo et al., 2002). В Африке, как будет показано ниже, существует почти непрерывный морфологический ряд от "ранних *Homo*" к *Homo ergaster* и далее – к *Homo erectus*, с последовательной временной преемственностью, отличия между этими формами, видимо, носят хронологическую обусловленность, поэтому логично рассматривать находки, описанные как *Homo ergaster* и *Homo erectus*, вместе. Временная граница между "ранними *Homo*" и *Homo ergaster* в основном проходит 1,6 млн.л.н., хотя существуют отдельные исключения, отчего общие границы этапа приняты нами, начиная от 1,8 млн.л.н. От последующей стадии архантропы отличаются в основном заметно более низким черепом и деталями лицевой морфологии. Культурное сопровождение останков архантропов обычно определяется как галечная индустрия (чаще для наиболее древних случаев) и ашельская в широком смысле слова (чаще для более поздних местонахождений).

Пре-палеоантропы. Население в промежутке времени примерно от 400 до 130 тыс.л.н. (средний неоплейстоцен) обладало признаками, переходными между "классическими" архантропами и "классическими" палеоантропами. Как и в случае "ранних *Homo*", промежуточность облика приводила к тому, что в старых работах гоминиды этого пласта рассматривались в составе как предшествующей так и последующей стадий; во избежание лишней путаницы в нашей работе они будут описаны отдельно под условным термином пре-палеоантропы. В основном в эту группу попадают находки, описываемые как "архаичный *Homo sapiens*" и *Homo heidelbergensis*. Однако первый термин име-

ет крайне расплывчатое значение и не имеет четкой хронологической привязки, а второй применяется чаще только для европейских и частично африканских находок. От архантропов пре-палеоантропов отличают некоторые прогрессивные и иногда специализированно-неандертальские признаки, от палеоантропов же – архаично-низкий череп с толстыми стенками и очень массивные челюсти с большими зубами. Условно этот этап может быть подразделен на ранний и поздний периоды, граница между которыми проходит около 200 тысяч лет назад. Культура данного этапа – преимущественно ашельская, иногда с признаками перехода к мустье в широком смысле.

Палеоантропы. Также широко распространен термин "неандертальцы", однако его границы не вполне определены; в дальнейшем неандертальцами будут называться европейские и западноазиатские палеоантропы. Обычно гоминиды этого этапа относятся к виду или подвиду *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens neanderthalensis* или же описываются как "поздний архаичный *Homo sapiens*". С момента примерно 130 до 40 тыс.л. население Земли характеризовалось двояким комплексом признаков. С одной стороны, более прогрессивное строение, чем у архантропов, несомненно; с другой – в отдельных регионах очень далеко зашли процессы специализации; часто эти две стороны сливались и специализация выражалась в крайне выраженных "гиперсapiентных" признаках. В целом, палеоантропы антропологически уже очень близки к современному человеку, отличаясь, главным образом, значительной массивностью; ряд групп обладал также некоторыми архаическими или специализированными признаками. Период можно условно разделить на два основных этапа: время существования ранних палеоантропов – 130-100 тыс.л. (начало верхнего неоплейстоцена; для гоминид этого времени часто используется термин "атипичные неандертальцы", однако его границы крайне расплывчаты, включая чаще всего и часть пре-палеоантропов, поэтому в дальнейшем изложении он не употребляется) и время поздних палеоантропов – 100-40 тыс.л. (середина верхнего неоплейстоцена; для большинства европейских и части западноазиатских поздних палеоантропов широко распространен термин "классические неандертальцы";

иногда выделяют "пережиточных неандертальцев", живших позже 45 тыс.л.н.). В первый период завершался переход от ашельской индустрии к мустьерской, второй – время расцвета мустье.

Неоантропы. С момента около 40 тыс.л. население практически всего Земного шара приобретает полностью современные черты и обычно описывается как *Homo sapiens sapiens*. Отличия неоантропов времени 40-10 тыс.л.н. (конец верхнего неоплейстоцена, верхний палеолит) от современного человека скорее количественные, но не качественные, они выражаются в основном в большей средней массивности скелета. Деление верхнего палеолита на этапы может проводится несколькими способами; в нашей работе принимаются следующие условные отрезки: ранний верхний палеолит (40-26 тыс.л.н.), средний верхний палеолит (25,9-16 тыс.л.) и поздний верхний палеолит (15,9-10 тыс.л.). В отрезок времени 40-10 тыс.л.н. мустьерские культуры окончательно уступают место верхнепалеолитическим, хотя в некоторых регионах этот процесс завершился несколько раньше. Термины "мезолит", "неолит" и "бронзовый век" в последующем изложении носят скорее хронологический, чем археологический смысл.

При описании эволюционной изменчивости признаков степень их приближенности к современному состоянию в дальнейшем изложении будет характеризоваться терминами "примитивный", "прогрессивный" и "специализированный" (Кэрролл, 1992, с.16-20). "Примитивным" (или "архаичным") значение признака будет называться при его большем сближении с хронологически древними вариантами; "прогрессивность" будет определяться, исходя из приближенности к современному человеку; "специализированным" признак является, если он отклоняется от тенденции развития, ведущей к современному человеку.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. МАТЕРИАЛЫ

3.1.1. Материалы по морфологии

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 в основном из коллекций кафедры антропологии МГУ им. М.В. Ломоносова и НИИ и Музея Антропологии МГУ.

Современные обезьяны. Гиббоны: 3 черепа, 2 нижние челюсти (3 особи); орангутаны: 8 черепов, 6 нижних челюстей (8 особей); гориллы: 6 черепов, 7 нижних челюстей (8 особей); шимпанзе обыкновенный: 15 черепов, 11 нижних челюстей (16 особей).

Современный человек (в скобках указано количество измеренных черепов/нижних челюстей). Серии: бронза Армении (каменные ящики на берегу оз. Севан, 9/3), Горан (горцы Западного Памира, XIII-XIV вв., 39/35), Ишкашим (горцы Западного Памира, XV-XVI вв., 33/31), латгалы XVIII в. (14/12), Шугнан (киргизы Западного Памира, XIII-XIV вв., 9/8), Вахан и Язгулем (ваханцы и язгулемец Западного Памира, современные, 9/7), киргизы XVIII-XX вв. (Ак-Бешим, Большие Урюкты, Куланак, Туруайгыр, 18/15), хакасы современные (улусы Баинов, Демидов, Керимов, Койбалы, Трояков, Усть-Сос, село Сагаи, 37/36), средневековая Москва (церковь с ул. Степана Разина, 7/0), Австралия (конец XIX в., 4/0), о-в Новая Британия (п-ов Газели, архипелаг Бисмарка, Меланезия, конец XIX в., 10/3), о-в Новая Гвинея (бухта Астролябия, конец XIX в., 4/1), о-в Новая Зеландия (Капака, Сандвичевы острова, конец XIX в., 7/0), чукчи (современные, 10/0), итальянцы (современные, 5/0); разрозненные черепа: недеформированные или очень слабо деформированные разных мест Средней Азии (IV в. до н.э. – XI в.н.э., 22/8), разрозненные черепа (в том числе из Китая, Монголии, Сахары, Сенегала, Африки (без точной локализации), о-ва Новая

Каледония, Флориды, Европы, 35/20). Для сравнения с ювенильными ископаемыми были измерены также 2 черепа эмбрионов, 1 – новорожденного и 2 серии детских нижних челюстей: 20 и 29 наблюдений соответственно (43 *Infantilis I* и 6 *Infantilis II*). Всего в рассмотрение вошли данные по 332 современным людям.

Ископаемые: австралопитеки: SK 12, SK 23, SK 46, SK 47, SK 62, SK 64, TM 1517, фрагмент нижней челюсти без номера; Sts 5, Sts 7, Таунг, MLD 37/38, MLD 6, два фрагмента нижних челюстей без номеров; ОН 5; "эугоминида": ОН 7 (теменные кости и нижняя челюсть), SK 15, Брокен Хилл, Атлантропы I-IV, Вертешселлеш, Мауэр, Моджокерто, Питекантропы I, II и VI, Синантропы (черепа III, нижние челюсти G1, B1, 3 нижних челюсти, реконструкция нижней челюсти), Араго II, XIII и XXI, Нгандонг IV, VI и XI, Эрингсдорф VI, VII и IX, Схул I, IV и V, Амуд I, Зуттие, Гибралтар I и II, Крапина (лобный и височный фрагменты, 2 нижние челюсти), Ла Ноллет, Ла Ферраси I, Ла Шапель-о-Сен, Монте Чирчео, Ле Мустье I, Неандерталь, Ортю V и IV, Охос, Саккопасторе II, Сванскомб, Спи I и II, Табун I, Тешик-Таш, Шаля, Шипка, Штейнгейм, Шубалюк, Энгис 2; Бая де Фер, Боскоп, Брно I и III, Дольни Вестонице I, II и III, Комб-Капелль, Кро-Маньон I, II, III и 2 нижние челюсти, Маркина Гора, Младеч I, VI и V, Оберкассель I и II, Ольмо, Павлов, Подкумок, Пшедмость III, IV, Сан-Теодоро III, Староселье, Сунгирь I, Сходня, Талгай, Тепекспан, Фиш Хук, Флорисбад, Хвалыинск, Цзыян, Чиокловина, Чжоукоудянь 101-103, Шанселяд, Вадьяк I, Васильевка II, Галлей Хилл, Мариуполь, Мурзак-Коба I и II, Накуру IX, Новоселки, Олений остров, Пфальбау, Святой Прокоп, Холештейн 1 и 2, Хоту, Штеттен 1 и 2, Эльментейта А, F1 и D, Канжера 1.

Из литературы были взяты некоторые измерения следующих черепов и нижних челюстей: ископаемый орангутан из Хоа Бин (Bacon et Long, 2001); позднемiocеновые гоминоиды (Kohler et al., 2001): RUD 197-200 (Kordos et Begun, 1997, 2001a,b), CLI 18000 (Moya Sola et Kohler, 1995; Agusti et al., 1996), NKT-89 (Koufos, 1995), MTA 2125 (Begun Gulec, 1998), *Otavipithecus namibiensis* (Singleton, 2000); австралопитековые: TM 266-01-060-1 (Brunet et al, 2002), *O. tugenensis* (Senut et al., 2001), *A. ramidus* (White et al., 1994; Haile-

Selassie, 2001), *A. anamensis* (Ward et al., 2001), *A. garhi* (Asfaw et al., 1999), *A. bahrelghazali* (Brunet et al., 1995), *A. afarensis* (Kimbel et White, 1988), *Kenyanthropus* (Leakey et al., 2001), Omo-323-1976-896 (Alemseged et al., 2002); "эугоминиды": AL 666-1 (Kimbel et al., 1996, 1997); Дманиси (Габуния и др., 2001, 2002; Rosas et Bermudez de Castro, 1998; Vekua et al., 2002), Атапуэрка (Гран Долина; Arsuaga et al., 1999), Чепрано (Ascenzi et al., 1996, 2000; Clarke, 2000), Бодо (Rightmire, 1996), Петралона (Poulianos, 1995), Самбунгмачан 3 и другие архантропы Азии (Delson et al., 2001), Атапуэрка (Сима де лос Уэсос; Arsuaga et al., 1997), Кастель ди Гидо (Mariani-Costantini et al., 2001), Сарстедт (Czarnetzki et al., 2001), Рейлинген (Dean et al., 1998), Бом-де-л'Обезье 11 (Lebel et al., 2001) Клазиес Ривер (Brauer et Singer, 1996a, 1996b; Wolpoff et Caspari, 1996), Ди Келдерс (Grine, 2000), Ле Мустье I, новая реконструкция (Thompson et Illerhaus, 1998), Заскальная VI (Колосов и др., 1974), Шанидар (Trinkaus, 1983), данные по нижним челюстям гоминид плейстоцена (Schwartz et Tattersall, 2000), значительное количество измерительных данных по населению эпох верхнего палеолита и мезолита (Froment, 2002), Назлет Хатер (Pinhasi et Semal, 2000), Эль Вад, Нахаль Эн Гев I и Эн Гев I (Алексеев, 1983), Пшедмости 21 (Drozdova, 2001), WLH 50 (Stringer, 1998), материалы по могильникам Вла-сац и Лепенский Вир (Alexeev, 1981), Итури MTNW и некоторые данные по краниологии африканских популяций (Mercader et al., 2001). Всего в краниологическую базу данных вошли измерения 572 черепов и 420 нижних челюстей ископаемых гоминоидов. Полный список приведен в Приложении (табл. 3).

Для отдельных важных находок, измерительная характеристика которых в литературе оказывалась недостаточной, проводились измерения на краниограммах с указанным масштабом. Точность измерений контролировалась с помощью известных размеров.

Палеоневрологическая база данных

При проведении палеоневрологического исследования использовались оригинальные измерения и литературные данные. Основу измерительной базы данных составили измерения коллекции эндокранов, собранной В.И. Кочетко-

вой и хранящейся в Институте и Музее антропологии МГУ. В 1973 г. было опубликовано большое количество индивидуальных измерений эндокранов ископаемых гоминид (Кочеткова, 1973), однако наша методика несколько отличается от применявшейся В.И. Кочетковой (см. далее), поэтому все измерения были произведены заново.

Измерялись следующие эндокраны (в скобках указано количество слепков): орангутаны (2), гориллы (3), шимпанзе (5), грацильный австралопитек Таунг, массивный австралопитек ОН 5, "ранний *Номо*" ОН 7 (реконструкция В.И. Кочетковой, "гипотетический вариант"); архантропы: Питекантропы I, II, IV, Синантроп III, Брокен Хилл, Атлантроп IV (реконструкция В.И. Кочетковой, "вариант-оптимум"); пре-палеоантропы: Сванскомб, Эрингсдорф IX, Вертешселлеш; палеоантропы: Гановце, Зуттие, Табун I, Шаля, Неандерталь, Ля Шапель-о-Сен, Ля Кина V; верхнепалеолитические неантропы: Ольмо, Бая-де-Фер, Комб-Капелль, Кро-Маньон III, Брно III, Пшедмости III, IV, IX и X, Дольни Вестонице I, II, III, Павлов, Сходня, Подкумок, Хвалынский, Цзыян; взрослые современные люди разных рас (26).

Также были использованы немногочисленные литературные данные, в основном по общим размерам эндокранов для следующих находок: грацильные южноафриканские австралопитеки: Стеркфонтейн №2, Sts 5, Sts 60, Sts 71, Stw 505, массивные австралопитеки KNM-WT 17000, KNM-WT 17400, Omo L 338y-6, KNM-ER 23000, KNM-ER 407, KNM-ER 732, SK 1585; "ранние *Номо*": KNM-ER 1470; архантропы: Питекантропы VI, VII и VIII, Синантропы X, XI и XII, Сима де лос Уэсос 5; пре-палеоантропы: Нгандонг III, Самбунгмачан 3, Ньяраса (Эяси) 1935 г., Рейлинген, Штейнгейм; палеоантропы: Гибралтар I, Схул I и V, Ле Мустье I, Шанидар I, Тешик-Таш; верхнепалеолитические неантропы: Подбаба (Кочеткова, 1973; McCown et Keith, 1939; Trinkaus, 1983; Holloway, 1983, 1996; Dean et al., 1998; White et Falk, 1999; Falk et al., 2000; Broadfield et al., 2001).

Данные по объему мозга были взяты в основном из нескольких сводок (Кочеткова, 1966; Алексеев, 1978; Holloway, 1983, 1996; Falk et al., 2000; Elton et

al., 2001), а также большого количества отдельных публикаций, указанных в перечислении материалов по краниологии. Всего было использовано 232 определения объема мозга ископаемых гоминоидов. При построении графиков, отражающих эволюцию объема головного мозга, для ископаемых гоминоидов использовались только индивидуальные определения, тогда как для современных человекообразных обезьян и людей – средние и пределы изменчивости для видов, подвидов и территориальных групп.

В работе использовались реконструкции эндокранов ОН 5, ОН 7 и Атлантропа IV. Первая находка иногда реконструируется со значительно большей общей длиной, поскольку на черепе отсутствует соединение лобной и теменной частей. Эндокраны ОН 7 и Атлантропа IV были реконструированы В.И. Кочетковой, для работы были выбраны наиболее достоверные варианты. В обоих случаях реконструкция производилась на основании теменных костей, поэтому характеристики остальных областей мозга являются сугубо предположительными; в дальнейшем упоминания о дискуссионном характере деталей строения той или иной части реконструкций данных эндокранов в большинстве случаев опускаются.

База данных по посткраниальному скелету

Данные по посткраниальным останкам были взяты исключительно из литературы в силу небольшого количества доступных слепков. Были использованы следующие материалы (часть данных происходит из работ, указанных выше): посткраниальные останки австралопитеков и "ранних *Homo*" (Susman et al., 2001), бедро из Мака (Lowejoy et al., 2002), локтевая кость ОН 36 и сравнительные данные по современным приматам (Aiello et al., 1999), ОН 28 (Day, 1971; Leakey, 1971), плечевые кости австралопитеков и приматов (McHenry, 1976), сравнительные данные по берцовым костям и большая берцовая кость Самбунгмачан 2 (Бонч-Осмоловский, 1954; Baba et al., 1990), посткраниальные остатки из Брокен Хилл (Булыгина, Хрисанфова, 2000), ключица из Нармады и сравнительные данные по ключицам (Sankhyani, 1997), измерения посткраниальных останков неандертальцев (Харитонов, Романова, 1999; Trinkaus et Rhoads,

1999), лучевые кости из Кэйв оф Хэс и Клазиес Ривер (Grine, 1997), височная кость и атлант (Grine et al., 1998), локтевая кость из Клазиес Ривер и данные по локтевым костям (Churchill et al., 1996; Groves, 1998), Бордер Кэйв (Sillen et Morris, 1996; Pfeiffer et Zehr, 1996), плечевая кость с р. Самара (Хрисанфова, Момот, 1987), Сунгирь (Бадер и др., 1979; *Homo sungirensis...*, 2000), Дольни Вестонице (Trinkaus et Jelinek, 1997), данные по общим размерам миоценовых гоминоидов (Rafferty et al., 1995) и хадарских австралопитеков (Hausler et Schmid, 1997), сравнительные данные по современному человеку (Медникова, 1995). В сумме в базу данных вошли измерения костей 312 индивидов ископаемых гоминоидов.

3.1.2. Материалы по хронологии

На графиках с хронологической шкалой современным обезьянам условно даны датировки, приблизительно соответствующие предполагаемому времени дивергенции от ствола, ведущего к гоминидам: гиббоны 20 млн. лет; орангутаны 12 млн. лет; гориллы 8 млн. лет; обыкновенный шимпанзе 7,5 млн. лет, бонобо 7 млн.л. (Фоули, 1990, с. 41; Хрисанфова, 1987, с. 23-25). Стоит отметить, что существуют и существенно меньшие оценки расхождения указанных групп (Stauffer et al., 2001).

В дальнейшей работе будут использоваться наиболее признанные датировки ископаемых находок, взятые из множества различных источников (частично указанных в перечислении материалов по краниологии): формации Капчеберек и Чемерон (Deino et al., 2002); Торос-Меналла (Brunet et al, 2002; Vignaud et al., 2002), Макапансгат (Blackwell et al., 2001); Баринго (McBrearty et al., 1999, 2001), Дманиси (Gabunia et al., 1999), Питекантропы Сангирана (Larick et al., 2001), Атапуэрка (Гран Долина; Flaqueres et al., 1999), Юнксиань (Chen et al, 1996), Лантьянь (An et al., 1990), Чжоукоудянь (Grun et al., 1997), Лонтандун (Гексянь; Grun et al., 1998), Синга (McDermott et al., 1996), Нгандонг (Bartstra et al., 1988), Бордер Кэйв (Grun et Beaumont, 2001), Ди Келдерс (Feathers et Bush, 2000), Джебел Кафзех (Schwarcz et al., 1988; Valladas et al., 1988), Схул (Stringer

et al., 1989), Кебара 2 (Bar Yosef et Vandermeersch, 1991), неандертальцы и верхний палеолит (Иванова, 1965), Сен Сезер (Mercier et al., 1991), Велика Печина и Виндижа (Karavanic et Smith, 1998), Вогельхерд (Churchill et Smith, 2000), Лэйк Мунго (Brown, 1997; Gillespie, 1997; Bowler et Magee, 2000; Gillespie et Roberts, 2000), гоминиды Африки (McBrearty et Brooks, 2000).

Значительные сложности вызывает неопределенность датировок большинства палеоантропологических находок. В качестве примера можно привести несколько широко известных местонахождений, для которых датировки разными методами и авторами расходятся очень сильно.

Гоминиды из Брокен Хилл и Салданья на основе сравнения фаунистических комплексов с таковыми Олдувая были датированы временем 700-400 тыс.л.н. (Klein, 1994, цит. по: Rightmire, 1998b); эта датировка предпочтительнее старой в 125 тыс.л., опубликованной тем же автором (Klein, 1973). Однако на основе передатирования олдувайских слоев возраст фаун местонахождений Брокен Хилл и Салданья удревняется до 1,33-0,780 млн.л.н. или даже 1,33-1,07 млн.л.н. (McBrearty et Brooks, 2000 на основе Klein, 1994 и Tamrat et al., 1995). Широко известная датировка бедра гоминида из Брокен Хилл EM 793 методом рацемизации аспартиновых кислот в 110 тыс.л.н. (Bada et al., 1974) не может считаться достоверной, поскольку данный метод неприменим по отношению к костному материалу и сильно зависит от калибровки для данного местонахождения с помощью других абсолютных методов (Schwarcz, 2001, цит. по Barham et al., 2002). На основе археологических данных и предварительных результатов датирования урановым методом кости гоминид из Брокен Хилл могут относиться ко времени 300-130 тыс.л. (Barham et al., 2002). Расхождение датировок, основанных на составе фауны (1,33-1,07 млн.л.н. или 700-400 тыс.л.н.) и археологических данных (300-130 тыс.л.) крайне велико, хотя все эти материалы, включая кости гоминид, судя по содержанию цинка, свинца и прочих элементов, происходят из нижних слоев пещеры (Barham et al., 2002 на основе Clark et al., 1947 и Bartsiokas et Day, 1993).

Другое местонахождение с очень спорными датировками – пещера Табун. Скелет Табун I с наибольшей вероятностью происходит из слоя С, но, возможно, захоронен туда из слоя В или, с меньшей вероятностью, был найден в слоях D или E (Schwarcz et al., 1998; Alpersen et al., 2000). Датировки для этих слоев можно разделить на две группы – древние и молодые. Большинство молодых датировок сделано радиоуглеродным методом в начале 1960-х годов (Иванова, 1965, с.120). Более древний слой С был в новейшее время датирован $134\,000 \pm 36\,000$ методом электронного спин-резонанса (Grun et al., 1991, цит. по: Grun et Stringer, 2000) или $144\,000 \pm 14\,000$ методом термолюминесценции (Mercier et al., 1995, цит. по: Grun et Stringer, 2000). Возраст слоя В методом электронного спин-резонанса на зубной эмали животных был определен в 122 ± 16 тыс.л. (Grun et Stringer, 2000). Однако датирование урановым методом непосредственно костей скелета Табун I дало цифры в $19\,000 \pm 2\,000$ л.н. для бедренной кости и $34\,000 \pm 5\,000$ л.н. для нижней челюсти (Schwarz et al., 1998). Эти данные критически пересматривались (Alpersen et al., 2000; Grun et Stringer, 2000), но остаются пока единственными датами, сделанными на костях гоминид.

Однако, неизбежные ошибки датировок не имеют существенного значения, поскольку оцениваются общности находок, а не индивидуумы. В дальнейшем при упоминании находок с наиболее спорным возрастом вероятность ошибки датировки будет учитываться.

3.2. МЕТОДЫ

3.2.1. Инструменты и использованные программы измерений

Все измерения производились с помощью четырех инструментов: скользящего циркуля, малого толстотного циркуля, координатного циркуля (только один размер нижней челюсти) и мягкой измерительной ленты.

Для описания современных и ископаемых черепов применялась измерительная программа, состоящая из 69 размеров (Дробышевский, 2000а, б).

Подавляющее большинство размеров стандартно и полностью соответствует классической методике Р. Мартина (Алексеев, Дебец, 1964). Для более полного описания черепа были введены несколько дополнительных размеров (табл. 4).

Угловые и проекционные измерения не использовались, поскольку практика показывает, что их определение достаточно трудоемко и не всегда может быть выполнено точно, а также требует применения специальных инструментов. Исключение из программы угловых размеров имеет также то преимущество, что все измерения в этом случае производятся в миллиметрах, что может иметь определенное значение при статистической обработке данных. При необходимости угловые размеры могут быть тригонометрически рассчитаны из треугольников, вершинами которых являются краниометрические точки.

При измерении черепов с сильно выраженными сагиттальными, височными и затылочными гребнями (в основном на черепах взрослых обезьян и массивных австралопитеков) величины этих гребней исключались из соответствующих размеров.

Размеры №№1b и 1d брались до точки *opisthion*, определенной при взятии размера №1; таким образом, указанная точка не меняла своего положения. Высотный диаметр от пориона брался напрямую, то есть наискосок, из этого размера и ширины основания черепа от порионов легко рассчитать размер, описанный у Р. Мартина под №20. При определении размеров с участием точки *zm* бралась "нижняя *zm*". Размер №48d у современного человека отражает ширину

тела скуловой кости, однако у крупных понгид может описывать ширину скулового отростка верхней челюсти, поскольку у них скуло-верхнечелюстной шов оказывается сильно смещенным латерально и назад.

Размеры были сгруппированы по отдельным костям и отделам черепа. Естественно, разделение размеров по отдельным областям несколько условно, поскольку один и тот же размер может характеризовать сразу несколько областей. Так, например, хорды l-ast и ast-ast в одинаковой степени описывают как теменные кости, так и затылочные; размер ba-n является одновременно длиной основания черепа и параметром лицевого скелета; высота лица n-prg равно может рассматриваться и как высота верхнечелюстной кости; высота и ширина носа тоже полностью обусловлены изменчивостью верхнечелюстных костей, список можно продолжить. В таких случаях один и тот же размер включался в группы для разных костей и областей черепа.

Также, необходимо заметить, что, в то время как в пределах нейрокраниума определялись в основном комплексы размеров отдельных костей, в пределах висцерокраниума преобладают комплексы размеров областей черепа. Это связано в основном со спецификой строения лицевой части черепа, где важные морфологические элементы часто образованы сразу несколькими костями; более того, носовая область в наибольшей степени образована верхнечелюстными костями, однако выделяется отдельно, поскольку функционально отделена от жевательного аппарата, который обуславливает строение нижней и латеральной частей верхнечелюстной кости.

Программа измерений нижней челюсти, включающая 26 измерений, в основном соответствует программе Р. Мартина в редакции В.П. Алексеева и Г.Ф. Дебеца (1964) (табл. 5). Как и на черепе, все размеры брались напрямую; проекционные размеры были исключены из программы.

При измерении мышцелковой ширины не учитывались околмышцелковые бугорки, согласно рекомендации В.П. Алексеева и Г.Ф. Дебеца (1964). Вершины мышцелков определялись не относительно челюсти в целом, а относительно конкретного мышцелка, бралась морфологическая вершина, иногда отличаю-

щаяся от геометрической. Из возможных размеров тела нижней челюсти были выбраны измерения около симфиза и M_2 , как наиболее часто встречающиеся и достаточно полно характеризующие изменение формы вдоль горизонтальной ветви. Часто используемые измерения около подбородочного отверстия не производились в силу большой эволюционной вариабельности положения этого отверстия относительно классов зубов. Кроме того, определение места измерения очень затрудняет множественность подбородочных отверстий у многих находок. Толщина симфиза не использовалась из-за значительной изменчивости его рельефа, которая делает измерения разных челюстей трудносопоставимыми.

Важно отметить, что соотношение наибольшей и наименьшей ширины восходящей ветви у крупных понгид и гоминид принципиально отличаются. У горилл и орангутанов наибольшая ширина ветви располагается ниже, чем наименьшая, тогда как у шимпанзе и современных людей – выше. Однако существуют промежуточные варианты, особенно распространенные у молодых понгид и очень крупных шимпанзе. Это свидетельствует о непрерывной изменчивости признака и его обусловленности общей массивностью жевательного аппарата. Поэтому данные по ширине восходящей ветви нижней челюсти понгид и гоминид можно считать сопоставимыми.

Измерение "передней" дуги нижней челюсти у гоминоидов, не имеющих подбородочного выступа, производилось по нижней трети высоты симфиза.

Кроме измерительной программы, выполнялась и описательная (табл. 6). Разными авторами опубликовано множество способов описания различных краниальных элементов и их рубрикаций. Предпочтение было отдано наиболее часто употребляемым, наиболее простым и наиболее ярко выраженным на черепе. Описывалось сравнительно мало элементов морфологии, в основном те, которые не могут быть учтены измерительным путем или измерение которых вызывает большие методические трудности. Описания морфологии учитывались в ходе разбора результатов анализов измерительных признаков.

Программа измерений эндокранов, включающая 71 пункт, базировалась на методике, опубликованной В.И. Кочетковой (1973) (табл. 7). Точки, определяемые на поверхности эндокрана, совпадают с описанными в вышеуказанной работе с несколькими изменениями: точки fm и om фиксировались по сагиттальной плоскости муляжа, а не на полушарии латерально от этой плоскости, таким образом эти точки получают несколько более стабильное положение; для определения высоты эндокрана была добавлена также точка $basion$ (ba), находящаяся на средней линии нижней стороны мозга в выемке, соответствующей переднему краю заднего наклоненного отростка (*processus clinoideus posterior*) турецкого седла, в месте схождения ромбовидного мозга (затылочно-основного ската на черепе) и бугорка на месте турецкого седла. За роляновыми точками (R и Rm) и силвиевой точкой (Sy) сохранены именно эти названия, хотя в некоторых работах они обозначаются иначе (Se , Se_m и др.) (например: Кравченко, 1989).

Размеры определялись на эндокране напрямую, проекционные измерения не производились. В связи с этим некоторые наши измерения отличаются от приведенных в работе В.И. Кочетковой (1973). Так, все поперечные дуги определялись по поверхности эндокрана через определенную точку, а не на фронтальных обводах, это позволяет, во-первых, очень упростить процедуру, а, во-вторых, повысить точность измерений. Проекционная высота от нижней височной точки до вертекса была заменена на прямые от базииона до роляновой точки и от пирамидной до роляновой, это позволяет снять изменчивость, обусловленную вариациями выступления височной доли и определять непосредственную высоту. При измерении общей ширины мозжечка учитывались размеры обоих его полушарий; длина и ширина определялись для одного полушария; поперечно-сигмовидный синус часто выражен достаточно сильно и может преувеличить размеры мозжечка, его влияние по возможности исключалось, в случаях большого отпечатка синуса размер брался от середины его толщины. Также были добавлены несколько новых размеров, указанных в списке (табл. 7).

Необходимо отметить, что почти все размеры, определяемые на эндокранах, достаточно условны в силу недостаточной определенности положения измерительных точек. Для эндокранов принципиально невозможна такая унификация дефиниций размеров, как, например, для черепов. Поэтому измерения слепков мозга надо воспринимать лишь как попытку более объективной характеристики общей формы, чем словесное описание. Возможны значительные индивидуальные вариации в измерениях эндокранов разными исследователями. В нашем случае эта проблема была решена тем, что все измерения производились автором лично; можно заметить, что в подавляющем большинстве случаев измерения, совпадающие по методике, полностью или почти совпадали с опубликованными в работе В.И. Кочетковой (1973).

Для детального анализа эволюции строения мозга проводилось последовательное рассмотрение его долей – лобной, теменной, затылочной и височной. Для разделения поверхности мозга на доли применялись условные границы, наиболее приближенные к выделяемым в анатомии. Границей между лобной и височной долями послужила линия $Sy-Sy_m$, между лобной и теменной – поперечная дуга Sy_m-R-Sy_m , между теменной и височной – ломаная $Sy_m-Sy'-lm$, далее, между теменной и затылочной – поперечная дуга $lm-l-lm$, а между височной и затылочной – $lm-to$. Таким образом, границы долей существенно отличаются от использованных в работе В.И. Кочетковой (1973); хотя положение точек Sy_m и lm несколько неопределенно, все же изменение отрезков $R-$ "проекция нижнего конца центральной борозды" и $Sy'-to$, применявшихся В.И. Кочетковой, на $R-Sy_m$ и $Sy'-lm$ позволяет более достоверно отразить границы, прежде всего лобной и височной, а также височной и затылочной долей, практически отсутствовавших в цитированной работе.

Использованная программа измерений посткраниального скелета, включающая 50 пунктов, полностью соответствует мартиновской методике (табл. 8).

3.2.2. Методы статистического анализа

При анализе краниологических материалов использовался канонический анализ. Известно, что этот метод наиболее приспособлен для оценки взаимоотношений сравнительно сильно отличающихся групп (Дерябин, 2001), 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, за что автор приносит искреннюю благодарность. Применение данного варианта канонического анализа предполагает использование однородной модельной выборки, на основе которой рассчитываются сигмальные отклонения и корреляции признаков. Существенными критериями такой выборки являются ее однородность и репрезентативность. В нашей работе в качестве модельной группы были применены данные по горцам Западного Памира, Ишкашим (коллекция кафедры антропологии МГУ им. М.В. Ломоносова, измерения автора), поскольку данная выборка оказалась наиболее многочисленной. Для вычисления модельных матриц не использовались детские и старческие черепа и челюсти, индивиды с деформацией черепа, а также черепа и челюсти с выпавшими при жизни зубами.

Для статистической обработки палеоневрологических материалов использовался факторный анализ. Выбор именно этого метода определился малым количеством доступного материала. Для проведения канонического анализа, аналогично тому, как это делалось при работе с краниологическими данными, необходимо (в зависимости от выбора одного из вариантов метода, предложенных разными авторами) либо заранее определять группы в общей выборке, либо иметь модельную корреляционную матрицу и стандартные средние квадратические отклонения признаков (Дерябин, 2001). В нашем случае выделение четких групп до проведения анализа было бы некорректным, поскольку это является одной из целей анализа; с другой стороны, малое количество имеющихся в нашем распоряжении эндокранов современных людей и то обстоятельство, что люди эти относятся к различным территориальным группам (Кочеткова,

1973), делают некорректным и вычисление на этом материале стандартных корреляционной матрицы и "сигм" признаков. Как было показано В.Е. Дерябиным (2001), факторный анализ (будучи предназначенным для исследования внутригрупповой изменчивости) при рассмотрении изменчивости сильно различающихся групп дает менее четкие результаты, чем канонический, однако достаточно близкие по смыслу. Учитывая это обстоятельство, полученными результатами можно пользоваться, хотя оценка абсолютного сигмального расстояния между выделяющимися группами невозможна.

В краниологические анализы включались только материалы по индивидам возрастов от подросткового и старше; детские особи разных таксонов оказываются очень близки друг к другу на фоне большой разницы взрослых и демонстрируют тенденцию уклонения по комплексам признаков в сторону более древних или примитивных групп (что связано преимущественно с абсолютными размерами и спецификой возрастной изменчивости). Индивиды возраста *juvenis* также проявляют указанную тенденцию, но в значительно меньшей степени, поскольку общие дефинитивные размеры черепа в этом возрасте обычно уже достигнуты, исключение составляют признаки, связанные с массивностью. Случаи резкого уклонения более молодых форм отмечены при анализе результатов.

В отличие от краниальных признаков, эндокраниальные, будучи более важными функционально, достигают дефинитивного статуса опережающими темпами (Хрисанфова, Перевозчиков, 1999, с.129). Кроме того, палеоневрологические материалы значительно менее многочисленны, в связи с этим детские особи Таунг, Схул I и Тешик-Таш анализировались вместе со взрослыми. Особенности строения эндокранов этих находок, связанные с их возрастом, учитывались при рассмотрении результатов.

3.2.3. 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 исследования 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. Сначала приводятся результаты многомерных анализов – по полному набору признаков и по сокращенной программе измерений. Сокращение количества вводимых в многомерный анализ параметров позволяет рассмотреть большее количество ископаемых находок. Потом анализируются эволюционные тенденции изменения отдельных признаков данной области скелета или мозга. Это позволяет еще значительно расширить круг используемых материалов.

В заключение каждого частного раздела дается возможное таксономическое толкование изменчивости исследованных признаков. Стоит особо отметить, что полученные на основе анализа отдельных костей таксономические схемы не могут считаться полностью корректными и должны расцениваться лишь как приблизительная оценка таксономических масштабов разных групп ископаемых гоминидов. Построение адекватной итоговой таксономической системы производится лишь на основе сопоставления множества частных.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. *Череп*

4.1.1. Мозговой отдел

4.1.1.1. *Лобная кость*

Рассмотрение эволюционной изменчивости лобной кости черепа можно начать с анализа всех ее признаков (табл. 9). Анализ проводился отдельно с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2); принципиальной разницы между этими вариантами нет.

Наибольшую таксономическую значимость имеют признаки длины лобной кости, включая признаки развития надбровья, и ширина лобной кости на уровне верхнего края глазниц. Наименьшим весом обладают признаки наибольшей и наименьшей ширины кости и межглазничного расстояния. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает относительно широкую лобную кость с выступающим надбровьем, относительно тонкими скуловыми отростками, слабой горизонтальной профилировкой, высоко расположенным офрионом и низко расположенной глабеллой. Вторая каноническая переменная в области больших значений описывает лобную кость также с очень мощным надбровьем, уплощенной чешуйчатой частью, имеющую заметное преобладание ширины глазничной части над шириной чешуи, с толстыми скуловыми отростками, большим межглазничным расстоянием и также несколько меньшей горизонтальной профилировкой.

Второй вариант анализа включал минимальное количество признаков, описывающих только общую форму лобной кости (табл. 10). Как и в первом случае, анализ проводился с включением всего массива наблюдений (с обезьянами, 2.1), без человекообразных обезьян (2.2) и, дополнительно, с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет (2.3). Результаты сходны принципиально, хотя и различаются в деталях.

Наибольшую разграничительную значимость имеет длина лобной кости, меньшую (далее по убывающей) продольная дуга, наименьшая ширина лба и

верхняя ширина лица. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает сравнительно короткую лобную кость с большой величиной продольной дуги (последняя может резко возрасти из-за сильного развития надбровья, а не выпуклости церебральной части), малой заглазничной и большой верхнелицевой шириной. Вторая переменная описывает очень широкую на уровне верхнего края орбит и очень длинную уплощенную лобную кость с сильным заглазничным сужением. Характерно, что в варианте анализа, включившем только гоминид последних 400 тысяч лет, значимость переменных иная: признак верхней ширины лица оказывается важнее наименьшей ширины лба, что, видимо, говорит о большей стабилизации последней величины при вариабельности первой, что, очевидно, связано с массивностью. Первая переменная в области максимума описывает лобную кость с большой шириной $f_{mt}-f_{mt}$, большой продольной дугой и малыми минимальной шириной и продольной хордой; вторая переменная описывает тот же комплекс, но с иными акцентами: короткую лобную кость с большой дугой, сильным заглазничным сужением и большой верхнелицевой шириной.

На графиках (рис. 5-24) облака значений человекообразных обезьян и гоминид очень четко разделились по значению первой канонической переменной: в первом анализе обезьяны попали в область малых значений первой канонической переменной, гоминиды – в область больших; во втором анализе расположение поменялось на противоположное. Вторая переменная преимущественно разделяет группы внутри первых двух больших совокупностей. Разные роды человекообразных обезьян достаточно отчетливо отделены один от другого, некоторая дисперсия объясняется возрастной изменчивостью, меньшей дифференциацией более молодых особей разных видов на фоне представителей более старших возрастов (особенно отчетливо это проявляется в положении на графике молодой особи гориллы, крайне отстоящей от основной области расположения этого вида). Особенно уклоняются по второй переменной взрослые гориллы вследствие чрезвычайной массивности лобной кости; противоположно-

стью им являются гиббоны. Стоит отметить, что гиббоны по значению первой канонической переменной попадают почти в середину размаха значений обезьян.

Все ископаемые предшественники современного человека располагаются в достаточно последовательный ряд, образующий на графике подобие спирали (рис. 7). Четко выделяются две основные совокупности: австралопитековые в области, ближайшей к обезьянам и гоминиды периодов позже 1,8 млн.л. – в противоположной стороне графика. Промежуточное положение занимают так называемые "ранние *Homo*". По сравнению с первым вариантом анализа второй более четко отделяет австралопитековых и "ранних *Homo*" от более поздних гоминид, но значительно хуже людей верхнего палеолита от современных. Это говорит о разной значимости признаков массивности и общей формы лобной кости на разных стадиях антропогенеза. Кроме того, сигмальные отклонения во втором варианте анализа существенно меньше, чем в первом и полностью соответствуют понятиям о рамках внутригрупповой (в данном случае – видовой) изменчивости. Это свидетельствует о значительно большей внутривидовой и межгрупповой вариабельности степени развития надбровного рельефа, чем признаков общей формы лобной кости, поскольку модельная матрица рассчитывалась на основе одной группы современного человека.

Австралопитековые по строению лобной кости чрезвычайно схожи с понгидами, причем сходство это намного сильнее выражено в отношении общей формы кости, чем в признаках массивности и надбровного рельефа. Эта разница в значении признаков выражается в приближенности некоторых австралопитековых к позднейшим гоминидам в первом варианте анализа (BOU-VP-12/130, Stw 505 и DNH 7; рис. 5, 6) и резкой разделенности этих групп во втором варианте (рис. 14, 17, 21, 22). В целом австралопитековые занимают область графика между крупными шимпанзе и небольшими гориллами. Череп ТМ 266-01-060-1, обладающий чрезвычайно развитым надбровным рельефом, что было отмечено авторами первоописания (Brunet et al, 2002), занимает крайнее положение на графике первого анализа (рис. 5, 6), однако общие его пропорции не

столь исключительны, хотя и примитивны (рис. 14, 17). Афарские австралопитеки (из которых, впрочем, один представляет собой реконструкцию) отделены от шимпанзе и южноафриканских грацильных австралопитеков за счет большей массивности. Индивид KNM-WT 40000, синхронный афарским австралопитекам, по развитию надбровья сближается с последними, однако общая форма его лобной кости значительно приближена к значительно более поздним гоминидам; стоит, однако, учитывать сильную деформацию этого черепа. Австралопитек из Боури резко отличен от остальных грацильных форм комплексом, прямо противоположным таковому KNM-WT 40000: тогда как форма его надбровья чрезвычайно прогрессивна, общая форма лобной кости, напротив, отклоняется в сторону горилл. Таким образом, по сочетанию архаичности и прогрессивности отдельных признаков черепа KNM-WT 40000 и BOU-VP-12/130 представляют, видимо, крайние полюсы для группы грацильных австралопитеков; важно, что они представляют и крайние хронологические варианты, хотя вряд ли вид австралопитека из Боури является потомком вида из Ломекви. Еще одна находка из Среднего Аваша – Белохдили BEL-VP-1/1 – может быть охарактеризована лишь по одному признаку верхней ширины лица, по которому она сближается с другими восточноафриканскими грацильными австралопитеками.

Южноафриканские грацильные австралопитеки по строению лобной кости представляются консолидированной группой, отличающейся от других грацильных форм наибольшей приближенностью к орангутанам и шимпанзе (особенно по общей форме кости), что в некоторой степени противоречит высказывавшемуся мнению о большей примитивности черепа *Australopithecus afarensis* (Kimbel et al., 1984). Хотя афарские австралопитеки и отличаются повышенной массивностью лобной кости, а общая ее форма несколько тяготеет к гориллам и массивным австралопитекам, относительное развитие надбровья достаточно специфично. Большая "гориллоидность" или "парантропоидность" лобной кости афарских австралопитеков должна рассматриваться скорее не как свидетельство примитивности, а как следствие специализации.

Массивные австралопитеки четко делятся на восточно- и южноафриканских, причем первые оказываются более массивными и уклоняющимися формами. Древнейший "парантроп" KNM-WT 17000 характеризуется комплексом признаков лобной кости, сближающим его с орангутанами; также, он, видимо, попадает на край распределения более поздних восточноафриканских массивных австралопитеков, отличаясь малыми размерами. Среди поздних "парантропов" Восточной Африки выделяются три полюса: крупные индивиды из Кооби-Фора KNM-ER 23000 и KNM-ER 406, олдувайский ОН 5 подросткового возраста и мелкая особь из Кооби-Фора KNM-ER 732. В целом они занимают область между крупными шимпанзе и небольшими гориллами как по признакам надбровья, так и по общей форме лобной кости. Южноафриканские массивные австралопитеки обладали значительно меньшей массивностью надбровья при абсолютно больших размерах лобной кости. Особенно слабым рельефом отличается череп DNH 7 из Дримолен Кэйв, форма лобной кости которого, впрочем, практически идентична таковой у шимпанзе или южноафриканских грацильных австралопитеков.

Так называемые "ранние *Homo*" обнаруживают достаточно большой размах изменчивости в первом варианте анализа (не превосходящий, впрочем, такового, например, у современного человека) и несколько меньший – во втором. При подробном рассмотрении конкретных находок "ранних *Homo*" оказывается, что наиболее древние из них оказываются ближе к более прогрессивным гоминидам, тогда как наиболее молодые – ближе к австралопитековым. В первом варианте анализа эта тенденция наиболее выражена (рис. 5, 6). Древнейшие крупные и более массивные формы из Кооби-Фора KNM-ER 1470 и KNM-ER 3732 сближаются с архантропами, особенно по строению надбровья. Череп ОН 24 и KNM-ER 1805 занимают промежуточное положение между австралопитеками и архантропами, первый по развитию надбровья весьма прогрессивен, у второго эта часть реконструирована. Наиболее поздние и грацильные особи KNM-ER 1813 и Stw 53 попадают в область распространения значений шимпанзе, южноафриканских грацильных австралопитеков и на нижнюю границу

массивных австралопитеков. Таким образом, "ранние *Homo*" (при условии достоверности принятых датировок) по признакам строения лобной кости не могут быть признаны единой группой; они разделяются на две основные группы – более древнюю прогрессивную и позднюю австралопитекоподобную; кроме того, существуют промежуточные формы, возможно, представляющие самостоятельную линию. В целом, тенденция изменения формы лобной кости от австралопитеков к "ранним *Homo*" заключалась в общем увеличении размеров с преобладанием признака длины церебральной части при сохранении или слабом увеличении степени массивности надбровного рельефа.

Пре-архантропы занимают промежуточное положение между "ранними *Homo*" и позднейшими архантропами, пересекаясь более с первыми. Череп KNM-ER 1470, 3732, несмотря на значительно большую датировку, даже могут быть включены в группу пре-архантропов; по общей форме лобной кости не отличается от пре-архантропов и череп KNM-ER 1805. Среди пре-архантропов крайние положения занимают подросток KNM-WT 15000 и чрезвычайно массивный олдувайский гоминид ОН 9. В первом варианте анализа KNM-WT 15000 даже попадает в область распространения австралопитеков, во втором же, напротив, сближается с современными людьми; очевидно, это свидетельствует об онтогенетическом развитии надбровного рельефа пре-архантропов в очень раннем возрасте, когда формирование общей формы лобной кости до характерного для вида состояния еще не завершилось. Олдувайский ОН 9 резко отклоняется от большинства остальных гоминид по причине чрезвычайно развития надбровного рельефа. Пре-архантропы из Кооби-Фора и Дманиси очень похожи по общей форме лобной кости, хотя несколько различаются по форме и развитию надбровья: у первых оно заметно мощнее. Разница, возможно, объясняется более молодым возрастом индивидов из Грузии, хотя в первом варианте анализа кенийский индивид KNM-WT 15000 не вполне вписывается в предполагаемую картину (тогда как три черепа из Дманиси выстраиваются в последовательный возрастной ряд). Граница между пре-архантропами и ранними архантропами очень четкая, почти без пересечения размахов изменчивости

(рис. 5, 6, 14, 23). Очевидно, это обстоятельство вызвано отсутствием в выборке находок с датировками от 1,4 до 1 миллиона лет. Таким образом, нельзя говорить на основании вышеуказанного факта об ускорении хода эволюции на этом этапе. Изменения лобной кости от пре-архантропов к ранним архантропам можно описать как дальнейшее увеличение размеров, с интенсификацией прироста широтных размеров и массивности надглазничного рельефа; последние два признака отличают архантропов от "ранних *Homo*".

Несмотря на большой географический и хронологический размах, в целом архантропы представляют довольно консолидированную группу; особенно в первом варианте анализа. Среди собственно архантропов наиболее древний – Питекантроп VIII – оказывается обладателем одного из наиболее массивных надбровий, наряду с Брокен Хилл, Бодо и Синантропами X и XI. По признакам общей формы лобной кости (анализы 2.1 и 2.2) ранние и поздние архантропы практически неразличимы. Питекантроп VIII специализирован. К более архаичным гоминидам тяготеют Питекантроп II, Гунванлин (Лантьянь 1964 г.) и Синантроп XI (рис. 18). Остальные азиатские архантропы (Синантропы III, X, XII, Лонтандун (Гексян) РА 830, Юнксянь 2 (EV 9002), Питекантроп I) оказываются ближе к пре-палеоантропам, чем большинство африканских и европейских (Бодо, Брокен Хилл, Чепрано, Петралона, прогрессивнее Араго XXI и Салданья). Однако, в афро-европейской группе больше древних форм, тогда как в азиатской – поздних. Гоминид из Коро-Торо, описанный как *Tchadanthropus ixoris*, может быть охарактеризован лишь по признакам средней ширины лица и биорбитальной ширины, которые оказываются в нижних пределах изменчивости архантропов, однако также и в пределах изменчивости практически всех гоминид от пре-архантропов до современного человека. Предположительно, эта находка может быть останками современного человека, череп которого из-за чрезвычайной эрозии песком и ветром стал похож на ископаемого гоминида (Wood, 2002).

Резкого разрыва между архантропами и пре-палеоантропами не наблюдается. Размеры лобной кости продолжали увеличиваться, хотя широтный при-

рост сравнительно с длиннотным почти остановился; также, массивность надглазничного рельефа в среднем осталась на прежнем уровне.

Пре-палеоантропы, вне зависимости от точной датировки и географической привязки, образуют весьма компактную группу. Исключением является Ньярасса 1935 г., попавшая во втором варианте анализа в группу массивных архантропов. Из прочих наблюдений обращает на себя внимание резкое уклонение черепов Омо 1 (в первом и втором вариантах анализа) и Флорисбад (только в первом варианте) в сторону верхнепалеолитического населения; однако полного включения указанных находок в группу неантропов нет. Кроме того, во втором варианте анализа близость Омо 1 к неантропам оказывается меньше, чем у таких находок, как, например, Нгандонг II и VII, Атапуэрка SH 4, Синантроп III и Питекантроп I. Следует учитывать крайне плохую сохранность находок Омо и Флорисбад, правильность реконструкции которых может вызывать сомнения.

Второй вариант анализа, проведенный с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет, позволяет рассмотреть эволюционные процессы этого этапа более подробно (рис. 24). Пре-палеоантропы демонстрируют широкую трансгрессию с палеоантропами и весьма слабую – с неантропами, преимущественно верхнепалеолитическими. Четкой разницы между гоминидами периодов 400-200 и 200-130 тысяч лет не наблюдается. Более того, ранние палеоантропы, включая гоминид из пещер Схул и Кафзех, также полностью попадают в пределы общности пре-палеоантропов. Также и череп из Бордер Кэйв оказывается по признакам общей формы лобной кости чрезвычайно архаичным. Однако, по признакам надбровного рельефа (первый вариант анализа, рис. 9) гоминиды из Кафзех (особенно Кафзех 9) и Бордер Кэйв попадают в пределы вариаций верхнепалеолитических сапиенсов; надо отметить, впрочем, что похожий на верхнепалеолитический комплекс признаков надбровья имеется у Саккопасторе I, Крапина С, Схул IX, Сен Сезер, Спи II, Шаля и других палеоантропов. Очевидно, тут стоит говорить не о прогрессивности палеоантропов, а архаичности многих ранних неантропов. Поздние палеоантропы достаточно

отчетливо отличаются от ранних относительно большей шириной лобной кости. Наиболее архаичными из поздних палеоантропов по признакам лобной кости представляются гоминиды Схул V и IV, вопреки частому их отождествлению с современным типом человека. Наиболее близки к современному человеку самые поздние палеоантропы: Амуд I, Табун I (при принятии его поздней датировки), Сен Сезер, Ле Мустье I, а также Ля Кина V. В целом в промежутке времени от 400 до 34 тысяч лет назад размеры лобной кости несколько увеличились, причем в отдельных группах массивность надбровного рельефа резко уменьшилась, тогда как в других осталась прежней.

Верхнепалеолитические неоантропы, как уже указывалось, значительно меньше отличаются от современных людей по общей форме лобной кости, чем по признакам надбровья. В первом варианте анализа люди верхнего палеолита отличаются от всех более древних гоминид намного большими значениями первой канонической переменной, они являются единственной группой, превосходящей по этому критерию современное население (рис. 12). Одновременно и значения второй канонической переменной у верхнепалеолитических неоантропов больше, чем у более поздних (рис. 13), они промежуточны между значениями палеоантропов и современных людей; как было указано, вторая переменная в области больших значений описывает в основном мощный надбровный рельеф. К сожалению, мало известно о региональных различиях верхнепалеолитического населения, поскольку преобладающее количество находок происходит из Европы (рис. 1-4). Обращают на себя внимание крайне массивные австралийские черепа Мунго 50 и Кубул Крик 50.76, отличающиеся от прочих особо крупными размерами.

Более точный анализ результатов показывает, что наиболее ранние верхнепалеолитические сапиенсы (33-26 тысячи лет), несмотря на преобладание среди них мужских черепов, по комплексу признаков надежнее отличаются от палеоантропов, чем неоантропы середины и конца верхнего палеолита; указанное различие состоит в основном в том, что у кроманьонцев длина церебральной части лобной кости увеличена, а ширина лица на уровне верхнего края ор-

бит такая же, как у поздних палеоантропов (после 25 тысяч лет – меньше). Население ранней и поздней эпох верхнего палеолита заметно отличается благодаря смещению со временем комплекса признаков к более современному состоянию; тенденция грацилизации выявляется и в голоценовое время. Однако разные признаки изменялись не одновременно: направление изменений от палеоантропов к людям раннего верхнего палеолита в основном совпадает с направлением, существовавшим и ранее (увеличение длины лобной кости при сохранении ее значительной ширины и массивности надбровного рельефа); тогда как с момента верхнего палеолита тенденции изменились (уменьшение размеров лобной кости преимущественно за счет ширины и резкое ослабление массивности надглазничного рельефа).

В целом, разница строения лобной кости поздних палеоантропов и неантропов начала верхнего палеолита, хотя отчетливо проявляется лишь по признаку длины церебральной части, все же, видимо, достаточно велика, чтобы свидетельствовать об отсутствии преемственности между этими группами. Впрочем, значительное сходство по множеству других признаков может, в свою очередь, свидетельствовать о возможности вхождения части европейских палеоантропов в состав предков неантропов.

Эволюционные тенденции преобразования признаков лобной кости

В целом в процессе эволюционных преобразований каждого отдельного признака лобной кости гоминид можно выделить три основных и пять более мелких этапов: 1) стабильность у австралопитековых (у которых значения обычно слабо отличаются от таковых человекообразных обезьян), 2а) потом рост значений, 2б) далее – уменьшение до возникновения пре-палеоантропов или палеоантропов, 2в) последующий всплеск значений, 2г) уменьшение до современного состояния (рис. 25-32). При этом хронологическая граница между этапами для разных признаков различна. Стабильность длины лобной кости сменилась на увеличение у пре-архантропов, дальнейший рост на уменьшение у поздних архантропов, далее слабое увеличение или стабильность у палеоантропов и, наконец, началась тенденция к уменьшению уже после появления неан-

тропов, около 30-25 тысяч лет назад. Однако, длина глабеллярной части начала интенсивно уменьшаться еще у архантропов, хотя у поздних палеоантропов и отдельных неантропов тоже достигает значительных величин. Вообще, этот признак сам по себе имеет малую диагностическую значимость для разделения разных групп гоминид и приобретает таковую только в сочетании с другими. Признак длины церебральной части лобной кости, напротив, имеет важное самостоятельное значение, поскольку надежно отграничивает ранних палеоантропов от поздних (у которых размер заметно меньше) и последних – от людей раннего верхнего палеолита (у которых размер заметно больше). Наименьшая ширина лба изменялась интенсивнее наибольшей, особенно в промежутке времени от австралопитеков до "ранних *Homo*", новый этап ее уменьшения начался примерно 800-700 тысяч лет назад, завершившись ростом около 400 тысяч лет назад вплоть до 300-200 тысяч лет, после чего известный размах изменчивости постепенно сужается, а с момента 60-50 тысяч лет назад вплоть до современности пошел процесс редукции наименьшей ширины лба. Наибольшая ширина лба резко начала увеличиваться также с появлением "ранних *Homo*", а дальнейшие колебания ее размеров намного менее отчетливы, чем у предыдущего размера; в целом показатель увеличивался до момента около 30-25 тысяч лет назад, после чего наметилась тенденция к редукции. Верхняя ширина лица начала рост только с появлением пре-архантропов, достигла максимальных значений около 1000-600 тысяч лет назад у части архантропов; возможно, некоторое уменьшение признака можно отметить для момента около 400 тысяч лет, но у поздних пре-палеоантропов и ранних палеоантропов опять достигла прежних значений, тогда как уже у поздних палеоантропов (примерно со 100-70 тысяч лет) она начала резко уменьшаться; также, очень мал размах изменчивости, он заметно увеличился только около 30-25 тысяч лет назад (вернее, насколько позволяет судить наличие материала, сдвинулась в сторону уменьшения нижняя граница изменчивости); далее, некоторый скачок значений, возможно, произошел в позднем мезолите (однако, он может быть случайным следствием набора имеющихся наблюдений), после чего ширина опять уменьшилась. Биорбиталь-

ная ширина начала увеличение с появлением архантропов, а уменьшение – около 600-800 тысяч лет назад; около 400 тысяч лет назад начался новый этап роста значений; 60 тысяч лет назад биорбитальная ширина начала уменьшаться и ее значения стабилизировались около 25 тысяч лет назад. Характерно, что темп увеличения биорбитальной ширины превосходит темп увеличения верхней ширины лица, а в дальнейшем, напротив, темп уменьшения последнего признака больше, нежели первого; это говорит о последовательной грацилизации скуловых отростков лобной кости в процессе эволюции.

Похожим образом эволюционировал и такой признак, как наклон лобной кости к продольному диаметру черепа (рис. 32). Стоит отметить малый наклон лба у таких "ранних *Homo*" как KNM-ER 1805 и OH 24 и очень высокий лоб у остальных (KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, Stw 53).

Аналогичные эпохальные колебания значений можно проследить и у других признаков. В комплексе эта асинхронность приводит к смещению центров облаков значений канонических переменных в проведенных анализах, что можно наглядно отразить в виде средних для каждой хронологической группы (рис. 33-34). Естественно, немалое значение для положения каждой конкретной средней имеет половозрастной и географический состав группы; для разных хронологических групп он весьма разнороден, что зависит от наличия палеоантропологического материала. Однако, общие тенденции легко прослеживаются и могут быть описаны как "повороты" эволюции. Первый такой достоверный "поворот" произошел около 1,6-2 миллиона лет назад в процессе эволюции "ранних *Homo*", второй, гораздо слабее выраженный, – между 1,4 и 1 миллионами лет, с появлением ранних архантропов. Время от ранних архантропов до поздних палеоантропов характеризуется значительным разнообразием морфологии лобной кости, наличие резко уклоняющихся географических вариантов приводит к появлению на графиках разных анализов множества несовпадающих "поворотов". Очевидно, какой-то из этих вариантов (или несколько таких) дал начало верхнепалеолитическому населению, с начальными этапами эволюции которого связан последний достоверный "поворот", приходящийся,

однако, не на самое начало эпохи неантропов, а на несколько более позднее время. По комплексу признаков кроманьонцы времени около 25-30 тысяч лет резко отличны от палеоантропов, однако направление тенденции изменения признаков у них остается прежним, резкий сдвиг произошел уже во время существования неантропов.

Характерно, что периоды "поворотов" эволюции лобной кости во многом совпадают с изменениями климата на планете. Так, между 75 и 58 тысячами лет назад длился холодный и сухой климатический интервал, сменившийся потеплением, продолжавшимся примерно до 25 тысяч лет назад, когда начался последний ледниковый максимум (Палеолит СССР, 1984, с.30-31; Europe during..., [http](#)). Выше было показано, что около 60 тысяч лет назад началось уменьшение размаха изменчивости и, для ряда признаков, смена тенденции в ходе эволюции. Несмотря на появление новой, достаточно резко отличной формы гоминид – неантропов (как уже указывалось для первого варианта канонического анализа, наиболее ранние неантропы в наибольшей степени отличаются от палеоантропов) – морфологические изменения шли в том же направлении, что и раньше (увеличение размеров). Однако, с наступлением потепления признаки начали изменяться в другую сторону (уменьшение размеров), что можно рассматривать в таком случае исключительно в качестве эффекта адаптации.

Немаловажным является факт разнонаправленности длинных осей корреляционных эллипсов разных групп понгид и гоминид, особенно ярко проявившийся в первом варианте анализа. Разница в направленности объясняется, по-видимому, разными соотношениями темпов возрастной изменчивости разных признаков у понгид и гоминид (рис. 35). Возраст при составлении выборки определялся по уровню развития зубной системы, однако у человекообразных обезьян она достигает дефинитивного состояния намного раньше, чем признаки развития надбровья (при том, что возрастная разница степени выступания лобного рельефа у понгид значительно больше, чем у гоминид). У гоминид же момент завершения прорезывания всех постоянных зубов более приближен к мо-

менту завершения развития надбровного рельефа, отчего среди определяющих направление оси корреляционного эллипса факторов (например: пол, расовая принадлежность) возраст является не основным.

Направления этих осей у разных родов понгид довольно четко отличаются. У орангутанов вектор практически противоположен по направлению вектору современного человека (угол наклона почти одинаков, но распределение индивидов от молодых или небольших к взрослым или крупным противоположно); у горилл это направление практически перпендикулярно таковому гоминид; у шимпанзе направление вектора улавливается плохо, потому что в выборку вошли преимущественно особи подросткового возраста, но возрастной вектор в целом почти однонаправлен с таковым горилл (рис. 35).

В этом отношении существенно, что предполагаемые направления осей корреляционных эллипсов разных групп австралопитеков отличаются большей или меньшей "понгидностью" либо "гоминидностью". Так, для грацильных австралопитеков наклон векторов почти идентичен таковому у позднейших гоминид; восточноафриканские массивные формы более близки в этом плане к гориллам, а вектор южноафриканских массивных прямо противоположен таковому современного человека, но в основном – за счет резкой уклоненности положения на графике черепа DNH 7. Также, учитывая вышесказанное, весьма характерно плавное приближение угла и направления вектора к современному состоянию, начиная от пре-архантропов. Видимо, это свидетельствует об относительной плавности изменения темпов созревания разных краниальных признаков в процессе антропогенеза.

Во втором варианте анализа столь четкой разницы направленности осей разных групп не наблюдается. Замечательным исключением является группа "ранних *Номо*", продольная ось корреляционного эллипса которых перпендикулярна таковым других групп (рис. 17). Этот факт может рассматриваться как один из аргументов условности объединения данных находок в одну группу, либо, с меньшей вероятностью, – как свидетельство чрезвычайно быстрых морфологических изменений в промежутке времени от 1,9 до 1,6 миллионов

лет. Учитывая рассмотренные выше особенности хронологического распределения находок "ранних *Homo*", первое объяснение кажется более верным.

Таксономическое значение признаков лобной кости

Прежде всего стоит отметить четкое разделение современных гоминоидов на две большие группы: человекообразных обезьян и современных людей. Насколько можно судить по немногочисленному имеющемуся материалу, гиббоны оказываются намного ближе к понгидам, чем последние – к гоминидам (не исключено, что это следствие применения в качестве модельной матрицы данных по современному человеку, отчего разница между наиболее таксономически удаленными группами несколько нивелируется; получается в некотором роде аналог логарифмической шкалы). Три рода понгид показывают среднюю степень трансгрессии между собой и нулевую – с гиббонами и современным человеком. Это говорит о реальности разделения трех семейств гоминоидов, с одной стороны, и о ненадежности разрешающей способности признаков лобной кости на родовом и даже подсемейственном уровне, с другой. Вместе с тем, размах вариаций отдельных видов современных гоминоидов весьма близок (хотя у понгид он несколько увеличен за счет большей возрастной изменчивости и, возможно, полового диморфизма), что свидетельствует о похожих закономерностях вариаций признаков лобной кости.

Таким образом, в случае наличия хиатуса между группами можно говорить о различиях уровня семейств, в случае слабой трансгрессии – родов, сильной трансгрессии – видов; образование единого облака значений в пределах, близких к таковым современных гоминоидов, может быть расценено как признак вида. Как уже говорилось ранее, в случае рассмотрения филетической эволюции проблема разрешима только с помощью хронологического подхода.

Австралопитековые в целом, безусловно, намного ближе к понгидам, чем к современным людям, хотя и проявляют тенденцию уклонения к последним. Нет оснований для выделения австралопитековых в отдельное семейство, но некоторое смещение их облака значений относительно понгид может быть опи-

сано (вместе с учетом хронологической разницы и разницы подсемейств Ponginae и Gorillinae) как принадлежность к самостоятельному подсемейству.

Наиболее древний череп ТМ 266-01-060-1 полностью вписывается в рамки семейства понгид, а по сочетанию положения на разных графиках заслуживает выделения в отдельный род (относительно современных понгид), либо же он может оказаться крайним вариантом вида, относящегося к одному из более поздних родов австралопитеков. В последнем случае наиболее вероятно его отнесение к роду (или даже виду) восточноафриканских "парантропов". Впрочем, сходство это может быть лишь конвергентным, что доказывается с помощью хронологического анализа находок: в промежутке от 6 до 2,5 миллионов лет аналогичных массивных форм нет; поэтому наиболее вероятно вторичное возникновение схожего комплекса признаков лобной кости у массивных австралопитеков.

Афарские черепа (один из которых является реконструкцией) и черепа южноафриканских грацильных австралопитеков по близости положения могут быть включены в один род. Лобные кости BOU-VP-12/130 и KNM-WT 40000, вероятно, вследствие плохой сохранности и реконструкции, оказываются по разным признакам очень близки либо к понгидам, либо к гоминидам; в целом, они вполне могут представлять крайние варианты одного рода или даже вида (следует принять скорее их разницу за видовое отличие, учитывая датировки). Родовой статус индивида KNM-WT 40000 не может быть уверенно ни подтвержден, ни опровергнут. Пересечения значений комплексов признаков групп восточноафриканских и южноафриканских грацильных австралопитеков нет, хотя оценить реальный размах изменчивости на доступном материале очень трудно. Судя по изменчивости отдельных признаков, по ряду черт (№№9, 29(1), 29(2)) указанные группы не различались, по другим же (№№10, 29, 43, 43(1)) – практически не пересекались. Совокупность этих наблюдений может свидетельствовать о видовых отличиях.

Массивные австралопитеки в целом не больше отличаются от грацильных, чем варианты массивных между собой. Таким образом, нет оснований

разделять австралопитеков на надроды. Внутри группы "парантропы" весьма четко разделяются на восточно- и южноафриканских, причем отличие может быть расценено даже как родовое. Наиболее ранний череп KNM-WT 17000 вполне может быть отнесен к более мелкой разновидности вида более поздних восточноафриканских массивных австралопитеков; по признакам лобной кости нет веских оснований выделять его в отдельный вид.

"Ранние *Homo*" не только не могут быть отнесены к роду *Homo*, но даже, возможно, представляют совокупность представителей разных родов. Значительная вариабельность затрудняет таксономический анализ, поскольку приходится иметь дело с единичными наблюдениями. Часть из "ранних *Homo*" (как ни странно – наиболее поздняя, соответствующая *Homo habilis*) сближается с австралопитековыми, в большей степени грацильными. Индивид Stw 53 вполне может быть классифицирован как южноафриканский грацильный австралопитек; в эту же общность попадают восточноафриканские особи KNM-ER 1813 и ОН 24. Учитывая датировку и географическое положение, можно было бы отнести их к отдельному виду, что, впрочем, морфологически не обосновано. Индивид ОН 24 занимает промежуточное положение, так что его можно также в равной степени отнести и ко второй группе "ранних *Homo*".

Вторая часть "ранних *Homo*" (более древняя, соответствующая *Homo rudolfensis*) значительно сильнее сближается с наиболее примитивными архантропами и вполне может быть объединена с ними в один род и даже вид (тем более, что хронологическая разница между этой частью "ранних *Homo*" и пре-архантропами не очень велика). Вид *rudolfensis* может быть выделен лишь условно.

Череп KNM-ER 1805 занимает неопределенное положение, не исключено, что он заслуживает выделения в отдельный вид или даже род; однако, значительная часть его лобной кости реконструирована, поэтому таксономическое положение данной особи лучше считать неопределенным.

Более поздние гоминоиды наиболее вероятно относятся к одному семейству гоминид. Однако, группа пре-архантропов вкупе с рассмотренной древней

частью "ранних *Homo*" настолько резко отличается от современного человека (в сторону понгид), что вполне заслуживает выделения не только в отдельный род, но, возможно, даже подсемейство. Облако значений более поздних архантропов, несмотря на значительный размах изменчивости, практически не пересекается с облаком значений современного человека, но имеет трансгрессию с пре-архантропами и, более выраженную – с пре-палеоантропами. Степень трансгрессии пре-архантропов и более поздних архантропов довольно мала (как уже говорилось, из-за отсутствия находок в интервале от 1,4 до 1 миллиона лет), так что их можно разделить на родовом уровне.

Последовательность более поздних гоминид настолько постепенная, что крайне трудно определить границу родов, в любом случае она будет условной; разница между группами в реальности не превышает видовой (табл. 11). Границу можно с равной степенью справедливости провести как между пре-архантропами и архантропами, архантропами и пре-палеоантропами, и даже между пре-палеоантропами и палеоантропами. Учитывая изменения тенденций преобразования отдельных признаков и направлений векторов возрастной изменчивости, а также используя существующий пробел в палеонтологической летописи, кажется оправданным относить ранних архантропов уже к новому роду (или даже новому подсемейству).

Таксономическое деление гоминид от ранних архантропов до поздних палеоантропов затруднено постепенностью морфологической эволюции (табл. 11). Однако, видовое отличие архантропов от палеоантропов кажется несомненным; выделение же нового рода вряд ли оправдано, поскольку трансгрессия довольно заметна. Учитывая тенденции эволюции признаков лобной кости, граница между видами должна проходить между поздними архантропами и пре-палеоантропами или, менее вероятно, между ранними и поздними пре-палеоантропами (условно около 200 тысяч лет). Среди вида архантропов можно выделить два подвида – азиатский и афро-европейский. Дальнейшая дифференциация наиболее четко проявляется между ранними и поздними палеоантропами, тогда как ранние палеоантропы все еще чрезвычайно похожи на ранних

пре-палеоантропов. Сравнивая масштабы изменчивости, кажется правильным объединить пре-палеоантропов с ранними палеоантропами в один подвид, а поздних палеоантропов – в другой подвид одного вида.

Отличие поздних палеоантропов и неантропов вряд ли достигает родового уровня (табл. 11). Разница между архантропами и палеоантропами также не превышает подродового уровня. Однако, родовое различие кажется вероятным не только для пары архантропы–неантропы, но и пре-палеоантропы–неантропы. Таким образом, учитывая значительную морфологическую разницу между архантропами и неантропами, правильнее отнести их к разным родам. Палеоантропы в таком случае оказываются в другом роде, чем современный человек; морфологически это неоправданно, однако подчеркивает смену направления вектора изменений признаков при переходе к неантропам. Возможен и иной вариант, с выделением в последнем подсемействе одного рода с тремя подродами – первым для архантропов, вторым для пре-палеоантропов и палеоантропов и третьим для неантропов.

Систематика неантропов оказывается также не очень простой задачей. Наиболее ранние неантропы имеют примерно столь же малую трансгрессию с современными людьми, как и поздние палеоантропы. Проблема заключается в слишком малом числе наблюдений, в многомерные анализы к тому же вошли находки лишь из трех местонахождений (Кро-Маньон, Младеч и Комб-Капелль), женских черепов среди них только три. Впрочем, имеющиеся данные по отдельным измерениям таких черепов (не вошедших в канонический анализ) как Ниа, Мунго 3, Штеттен 1 и 2, Велика Печина подтверждают вывод о значительной однородности размерных характеристик лобной кости населения этого хронологического этапа, даже несмотря на значительный географический размах. Более того, они весьма сходны с наиболее поздними палеоантропами Европы и Ближнего Востока. Однако, уже около 26 тысяч лет назад размах изменчивости верхнепалеолитического населения вырастает до современных значений, хотя тенденция к большей массивности сохраняется, постепенный процесс грацилизации длится вплоть до современности. Таким образом, различие меж-

ду неоантропами древнее и моложе 26 тысяч лет весьма велико и может быть приравнено как минимум к подвиговому. Отнесение более поздних неоантропов к одному виду сомнений не вызывает, выделение поздних верхнепалеолитических людей в отдельный подвид на основании значительной массивности надбровья возможно, но кажется не принципиальным. Стоит подчеркнуть, что отличие поздних верхнепалеолитических людей от современных превосходит расовые различия современного человека (рис. 36).

В итоге получается следующая картина: надсемейство разделяется на три семейства; австралопитековые входят в качестве особого подсемейства в группу понгид и включают часть "ранних *Homo*", три рода равноудалены один от другого; гоминиды разделяются на два подсемейства – первое монотипическое (наиболее древние представители, известные как *Homo rudolfensis* и *Homo ergaster*) и второе с двумя родами или одним (разделяемым на три подрода с тремя видами), включающее гоминид от ранних архантропов до современного человека (табл. 12).

Необходимо подчеркнуть, что приведенная выше классификация построена исключительно на основе признаков лобной кости, а потому не может отражать реальной картины таксономических взаимоотношений внутри надсемейства. Окончательная картина может сложиться только на основе анализа всей доступной морфологической информации.

4.1.1.2. Теменная кость

Как и при рассмотрении эволюции лобной кости, при исследовании эволюции теменной сначала проводился анализ по всему набору признаков, также в двух вариантах – с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2, табл. 13). Все полученные графики принципиально схожи.

Наибольшим таксономическим весом обладают признаки длины и изогнутости теменной кости, меньшее значение имеют передняя и задняя ширина обеих теменных костей (наибольшая ширина лба и затылочная ширина) и длина заднего края теменной кости (табл. 13). Первая каноническая переменная в области больших значений описывает длинные, слегка уплощенные теменные

кости, широкие сзади, причем общая ширина их в задней части относительно высоты увеличивается; передняя ширина абсолютно увеличивается, но относительно уменьшается. Вторая каноническая переменная в области больших значений описывает очень выпуклые теменные кости с относительно узким затылком, большой высотой и широким лбом.

Второй вариант анализа включал минимальное количество признаков, описывающих только общую форму одной теменной кости (табл. 14). Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (2.1), без них (2.2) и с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Таксономическая ценность признаков во втором варианте анализа приблизительно одинаковая. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает большую теменную кость с некоторым преобладанием длины заднего края и относительно слегка уплощенную. Вторая каноническая переменная в области больших значений описывает очень выпуклую теменную кость. В анализе, включающем только гоминид последних 400 тысяч лет (2.3), ценность признаков несколько иная, но в целом схожая: первая переменная описывает увеличение длины теменной кости с уменьшением ее выпуклости и увеличением длины заднего края; вторая – увеличение выпуклости и размеров кости.

На графиках (рис. 37-53) первый фактор разделяет основные таксономические подразделения надсемейства, тогда как второй дифференцирует группы внутри семейств. Из человекообразных обезьян гиббоны отделены наиболее резко, что, несомненно, вызвано малыми размерами. Орангутаны, гориллы и шимпанзе, хотя и несколько отличаются по средним значениям, все же чрезвычайно схожи друг с другом по форме кости; облака их значений сильно пересекаются.

Австралопитековые в целом примыкают к понгидам, хотя область трансгрессии их значений и невелика; различие заключается в значительно большей выпуклости теменной кости при ненамного больших абсолютных размерах у

австралопитековых. Между австралопитековыми и позднейшими гоминидами имеется резкий разрыв. По относительному расположению к более поздним "эугоминид" австралопитековых и понгид можно рассматривать как сестринские группы с приблизительно равной степенью специализации.

Наиболее древний череп ТМ 266-01-060-1 наиболее сближается с шимпанзе и попадает на край распределения южноафриканских массивных австралопитеков. Среди грацильных австралопитеков практически невозможно различить географические или хронологические группы (индивид KNM-WT 40000 отличается от афарских австралопитеков большей выпуклостью теменной кости, хотя, вероятнее, это вызвано значительной деформацией). Кроме того, их размах изменчивости полностью перекрывает размах восточноафриканских "парантропов". Общая вариабельность грацильных австралопитеков приблизительно соответствует размаху изменчивости современных понгид и современного человека; имеющиеся различия вполне могут быть объяснены индивидуальными колебаниями в величинах признаков.

Массивные австралопитеки, в отличие от грацильных, достаточно четко разделяются на южно- и восточноафриканских. Наиболее древний "парантроп" KNM-WT 17000 занимает промежуточное положение между двумя более поздними географическими группами и, таким образом, может считаться предковым вариантом для них обеих. Восточноафриканские "парантропы" превосходят южноафриканских по абсолютным размерам теменной кости (особенно — ширине затылка) и степени ее выпуклости. В то время как восточноафриканские формы практически неотличимы от грацильных австралопитеков, южноафриканские значительно ближе к современным понгидам.

"Ранние *Homo*" четко разделяются на две или три группы: индивид KNM-ER 1813 сближается с мелкими грацильными австралопитеками и восточноафриканскими массивными австралопитеками, находки ОН 24 и KNM-ER 1805 — с теми же группами, отличаясь более крупными размерами и менее выпуклой теменной костью; наконец, более древние ОН 7 и KNM-ER 1470 могут быть объединены с пре-архантропами. В принципе, всех исследованных "ранних *Homo*"

можно рассматривать как представителей одного вида, вариабельность которого не превышает изменчивости понгид и современного человека, однако в таком случае три из пяти находок являются резко уклоняющимися индивидами.

Гоминиды от пре-архантропов до современного человека выстраиваются во вполне последовательный ряд. Степень трансгрессии между последовательными хронологическими группами гоминид примерно пропорциональна уменьшению самих временных интервалов.

Пре-архантропы отличаются от ранних архантропов меньшими размерами и, возможно, несколько большей выпуклостью теменной кости. Олдувайский череп ОН 9, возможно, является наиболее прогрессивным из пре-архантропов.

Из всех ранних архантропов наиболее приближаются к более поздним гоминидам черепа из Чепрано и Питекантроп VIII, отличающийся более плоской теменной костью. Остальные яванские Питекантропы весьма архаичны. Брокен Хилл занимает промежуточное положение между ранними архантропами и наиболее массивными поздними архантропами и пре-палеоантропами. В группе поздних архантропов наиболее архаичны гоминиды Атлантроп IV, Синантропы, Лонтандун (Гексьян) и Бодо. Напротив, европейские Петралона и Араго XXI входят в размах изменчивости пре-палеоантропов. Схожие между собой особи из Нгандонга и Самбунгмачана гораздо более архаичны, чем более древние европейские пре-палеоантропы (Атапуэрка (Сима де лос Уэсос), Штейнгейм, Сванскомб; рис. 37, 40, 43, 46). Более поздние Рейлинген и Эрингсдорф IX связывают пре-палеоантропов и палеоантропов. Из африканских пре-палеоантропов наименьшими размерами (наибольшей архаичностью?) выделяется Синга; напротив, Омо I оказывается на обратном конце распределения. Впрочем, размер пределов изменчивости не превышает такового у современного человека. Лишь немного более поздний Джебел Ирхунд I, подобно Синге, может представлять некрупный вариант той же таксономической общности.

Из ранних палеоантропов резко уклоняется в сторону более архаичных форм Саккопасторе I. Остальные – Фонтешевад, Схул IX, Джебел Кафзех 6 и 9,

вполне могли бы представлять одну популяцию; череп Кафзех 6, кроме того, оказывается полностью идентичен современному человеку (рис. 49-51). Ближневосточные Схул IV и V могут быть равно расценены как ранние или поздние палеоантропы, а также как верхнепалеолитические неоантропы, однако попадают лишь на самый край распределения современных людей. С другой стороны, они не ближе к европейским неандертальцам, чем к современным людям. Включение их в обобщенную группу палеоантропов опирается на существование столь же древних форм с более сапиентной формой теменной кости – Кафзех 6, Табун I и Шанидар I; стоит отметить, что все эти формы происходят с территории Ближнего Востока и Передней Азии.

Поздние палеоантропы являются консолидированной группой с несколько уменьшенным размахом изменчивости. Европейские неандертальцы практически не имеют трансгрессии с современными людьми, кроме молодой особи Мустье I. Ближневосточный Амуд I неотличим от европейских неандертальцев. Табун I резко отдален от остальных палеоантропов, близок к Кафзеху 6 и средней современных людей. Также, сильно удален от остальных палеоантропов череп Шанидар I, попадающий на край распределения современных людей.

Верхнепалеолитические неоантропы представляются переходной группой от палеоантропов к неоантропам (рис. 52-53). Более того, судя по строению теменной кости, они вполне могут быть потомками даже европейских неандертальцев. Кроманьонцы, жившие ранее 30 тысяч лет назад, отличаются от позднейших неоантропов в той же степени, что и от палеоантропов. Наибольшими размерами теменной кости и максимальной ее изогнутостью, что можно расценить как специализацию, отличаются черепа из Кро-Маньона и Младеча, а также (из более поздних неоантропов) Оберкассель 1, Энгис 1, Барма-Гранде V, Грот Детей II и Кубул Крик 50.76. Изредка столь крупные значения указанных признаков обнаруживаются и у отдельных индивидов голоценовой эпохи. В среднем размеры теменной кости верхнепалеолитического населения заметно превосходили таковые современных людей.

Эволюционные тенденции преобразования признаков теменной кости

Основной тенденцией в эволюции признаков теменной кости было увеличение ее размеров, однако выявляются и эпизоды уменьшения. Кроме того, разные признаки изменялись неравномерно, что приводило к изменению формы кости (рис. 54-57).

Австралопитековые обладали теменной костью, в целом очень схожей с таковой современных понгид, но несколько длиннее и более изогнутой. В группе австралопитековых выделяется группа южноафриканских "парантропов", характеризующихся малыми размерами теменной кости в задней части и слабой продольной выпуклостью.

Большинство "ранних *Homo*" слабо отличаются от австралопитековых, но в это время, видимо, происходило увеличение размеров задней части теменной кости. Качественным скачком стало появление той части "ранних *Homo*", чей характерный комплекс признаков, видимо, стал основой для возникновения пре-архантропов. С этого момента период относительной стабильности размеров теменной кости завершился и начался активный ее рост.

Теменная кость в ряду пре-архантропы – современные люди сначала увеличивалась в абсолютных размерах до палеоантропов и верхнего палеолита (верхнепалеолитические неантропы, с одной стороны, отличаются от палеоантропов несколько меньшим значением медианы размеров теменной кости, но, с другой, включают отдельных индивидов, резко превосходящих всех остальных гоминид), затем стала уменьшаться. Хорда и дуга теменной кости росли значительно быстрее, чем длина заднего края кости и, тем более, ширина затылка. В самом конце верхнего палеолита началось уменьшение длины кости.

Степень выпуклости теменной кости не отличается у пре-архантропов и ранних архантропов, в последующем она постепенно увеличивалась; в эволюции ее значений выявляется несколько этапов стабильности и ускорения увеличения. Выпуклость заметно увеличивалась в промежутке времени от 1000 до 400 тысяч лет (не исключено, что в этом промежутке было несколько моментов ускорения, перемежаемых эпохами стабильности значений), около 130-100 ты-

сяч лет назад и в самом конце верхнего палеолита (около 13-10 тысяч лет назад). Увеличение выпуклости теменной кости у архантропов и ранних палеоантропов обусловлено преимущественным ростом дуги по сравнению с хордой. В конце верхнего палеолита, напротив, оба размера уменьшаются, но скорость этого процесса для хорды превосходит скорость для дуги, отчего выпуклость продолжает увеличиваться.

Возможно также, что дважды происходило уменьшение степени выпуклости теменной кости: от пре-архантропов к ранним архантропам и от ранних пре-палеоантропов к поздним (рис. 54, 55).

Теменно-затылочная хорда наиболее активно увеличивалась с появлением "ранних *Homo*" и далее – примерно до ранних архантропов; далее последовал огромный промежуток крайне медленного постепенного роста (возможно, было несколько периодов слабого ускорения, например, 800 и 400 тысяч лет назад), несколько ускорившегося лишь около 200-150 тысяч лет назад. Приблизительно 60-50 тысяч лет назад началось медленное уменьшение размера, 30 тысяч – увеличение, а около 5 тысяч – вновь уменьшение (рис. 56). Впрочем, последнее выявляемое изменение тенденции может быть статистическим артефактом, связанным с составом выборки. Таким образом, теменно-затылочная хорда является исключением из общей совокупности рассмотренных признаков, которые около 30 тысяч лет назад начали уменьшаться. Как можно будет видеть далее, такое своеобразие данного параметра привело к увеличению высоты черепа в конце верхнего палеолита.

Ширина затылка, как и предыдущие признаки, после долгого периода стабильности значений у австралопитековых начала активно увеличиваться у "ранних *Homo*" и пре-архантропов, максимум значений был достигнут ранними архантропами, после чего размер несколько уменьшился; в дальнейшем, до 100 тысяч лет назад, величина сохранялась практически неизменной. Можно отметить, что на черепах Синга, Элие Спрингс, Джебел Кафзех 6, Схул IV и V затылок был столь же широким, как у синхронных европейских находок, а черепа из Ньярассы (1935 и 1938 гг.) и Схул VI соответствуют намного более архаичным

гоминидам. У поздних палеоантропов размер, возможно, вновь начал увеличиваться. Между палеоантропами и ранними неантропами существует значительная разница значений ширины затылка, поскольку у неантропов они были сравнительно меньшими и далее продолжали уменьшаться до 25-30 тысяч лет назад, когда признак стабилизировался (рис. 57). Поскольку во временном промежутке от 35 до 30 тысяч лет ширина затылка уменьшалась, а теменно-затылочная хорда увеличивалась, увеличивалась высота мозговой коробки.

Как и при рассмотрении эволюции лобной кости, суммарную изменчивость теменной кости можно описать, отмечая смены направлений эволюции комплекса признаков. Вектор от австралопитеков через "ранних *Homo*" и преархантропов к ранним архантропам почти прямой (увеличение размеров с уменьшением выпуклости). Между ранними и поздними архантропами вектор резко сменился: изменение абсолютных размеров уступило место заметному повышению продольной выпуклости теменной кости, кроме того, увеличилась высота задней части теменной кости относительно ширины. У пре-палеоантропов и ранних палеоантропов форма кости сохранялась почти той же, что и у поздних архантропов, скорость увеличения размеров сохранялась. В целом этап от поздних архантропов до ранних палеоантропов можно охарактеризовать как стабильный. Приблизительно во время существования ранних пре-палеоантропов начались новые сдвиги, размеры и выпуклость кости опять начали увеличиваться; сначала выросла высота задней части, потом степень выпуклости, затем ширина затылка. Сравнительно быстро – во время существования поздних палеоантропов – вектор изменений опять поменялся, причем теперь кардинально: абсолютные размеры начали в среднем уменьшаться, но степень изогнутости продолжала расти. Очередной период стабилизации наступил около 26-30 тысяч лет назад; дальнейшие колебания незначительны и вполне могут быть следствием неоднородности выборки.

Таксономическое значение признаков теменной кости

Четкое разделение современных представителей гоминоидов на три облака значений, соответствующих трем семействам вызвано почти исключительно

разницей в абсолютных размерах. Три рода понгид значительно трансгрессируют, что указывает на таксономическую ценность признаков теменной кости при разделении таксонов выше рода.

Австралопитековые могут быть отнесены к семейству понгид, поскольку между ними нет хиатуса, но малая степень трансгрессии облаков значений дает основания выделить австралопитековых в отдельное подсемейство. Как уже говорилось, на имеющемся материале невозможно достоверно выделить внутри группы австралопитековых более трех групп. Череп ТМ 266-01-060-1, образующий первую из них, по комплексу признаков мог бы быть объединен с группой южноафриканских массивных австралопитеков, чему, однако, препятствует очевидный временной разрыв и полное отсутствие хронологически промежуточных, но морфологически схожих форм. Учитывая это, находку из Чада правильнее отнести к наиболее архаичному роду. Вторая группа включает как всех грацильных, так и восточноафриканских массивных австралопитеков. На основании исследованных размеров теменной кости все эти варианты не отличаются один от другого. Наконец, последняя, наиболее поздняя, группа – южноафриканских "парантропов" – почти не трансгрессирует с остальными австралопитековыми. Учитывая сильное пересечение облаков значений разных родов понгид, можно выделить указанных австралопитеков в отдельный род.

"Ранние *Homo*", как и при рассмотрении эволюции лобной кости, обнаруживают разнородность. Размах имеющихся данных формально не противоречит возможности объединения всех рассмотренных находок в один вид, но обнаружение резко уклоняющихся вариантов в трех из пяти случаев маловероятно. Наиболее различаются по комплексу признаков черепа KNM-ER 1813 и KNM-ER 1470. Первый (а также, видимо, череп ОН 13) вполне может быть отнесен к сборному виду австралопитеков. Черепа KNM-ER 1805 и ОН 24, а также, видимо, Stw 53 оказываются на краю распределения австралопитековых. Находки KNM-ER 1470 и ОН 7 неотличимы от пре-архантропов. Однако, при рассмотрении вариаций отдельных признаков обнаруживается куда более смешанная картина. По некоторым признакам (длины и дуги теменной кости) ука-

занная последовательность не выдерживается и череп KNM-ER 1813 оказывается прогрессивнее, чем KNM-ER 1470 и другие "ранние *Homo*". В случае признания независимости группы она заслуживает статуса отдельного рода, хотя и возникают сложности с его названием. Как было показано выше, наиболее правильным кажется термин *Prezinjanthropus*. Стоит подчеркнуть значительное сходство теменных костей ОН 7 и KNM-ER 1470 и их противопоставленные грацильным формам; этот факт подтверждает точку зрения авторов описания гоминида ОН 65 (Blumenschine et al., 2003) о разделении "ранних *Homo*" на массивную прогрессивную и грацильную австралопитекоподобную группы.

Эволюционный ряд от пре-архантропов до современного человека, как уже отмечалось, почти непрерывный, отчего установление таксономических границ будет заведомо условным (табл. 15). Можно проводить их, учитывая отмеченные "повороты" эволюции и периоды долгой стабильности признаков. При таком подходе намечаются три основных границы: между ранними и поздними архантропами, между ранними и поздними палеоантропами и между последними и неоантропами. Разница между архантропами и современным человеком столь же существенна, как между понгидами и австралопитековыми, а значит, может быть описана как уровень подсемейства. Пре-палеоантропы и палеоантропы являются промежуточной группой относительно архантропов и неоантропов, но все же ближе к архантропам. Поздние палеоантропы оказываются отделены от неоантропов границей рода и даже подсемейства, но в реальности могут объединяться с верхнепалеолитическими людьми в один вид. Люди начала верхнего палеолита, напротив, отличаются от современных людей настолько, что их можно выделить в отдельный вид или даже род. Однако, различие касается только абсолютных размеров, а разница между людьми начала и конца верхнего палеолита далеко не так разительна, почему логично определить их лишь как подвид современного человека.

Наиболее простой схемой с учетом вышеизложенных фактов оказывается следующая: австралопитековые включаются в семейство понгид на правах отдельного подсемейства, включающего как минимум три монотипических рода;

"ранние *Homo*" либо представляют два отдельных таксона (один – в составе австралопитековых, другой объединяется с пре-архантропами), либо могут выделены в отдельный род или вид, промежуточный между австралопитеками и архантропами; собственно гоминиды разделяются на два подсемейства, первое из которых включает два рода с четырьмя видами, а второе – один вид с двумя подвидами (табл. 16). Необходимо подчеркнуть, что, в отличие от систематической схемы, построенной на основе признаков лобной кости, в схеме по теменной кости граница между таксонами *erectus* и *heidelbergensis* проходит 800 тысяч лет назад.

4.1.1.3. Затылочная кость

Рассмотрение эволюционной изменчивости затылочной кости можно начать с анализа всего набора признаков, с включением всех наблюдений (1.1) и, отдельно, без понгид (1.2, табл. 17). Поскольку первые две канонические переменные описывают сравнительно небольшой процент общей изменчивости, рассчитывалась и третья переменная.

Наиболее значимыми признаками оказываются те, которые отражают взаимное положение точек "инион" и "опистокранион"; наименьшее значение имеют признаки ширины кости и размеров затылочного отверстия. В анализе с включением понгид первая каноническая переменная в области больших значений описывает затылочную кость с сильно выраженным затылочным бугром, вследствие чего расстояние между точками "инион" и "опистокранион" оказывается очень большим. Вторая каноническая переменная в области больших значений также описывает сильное выступание затылочного бугра, большую абсолютную и относительную ширину затылочной кости с широким затылочным отверстием и низко расположенными астрионами. Третья каноническая переменная в области больших значений вновь описывает сильно преломленную широкую затылочную кость, но с высоко расположенными астрионами и узким затылочным отверстием.

В варианте анализа с исключением понгид нагрузки признаков оказались несколько иными, но принципиально схожими.

Поскольку канонический анализ, проведенный по полному набору признаков, позволяет оценить прежде всего вариации сагиттального профиля затылочной кости, был проведен новый анализ (табл. 18). Анализ проводился в трех вариантах: с включением человекообразных обезьян (2.1), без них (2.2) и только с включением пре-палеоантропов и более поздних гоминид (2.3).

Наибольшую таксономическую ценность имеют признаки положения точки "инион" и ширины кости. Первая каноническая переменная описывает затылочную кость с высоко расположенным инионом, выпуклую и широкую (абсолютно и относительно). Вторая каноническая переменная описывает, напротив, слабо изогнутую узкую затылочную кость с низко расположенным инионом. Варианты с включением разных групп гоминоидов по нагрузке на признаки отличаются несущественно.

Для исследования эволюции общей формы затылочной кости был проведен еще один вариант анализа, лишь по четырем признакам, также по трем наборам наблюдений (3.1, 3.2 и 3.3, табл. 19).

Наибольшую значимость имеют признаки ширины кости и ее длины, меньшую – теменно-затылочная хорда и дуга затылочной кости. Первая каноническая переменная описывает широкую и выпуклую кость; вторая, напротив, узкую и уплощенную.

Три проведенных анализа заметно различаются по степени дифференциации групп гоминоидов. В первом варианте анализа разделяются в первую очередь взрослые гориллы с примкнувшим к ним черепом ТМ 266-01-060-1 и остальные гоминоиды (рис. 58-65); это обусловлено крайним развитием затылочного рельефа у горилл и австралопитека из Чада. Сходство отмечается также и в отношении ориентации этого рельефа (Wolpoff et al., 2002).

Во вторую очередь, разделяются понгиды с австралопитековыми с одной стороны и гоминиды – с другой (рис. 62-63), хотя хиатуса между этими общностями не обнаруживается, что говорит о малой диагностической ценности комплекса вошедших в анализ признаков. Грацильные австралопитеки достаточно

четко разделяются на более примитивных южноафриканских и прогрессивных хадарских; индивид KNM-WT 40000 может относиться и к той и к другой группе.

Массивные австралопитеки, с одной стороны, значительно трансgressируют с грацильными, с другой – разделяются на примитивных южноафриканских и прогрессивных восточноафриканских. Показательно, что наиболее древний череп KNM-WT 17000 оказывается носителем промежуточного комплекса признаков между этими двумя общностями и, таким образом, может рассцениваться как предковый для них обеих. Среди восточноафриканских массивных древние KNM-ER 2602 и KNM-ER 13750, а также ОН 5, оказываются близки как к KNM-WT 17000, так и к более поздним; отчетливая эволюционная тенденция изменения признаков не выявляется.

В целом, общую дифференциацию австралопитековых значительно правильнее описать как разделение по географическому принципу, на южно- и восточноафриканских, чем по какому-либо еще.

Из представителей "ранних *Homo*" череп KNM-ER 1813 оказывается сближающимся с наиболее мелкими австралопитеками; KNM-ER 1805 и ОН 24 на противоположном конце распределения австралопитековых, а KNM-ER 1470 – даже в пределах распределения современных людей. Очень показательно, что пре-архантропы, а не "ранние *Homo*", оказываются "промежуточным звеном" между австралопитековыми и "эугомининами". Более поздние гоминиды представляют собой сравнительно плавную последовательность вплоть до современного человека. Из них наиболее выделяются архантропы, а также отдельные представители остальных стадий. Стоит отметить, что сочетание значений второй и третьей канонических переменных надежно отделяет архантропов от всех неоантропов, а пре-палеоантропов – от верхнепалеолитических людей. Ранние и поздние палеоантропы не различаются между собой, довольно существенно схожи с верхнепалеолитическими людьми, а степень их трансgressии с современными людьми минимальна. Особенно примечательно, что многие верхнепа-

леолитические неоантропы отличаются от современных людей не меньше, чем более древние гоминиды.

Второй и третий варианты анализа, проведенные по сокращенным наборам признаков, дали несколько отличающиеся от первого варианта результаты (рис. 66-79). В третьем варианте разные таксономические и хронологические группы дифференцировались наилучшим образом; в остальном он очень напоминает второй вариант, почему правильнее рассмотреть их вместе.

Три семейства гоминоидов четко разделены между собой. Три рода понгид проявляют некоторую степень трансгрессии, но достаточно небольшую. Австралопитековые оказываются полностью в рамках распределения значений человекообразных обезьян. Среди них, как и в первом варианте анализа, резко выделяется череп ТМ 266-01-060-1, а также череп массивного австралопитека SK 46 (что, возможно, связано с сильной его деформацией и недостаточно верной реконструкцией). Остальные австралопитековые дифференцированы не очень четко, однако можно отметить тенденцию приближения к более поздним гоминидам в отношении афарских австралопитеков сравнительно с южноафриканскими грацильными и восточноафриканских массивных в сравнении с южноафриканскими массивными, а также грацильных в целом в сравнении с массивными. Череп KNM-WT 40000 заметно уклоняется от остальных австралопитековых, что, очевидно, связано с сильной деформацией его затылочной области. Древнейший массивный австралопитек KNM-WT 17000 занимает несколько обособленное положение, но в пределах вариаций других "парантропов".

"Ранние *Homo*", как и в первом варианте анализа, проявляют гетерогенность: KNM-ER 1813 сближается с наиболее мелкими австралопитеками; KNM-ER 1805 и OH 24 занимают промежуточное положение между австралопитековыми и "эугоминидами", а KNM-ER 1470 попадает в пределы вариаций современного человека, что можно рассматривать как конвергенцию. Существенным отличием комплекса признаков затылочной кости в сравнении с комплексами лобной и теменной костей оказывается четкое разграничение "ранних *Homo*" и пре-архантропов. Пре-архантропы, в свою очередь, разделяются на две группы-

ровки: Дманиси с KNM-WT 15000 и KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 с ОН 9. Различие, впрочем, обусловлено скорее возрастными вариациями, чем таксономическими.

Ранние архантропы оказываются обладателями наиболее преломленного затылка из всех "эугоминид". Поздние архантропы (Араго XXI, Петралона, Синантропы и другие) в среднем несколько уступают им в этом отношении и, с другой стороны, почти неотличимы от пре-палеоантропов (Вертешселлеш, Рейлинген, Эрингсдорф IX, Сванскомб и другие). Среди последних наиболее архаично выглядят Атапуэрка SH 4 и Ньярасса 1935 г., а в наибольшей степени сближаются с современным человеком Штейнгейм, Омо I, Нгалоба LH 18 и Атапуэрка SH 6 и Occipitale IV. Палеоантропы, как ранние так и поздние, также сложно отличимы от поздних архантропов и пре-палеоантропов, поскольку пределы размахов изменчивости этих групп достаточно сходны. Однако, резкое различие между ранними и поздними палеоантропами заключается в большой ширине затылка у последних. Из палеоантропов наиболее сближаются с современными людьми Схул IX и Кафзех 9, тогда как Схул V, Джебел Кафзех 6 и, тем более, Схул IV оказываются столь же архаичны, как и "классические" европейские неандертальцы.

Верхнепалеолитическое население в целом очень схоже с современным, хотя отдельные индивиды демонстрируют значительную архаичность, уклоняясь в сторону древних гоминид по признакам преломленности затылка. Тенденция отличия затылочной кости людей верхнего палеолита от таковой палеоантропов заключается в намного большей относительной длине и меньшей ширине, а от затылочной кости современных людей – в больших абсолютных размерах и несколько большей относительной длине. В отличие от комплексов признаков лобной и теменной костей, ранневерхнепалеолитические люди не проявляют какой-либо исключительности по сравнению с более поздними.

Эволюционные тенденции преобразования признаков затылочной кости

Эволюция ширины затылка и теменно-затылочной хорды была рассмотрена выше. Длина затылочной кости в группе австралопитековых была почти

равна таковой у современных понгид и почти не менялась на протяжении нескольких миллионов лет (рис. 80). Наиболее прогрессивными кажутся восточноафриканские грацильные австралопитеки. У "ранних *Homo*" длина резко увеличилась; значения, достигнутые у пре-архантропов, сохранялись практически неизменными и у ранних архантропов; у поздних архантропов вновь началось медленное увеличение длины кости, которое продолжалось до ранних палеоантропов, после чего длина несколько уменьшилась. Исключением из этой тенденции являются гоминиды из Нгандонга, обладающие сравнительно небольшой длиной кости. Большой разницы между самыми поздними палеоантропами и самыми ранними неантропами нет; в продолжение эпохи верхнего палеолита длина затылочной кости постепенно увеличивалась, а с мезолита началось уменьшение.

Дуга затылочной кости среди австралопитековых также была стабильной величиной; у "ранних *Homo*" ее увеличение было не столь заметным, как увеличение хорды. Последующие изменения дуги повторяли изменения хорды, но с несколько иными темпами, отчего изменялась степень преломленности затылочной кости. Однако в верхнем палеолите, когда длина увеличивалась, величина дуги в среднем уменьшалась или оставалась постоянной (рис. 81).

Эволюцию признаков затылочной кости гоминид можно представить в виде ряда последовательных этапов стабильности и изменения. Австралопитековые отличаются от современных понгид несколько большими размерами затылочной кости и в целом очень однородны. Исключением является лишь наиболее древний череп ТМ 266-01-060-1, обладающий крайне выраженным затылочным рельефом. Группа в целом, учитывая продолжительность ее существования, необычайно стабильна во времени; грацильные австралопитеки выглядят несколько более прогрессивными (в основном по относительной ширине кости), но основная дифференциация может быть проведена по географическому параметру: южноафриканские формы более архаичны, восточноафриканские — более прогрессивны (по степени преломленности затылка). Таким образом, эволюционная изменчивость затылочной кости может быть привлечена в каче-

стве доказательства независимого происхождения южных и северных "парантропов" и возникновения линии "эугоминид" от восточноафриканских грацильных австралопитеков.

Период стабильности закончился с появлением "ранних *Homo*", однако относительная ширина затылка и длина кости увеличивались быстрее, чем степень преломленности. Последний комплекс признаков заметно изменился лишь у пре-архантропов. В целом этап от возникновения "ранних *Homo*" до ранних архантропов характеризуется чрезвычайно быстрыми темпами увеличения размеров затылочной кости, ее преломленности и относительного расширения (рис. 82). Ранние архантропы обладают максимальными значениями этих признаков. В последующем темпы увеличения размеров заметно снизились, причем преломленность затылка несколько уменьшилась (рис. 82). Этот момент можно определить как новый "поворот" эволюции затылочной кости. В дальнейшем происходило медленное увеличение размеров с постепенным уменьшением преломленности затылка до ранних палеоантропов. У поздних палеоантропов заметно уменьшилась преломленность затылка, но резко увеличилась относительная ширина. Новый этап относительной стабильности комплекса признаков затылочной кости наступил с началом верхнего палеолита. Затылочная кость стала заметно уже, длиннее, а затылочная область в целом выше. В отличие от признаков лобной и теменной костей, резкой разницы между наиболее ранними неантропами и поздними не обнаруживается, размеры затылочной кости на этом этапе менялись весьма умеренно, причем преимущественно в сторону увеличения.

Таксономическое значение признаков затылочной кости

Диагностическая значимость признаков затылочной кости выглядит большей, чем таковая теменной. Представители трех семейств гоминоидов надежно различаются; представители трех родов понгид также занимают собственные области распределения на графиках, хотя и имеют взаимные зоны трансгрессии.

Австралопитековые в целом полностью соответствуют понгидному типу и заметно удалены от "эугоминид". Равная удаленность от африканских понгид и от орангутанов может быть расценена как признак самостоятельности подсемейства австралопитецин. Череп TM 266-01-060-1 уклоняется настолько резко, что может быть определен как представитель собственного подсемейства, более примитивного, чем австралопитековые; против такого определения может быть выдвинут аргумент, что сохранность находки достаточно плохая, что могло заметно отразиться на качестве измерений (Brunet, 2002), однако намного сильнее деформированный череп KNM-WT 40000 уклоняется от других австралопитеков значительно меньше (см. также: White, 2003). Внутри группы остальных австралопитековых по разным комплексам признаков выделяются либо группы восточно- и южноафриканская, либо грацильная и массивная, причем первое деление в ряде анализов проявляется отчетливее. Череп KNM-WT 40000, очевидно, в силу деформации, уклоняется, но может быть условно включен в группу восточноафриканских грацильных австралопитеков, которая оказывается наиболее прогрессивной. Восточно- и южноафриканские грацильные австралопитеки различаются достаточно четко, однако крайне малое число наблюдений в первой группе заставляет делать очень осторожные выводы; различия могут оказаться не больше подвидовых или даже видовых. Череп KNM-WT 17000 отчетливо сближается с позднейшими восточноафриканскими "парантропами" и, если его специфика и может быть отмечена, то не более чем на подвидовом уровне. Южноафриканские "парантропы" отличаются от восточноафриканских не по всем комплексам признаков, наиболее уклоняющийся череп SK 46 сильно деформирован; не исключено, что различия двух географических групп не превышают подвидовых или даже меньше. В целом, разделение австралопитековых на отдельные роды затруднено, хотя, возможно, и оправдано; при отсутствии достаточного количества данных можно определить выделяющиеся группы как подроды.

"Ранние *Homo*" по разным комплексам признаков оказываются ближе то к австралопитекам, то к пре-архантропам; чаще наблюдается, впрочем, уклоне-

ние к первой из этих групп. Среди "ранних *Homo*" имеются находки, определяющие крайние точки размаха изменчивости: ОН 13, KNM-ER 1813 и SK 80/846/847 в области минимума и ОН 7 и KNM-ER 1470 – в области максимума. Не исключена возможность отнесения их к двум разным видам, но общий размах изменчивости не превышает такового человекообразных обезьян или человека. Промежуточное положение группы затрудняет отнесение ее к австралопитековым или "эугоминидам". По большому количеству признаков "ранние *Homo*" должны быть приравнены к австралопитековым; с другой стороны, они принципиально отличаются сменой эволюционной тенденции: австралопитеки были морфологически очень стабильной общностью, а "ранние *Homo*" быстро эволюционировали в сторону увеличения размеров затылочной кости. Впрочем, поскольку вектор эволюционных изменений не является таксономическим критерием, предпочтение стоит отдать морфологии. Специфичность группы кажется достаточной для выделения отдельного рода; как и в случае с теменной костью, названием может служить *Prezinjanthropus*.

Пре-архантропы отличны от "ранних *Homo*" и намного сильнее сближаются с более поздними архантропами (табл. 20). Выделение пре-архантропов в отдельное подсемейство, как это было в случаях с лобной и теменной костями, выглядит неоправданным, поскольку трансгрессия с позднейшими гоминидами достаточно велика. Однако, нельзя пренебречь и принципиальным отличием размеров, формы и тенденций развития затылочной кости пре-архантропов. Отбор на увеличение преломленности затылка сменился на обратную тенденцию (при продолжавшемся увеличении абсолютных размеров) приблизительно с появлением поздних архантропов. Ранние архантропы отличаются от пре-архантропов и поздних архантропов примерно в равной степени (с учетом неодинакового временного разрыва между группами).

Различия между более поздними группами не превышают подродового уровня (табл. 20). Обращает на себя внимание несколько уклоняющаяся морфология поздних яванских гоминид из Нгандонга и особое положение ранних палеоантропов, более сближающихся с современным человеком, чем поздние

палеоантропы. Границы между таксонами, особенно крупного ранга, оказываются неизбежно условными; лучшей выглядит схема с выделением в семействе гоминид двух родов; первый включает два вида, соответствующие преархантропам и ранним архантропам; второй делится на два подрода, архаичный из которых включает виды поздних архантропов и пре-палеоантропов (с двумя географическими подвидами), а прогрессивный – виды ранних палеоантропов, поздних палеоантропов и неоантропов (табл. 21). Неоантропы не могут быть достоверно разделены на отдельные таксоны.

4.1.1.4. Височная кость

Височная кость обладает весьма сложной конфигурацией и, кроме того, ее строение во многом связано с развитием лицевого скелета. Первый вариант анализа признаков височной кости включил все признаки, среди которых длина скулового отростка относится в большей степени к висцерокраниуму. Анализ был проведен с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2, табл. 22).

Наибольшей ценностью обладают признаки длины височной кости, наименьшей – высоты чешуи и размеров сосцевидного отростка. Значимость признаков оказывается пропорциональной абсолютной величине размеров. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает длинную височную кость с крупным скуловым отростком, маленькими чешуйчатой частью и сосцевидным отростком. Вторая переменная описывает также длинную кость с коротким скуловым отростком с массивным основанием, широким и коротким сосцевидным отростком, а также с высокой короткой чешуйчатой частью.

Во втором варианте анализа рассматривались только признаки общей формы височной кости (табл. 23). Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (2.1), без них (2.2) и, наконец, с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Общая сравнительная значимость признаков сходна с таковой в первом варианте анализа (табл. 23). Первая каноническая переменная в области больших значений описывает длинную височную кость с короткой чешуйчатой ча-

стью. Значение второй переменной различается в трех случаях с разными наборами наблюдений: в первом (с человекообразными обезьянами) она описывает височную кость с длинной чешуей и большим основанием скулового отростка; во втором случае (без обезьян) – вытянутую кость с большим основанием скулового отростка и длинной низкой чешуей; в третьем случае (гоминиды не древнее 400 тысяч лет) – довольно крупную кость с очень длинной и низкой чешуей.

Первый вариант анализа оказывается более ценным в таксономическом плане. Оба варианта лучшим образом расшифровываются путем применения временной шкалы (рис. 83-95). Облака значений разных видов современных гоминоидов почти не пересекаются между собой, однако широко трансгрессируют со значениями ископаемых гоминид. Таким образом, форма височной кости достаточно специфична для современных видов, что позволяет пользоваться ей для выявления различий ископаемых таксонов.

Австралопитековые представляются достаточно разнообразной группой. Древнейший череп TM 266-01-060-1 близок, с одной стороны, к крупным шимпанзе, с другой – к грацильным австралопитекам. Последние четко разделяются на южноафриканских и хадарских, тогда как восточноафриканский череп KNM-WT 40000 ближе к южноафриканским. Грацильные австралопитеки Южной Африки и KNM-WT 40000 обладали сравнительно маленькой височной костью с относительно большой чешуйчатой частью, небольшим скуловым отростком и низким сосцевидным отростком (KNM-WT 40001), сближаясь с шимпанзе. Однако, австралопитеки Ломекви – KNM-WT 40000 и 40001 – отличаются от южноафриканских и сближаются с хадарскими большими размерами основания скулового отростка. Хадарские австралопитеки характеризовались крупной костью с относительно небольшой чешуей, массивным скуловым отростком и высоким сосцевидным отростком, последний комплекс больше отличается от характерного для современного человека и может быть специализированным.

Древнейший "парантроп" KNM-WT 17000 близок к хадарским австралопитекам, но его чешуйчатая часть заметно меньше. Известно, что этот австралопитек обладал своеобразной конфигурацией жевательной мускулатуры (обусловленной сочетанием сильного выступления лицевой части с гипертрофированным челюстным аппаратом), что отразилось на форме и положении сагиттального гребня и чешуйчатого шва (Rak et Kimbel, 1991). Позднейшие массивные австралопитеки довольно четко разделяются на южно- и восточноафриканских; первые отличаются короткой височной костью с длинной чешуей и менее массивным скуловым отростком. Вместе с тем стоит отметить, что во вариантах анализа с исключением обезьян эти географические группы практически неразличимы.

"Ранние *Homo*" наиболее сближаются с южноафриканскими грацильными австралопитеками. С другой стороны, череп KNM-ER 1470 практически неотличим от пре-архантропов, череп KNM-ER 1805 приближается к "парантропам", KNM-ER 1813 и Stw 53 могут быть расценены как близкие к южноафриканским грацильным австралопитекам или шимпанзе, а ОН 24 и, возможно, ОН 13 промежуточны между ними и пре-архантропами. Размах изменчивости "ранних *Homo*" не превышает таковой современных видов, однако сближение древнейших представителей группы с прогрессивными гоминидами, а геологически более молодых с примитивными указывает с большей вероятностью на таксономическую неоднородность данной совокупности.

Пре-архантропы заметно отличаются от австралопитеков относительным укорочением скулового отростка, увеличением высоты чешуйчатой части и ширины основания сосцевидного отростка при сохранении степени его выступления. Наиболее быстрое изменение комплекса признаков происходило в хронологическом промежутке от 2 до 1,5 миллионов лет назад. В дальнейшем происходило уменьшение общей длины кости. Ранние архантропы довольно разнородны: Сангиран 17 и, видимо, Питекантроп II имеют очень архаичные пропорции, близкие к "ранним *Homo*" или даже австралопитекам, а Чепрано сближается с Синантропами и Петралоней. Поздние архантропы несколько более

консолидированы, резко выделяются лишь череп Бодо, височная кость которого реконструирована, и череп Юнксянь 2 (EV 9002), сближающийся с преархантропами.

Пре-палеоантропы обладали в среднем более крупной височной костью, чем архантропы; лишь череп из Штейнгейма входит в пределы изменчивости современного человека. Характерно, что африканские черепа Нгалоба LN18, Омо I, Омо II и Синга по совокупности всех признаков оказываются не сапиентнее синхронных гоминид из Европы и Азии, хотя по общей форме кости Нгалоба выглядит несколько продвинутое. Прогрессивными среди прочих выглядят Эрингсдорф IX и Дали, довольно специализированными или примитивными пре-палеоантропы Явы (Самбунгмачан, Нгандонг), Европы (Атапуэрка, Рейлинген, Штейнгейм) и Цзиньнюшан.

Исключением из всех древних "эугоминин" является череп Брокен Хилл, чья височная кость неотличима от таковой верхнепалеолитических неантропов. Таким образом, строение разных отделов черепной коробки человека из Брокен Хилл находится на разных эволюционных уровнях, что является отличной иллюстрацией неравномерности морфологических изменений во времени.

Палеоантропы по совокупности всех признаков довольно примитивны, общая же форма их височной кости, напротив, прогрессивна. Отличие от неантропов заключается в меньшей длине кости, больших размерах и массивности скулового отростка и меньших размерах (особенно высоты) чешуи височной кости. Ранняя и поздняя их группы почти не отличаются. Характерно, что гоминиды из пещер Схул и Кафзех оказываются не сапиентнее "классических" неандертальцев.

Неантропы отличаются от палеоантропов более крупной височной костью с высокой чешуей, хотя целый ряд верхнепалеолитических находок (Кейлор, Кейп Флэтс, Охало II H2, Сунгирь 5, Кро-Маньон I, Пшедмости III) намного ближе к палеоантропам, чем к современным людям. Отличия верхнепалеолитического населения от современного носят скорее характер тенденции к уд-

линению кости и относительному уменьшению размеров (особенно высоты) чешуйчатой части.

Эволюционные тенденции преобразования признаков височной кости

Отдельные измерительные признаки височной кости изменялись в ходе эволюции не слишком интенсивно (рис. 96-102). Наибольшая длина кости оставалась стабильной у грацильных австралопитеков, несколько увеличившись у массивных (рис. 96). "Ранние *Homo*" не отличались от грацильных австралопитеков; в дальнейшем началось увеличение размера, достигшего максимума у поздних архантропов, после чего размер вновь уменьшился. Среди пре-палеоантропов наименьшими величинами обладают европейские гоминиды, средними – азиатские и наибольшими – африканские; возможно также некоторое увеличение размера со временем. В дальнейшем размер уменьшался и достиг минимума у "классических" неандертальцев. У людей верхнего палеолита длина височной кости намного больше, чем у поздних палеоантропов и несколько больше, чем у современных людей, причем последнее уменьшение произошло уже в бронзовом веке.

Характер эволюционного изменения длины чешуи височной кости почти аналогичен таковому длины всей кости, однако с некоторым смещением по времени (рис. 97). Так, первое значительное ускорение произошло не от "ранних *Homo*" к пре-архантропам, а от последних к ранним архантропам.

Высота чешуи височной кости является одним из немногих признаков, для которых выявляется постепенное увеличение от ранних австралопитеков к поздним с плавным переходом через "ранних *Homo*" к "эугоминидам" (рис. 98). Максимум размер достиг около 300-400 тысяч лет назад, после чего неуклонно уменьшался до появления неантропов. Люди ранней поры верхнего палеолита близки к поздним палеоантропам; в дальнейшем высота чешуи увеличилась до современных значений.

Длина основания скулового отростка является наиболее четким разграничителем южно- и восточноафриканских грацильных австралопитеков (у последних намного больше, без пересечения границ изменчивости). "Парантро-

пы" были более массивны (рис. 99). "Ранние *Homo*" неотличимы от южноафриканских грацильных австралопитеков. В последующем размер слабо увеличился и сохранялся почти неизменным до 200 тысяч лет назад; возможно также, у ранних пре-палеоантропов размер был несколько уменьшен. Около 100-140 тысяч лет назад наблюдается период максимума значений, после чего он уменьшился у неандертальцев и вновь вырос у неантропов, причем переход весьма плавный.

Длина скулового отростка, хотя и не относится непосредственно к размерам мозговой коробки, является очень важным признаком височной кости (рис. 100). Она хорошо разграничивает хадарских и поздних массивных австралопитеков (большие размеры) от других грацильных и первого "парантропа" (малые размеры). "Ранние *Homo*" и почти неотличимые от них пре-архантропы составляют последовательную линию очень слабого увеличения признака вместе с южноафриканскими грацильными австралопитеками. В последующем размер слабо увеличивался в среднем вплоть до момента 50-70 тысяч лет назад; после он уменьшался до начала мезолита, причем последовательность от палеоантропов и далее достаточно плавная. Следует подчеркнуть, что признак изменил эволюционную тенденцию не при переходе от палеоантропов к неантропам, а во время расцвета палеоантропов.

Ширина основания сосцевидного отростка от наиболее ранних групп до палеоантропов изменялась абсолютно аналогично общей длине кости (рис. 101). Однако у палеоантропов и верхнепалеолитических неантропов очень медленное увеличение признака продолжилось, сменившись на уменьшение лишь в мезолите, причем изменения носят характер тенденции.

Высота сосцевидного отростка эволюционировала почти так же, как и длина скулового отростка, возможно, с несколькими периодами слабого уменьшения около 300-400 и 120 тысяч лет назад (рис. 102). Отличие заключается также в том, что последний крупный период уменьшения завершился не в начале мезолита, а около 25 тысяч лет назад, с мезолита же начался новый второстепенный период уменьшения.

Таким образом, можно констатировать неравномерность и слабую выраженность изменений различных признаков височной кости. Однако комплексы этих признаков оказываются ценными, поскольку выявляют специализированность хадарских и массивных австралопитеков, сближение наиболее древнего "парантропа" с мелкими формами грацильных австралопитеков, значительное сходство "ранних *Homo*" с южноафриканскими грацильными австралопитеками; далее, значительную отдаленность африканских гоминид среднего неоплейстоцена от современного человека, возможность морфологической преемственности между "классическими" неандертальцами и неантропами.

Таксономическое значение признаков височной кости

Разные признаки и комплексы височной кости обладают различающейся таксономической значимостью; по результатам разных анализов можно построить неодинаковые таксономические схемы. Поскольку анализы по наибольшему набору признаков разделяют группы гоминоидов лучше, чем по признакам общей формы кости, упор при создании таксономической схемы был сделан именно на результатах первого варианта канонического анализа.

Как уже говорилось, представители современных гоминоидов разделяются достаточно четко, так что уровень рода может быть определен со значительной достоверностью. Вместе с тем, известно, что детальная геометрическая морфометрия височной кости выявляет значительное сходство горилл и орангутанов, тогда как шимпанзе и бонобо, предположительно, являются сестринской группой по отношению к современному человеку (Lockwood et al., 2002).

Австралопитековые, несмотря на значительный размах общей изменчивости, могут быть описаны как единая группа. Они занимают промежуточное положение между понгидами и "эугоминидами", но все же несколько больше уклоняются в сторону первых; в наилучшей степени это можно отразить выделением австралопитековых в отдельное подсемейство понгид. По сочетанию разных признаков можно различать две основные совокупности австралопитеков: первая включает череп KNM-WT 40000 и южноафриканских грацильных, вторая – хадарских и позднейших массивных австралопитеков. Череп TM 266-01-

060-1 промежуточен по своим признакам и может рассматриваться как предковый для обеих групп. Череп KNM-WT 17000 по абсолютным размерам сближается с первой группой, а по пропорциям – со второй, что приводит к его изолированному положению. Возможно определение этих групп как родов или подродов. Четкого различия между южноафриканскими австралопитеками и черепом KNM-WT 40000 не выявляется, так же как и между группами поздних массивных австралопитеков; своеобразие их не входит за рамки подвида.

"Ранние *Homo*" по большинству признаков не отличаются от южноафриканских грацильных австралопитеков и могут быть определены как более поздний подвид.

Пре-архантропы по комплексу признаков заметно отличаются от австралопитековых и "ранних *Homo*", с одной стороны, и от более поздних гоминид, с другой, причем от австралопитеков их отличают второстепенные признаки, а от современного человека – наиболее важные. В целом пре-архантропы являются группой, во время существования которой произошел один из важнейших "поворотов" эволюции. Исходя из анализа признаков височной кости, более правильным стоит признать выделение пре-архантропов в отдельное подсемейство понгид. Более поздние гоминиды вплоть до палеоантропов, относятся к тому же подсемейству (табл. 24). Наиболее резкая граница выявляется между палеоантропами и неантропами, хотя, как уже указывалось, плавный переход можно проследить и между этими группами; таким образом, тут наиболее обоснованно должна проводиться граница семейств понгид и гоминид. Впрочем, отдельные индивиды (например, Брокен Хилл) еще очень давно обладали вполне современным комплексом признаков височной кости. Различия между хронологическими и географическими группами "эугоминид" достаточно невелики, но, сравнивая их с различиями разных родов и видов понгид, приходится признавать большие таксономические расстояния (табл. 24). Отличия ранних и поздних архантропов определяются сугубо предположительно, учитывая известное разнообразие. Пре-палеоантропы и палеоантропы различаются очень слабо и могут быть объединены в один вид.

Верхнепалеолитические неоантропы отличаются от позднейших палеоантропов не более чем на расовом уровне, однако переход совершился в очень краткие сроки, почему именно между этими группами должна проходить граница рода. Верхнепалеолитические неоантропы включают некоторых очень архаичных представителей и на основе этого могут быть выделены в особый подвид; однако, большая их часть неотличима от современного человека (табл. 24 и 25).

Уместно упомянуть об аналогичных результатах, полученных в ходе исследования вариаций 15 признаков височной кости неандертальцев, рассмотренных в масштабе шимпанзе (2 вида и 2 подвида *Pan troglodytes troglodytes* и *Pan troglodytes schweinfurthii*) – современный человек: разница между неандертальцами и современными людьми оказалась больше, чем между *Pan troglodytes* и *Pan paniscus*; также, не было обнаружено специфического родства между неандертальцами и современными европейцами (Harvati, 2001).

В целом, изменчивость исследованных признаков височной кости очень велика у представителей всех ископаемых и современных групп; на основании этого правильнее было бы объединить понгид и гоминид в одно семейство, или даже на более низком таксономическом уровне (табл. 25).

4.1.1.5. Мозговой отдел черепа в целом

Общие признаки мозгового отдела можно разделить на три группы: длиннотные, широтные и высотные. В связи с развитием лобного и затылочного рельефа количество длиннотных размеров преобладает. Первый вариант анализа проводился с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2, табл. 26).

Значимость признаков в анализах 1.1 и 1.2 заметно различается. В анализе 1.1 первая каноническая переменная в области больших значений описывает 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. Вторая переменная описывает длинный череп с мощ-

ным 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 гоминидов. Третья переменная описывает череп с маленькой мозговой коробкой, очень сильными затылочным и височным гребнями, но с большим расстоянием $ba-b$, характерный для очень массивных понгид.

В анализе 1.2 первая переменная описывает форму черепа аналогично анализу 1.1, но с заметным изменением значимости отдельных признаков; кроме того, череп в области больших значений расширен в нижней части. Вторая переменная также описывает форму черепа аналогично второй переменной анализа 1.1, но в области больших значений ширина черепа располагается высоко. Третья переменная описывает крупную вытянутую мозговую коробку с сильным развитием лобного, затылочного и височного рельефа.

Второй вариант анализа проводился по четырем основным размерам мозговой коробки: три представляют длину, ширину и высоту, последний совмещает широтный, высотный и, в минимальной степени, длиннотный векторы (табл. 27). Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (2.1), без них (2.2) и с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Первая каноническая переменная в вариантах 2.1 и 2.2 в области больших значений описывает крупную мозговую коробку, с преобладанием длины и ширины; в варианте 2.3 она описывает длинную, низкую и сравнительно широкую мозговую коробку с низко расположенным "порионом" или большим горизонтальным расстоянием между точками "порион" и "брегма". Вторая каноническая переменная описывает высокую короткую мозговую коробку с высоко расположенным "порионом" или расположением точек "порион" и "брегма" почти на одной вертикали (последняя черта приобретает наибольшее значение в варианте 2.3).

Виды современных гоминоидов различаются практически без трансгрессии индивидуальных значений, что говорит о большой таксономической значимости общих признаков мозговой коробки (рис. 103-117). Наиболее значительно отделены гиббоны (за счет малых размеров) и взрослые гориллы (за счет чрезвычайного развития рельефа черепа; рис. 103-104). Однако, по признакам общих размеров черепа гориллы оказываются наиболее близкими к человеку понгидами, поскольку обладают наибольшими размерами мозговой коробки (рис. 111).

Австралопитековые в целом неотличимы от понгид и резко отграничены от "эугоминид". Череп TM 266-01-060-1 очень маленький, но его рельеф выражен значительно, что приводит к его крайнему положению в анализе 2.1 и сближению с гориллами в анализе 1.1. Грацильные австралопитеки могут быть надежно разделены на южно- и восточноафриканских. Первые менее понгидны в признаках рельефа и строения основания черепа, но при этом заметно мельче, в размерном отношении сближаясь с современными шимпанзе. Череп KNM-WT 40000, возможно, вследствие деформации, намного короче и выше, чем у хадарских австралопитеков, степень массивности же у них приблизительно одинакова.

Череп KNM-WT 17000 наиболее архаичен из всех "парантропов", сближаясь с шимпанзе и хадарскими австралопитеками по развитию рельефа при очень маленьких размерах мозговой коробки, по сравнению с грацильными австралопитеками череп очень низкий, имеет широкое и длинное основание; известные комплексы признаков грацильных австралопитеков вряд ли могли быть исходными при сложении комплекса, характерного для KNM-WT 17000. Нейтральное его расположение относительно поздних южно- и восточноафриканских "парантропов" может рассматриваться как свидетельство предковости для обеих групп. В свою очередь, поздние массивные австралопитеки практически без трансгрессии дифференцируются на географические группы. Восточноафриканские массивные австралопитеки отличаются от южноафриканских сильнее выраженным рельефом (особенно на височной кости) и большей высотой

черепа относительно длины, хотя в абсолютных размерах разницы почти не заметно.

Направление различий южно- и восточноафриканских австралопитеков в грацильной и массивной группах подчинено одной тенденции: уменьшению массивности у южных групп. По выраженности рельефа выделяются две группировки: первая включает хадарских австралопитеков и восточноафриканских "парантропов", вторая – австралопитеков Стеркфонтейна и южноафриканских "парантропов", причем первая аналогична взрослым, а последняя – молодым шимпанзе. Этот факт может рассматриваться в качестве доказательства полифилетического происхождения "парантропов".

С другой стороны, выше указывалось нейтральное положение наиболее древнего массивного австралопитека относительно поздних. Вместе с тем, по форме мозговой коробки (без учета признаков рельефа) массивные австралопитеки отличаются от грацильных независимо от географической принадлежности; у первых мозговая коробка абсолютно несколько длиннее, заметно ниже и имеет в среднем меньшую ширину. Однонаправленность вектора различий грацильных и массивных австралопитеков по форме мозговой коробки может объясняться конвергенцией линий последних в силу одинаковой трофической специализации, повлиявшей на форму черепа посредством модификации мест прикрепления жевательных мышц на черепном своде. С другой стороны, предположение о монофилетическом происхождении "парантропов" тоже не может быть полностью отвергнуто. Сходство грацильных и массивных австралопитеков из одних географических зон может быть выведено из влияния неких, пока не очень понятных, факторов, связанных, наиболее вероятно, с климатом или растительностью. Предполагается, например, что в Южной Африке природные условия как в плиоцене, так и эоплейстоцене были несколько ариднее, что выражалось, в частности, в большем развитии буша (Reed, 1997).

"Ранние *Homo*" в целом являются связующим звеном между австралопитековыми и "эугоминидами", но отдельные представители очень сильно отличаются между собой. Череп KNM-ER 1805 весьма архаичен или специализиро-

ван в выраженности костного рельефа, сближаясь более всего с крайними формами "парантропов", однако общая форма его мозговой коробки прогрессивнее, чем у большинства австралопитековых и "*Homo habilis*". Форма мозговой коробки KNM-ER 1813 в наибольшей степени соответствует таковой южноафриканских грацильных австралопитеков. Олдувайский ОН 24 занимает промежуточное положение между австралопитековыми и пре-архантропами, но характерно, что в анализах 1.1 и 1.2 он оказывается прогрессивнее (в нижних пределах вариаций пре-архантропов), чем в анализах 2.1 и 2.2 (в пределах вариаций австралопитековых); таким образом, детали строения были продвинутее, чем общая форма черепа, обратно положению с черепом KNM-ER 1805; на соответствующих графиках ОН 24 и KNM-ER 1805 меняются местами относительно групп австралопитеков и "эугоминид".

Череп KNM-ER 1470 как в развитии рельефа, так и по общей форме оказывается намного сапиентнее остальных "ранних *Homo*" и даже архантропов с пре-палеоантропами, попадая на край распределения таких групп, как архантропы, пре-палеоантропы и неоантропы. Значительная прогрессивность черепа KNM-ER 1470 отмечалась многими исследователями (например: Алексеев, 1978). В отсутствие каких-либо форм, связующих индивида KNM-ER 1470 с позднейшими гоминидами, и при наличии последовательного ряда пре-архантропы – архантропы – пре-палеоантропы – палеоантропы – неоантропы (первые три группы примитивнее, чем KNM-ER 1470), кажется необоснованным считать данную особь представителем линии сапиентации. Иначе пришлось бы предположить либо отсутствие среди известных находок предков современного человека в промежутке от 1,9 миллиона лет до 400 тысяч лет или даже вплоть до мезолита, либо чрезвычайно резкий регресс признаков черепа в промежутке от 1,9 до приблизительно 1,6 миллиона лет. Можно предложить три основных объяснения этому факту. Во-первых, существуют заметно различающиеся реконструкции рассматриваемого черепа (обзор вариантов см: Grine et al., 1996). Несмотря на то, что они касаются в большей степени ориентации лицевой части черепа, вероятна и значительная преувеличенность сапиентных

признаков в реконструированном мозговом отделе, особенно учитывая взгляды на эволюцию авторов находки (Leakey, 1973). Во-вторых, череп KNM-ER 1470 может быть представителем специализированной тупиковой ветви "ранних *Homo*", конвергентной современному человеку по признакам нейрокраниума. В-третьих, возможна неверная датировка. Возраст находки зависит от возраста маркирующего туфа KBS, размах определений для которого колеблется от 1,6 до 3,31 миллиона лет (обзор мнений и обоснование принятой в нашей работе датировки: Fitch et al, 1996). Если датировка черепа в действительности близка к 1,6 млн.л.н., то череп может рассматриваться как крайний вариант первых пре-архантропов.

Из единичных наблюдений "ранних *Homo*", не вошедших в многомерные анализы, можно также отметить малую длину при большой высоте черепа Stw 53; малую ширину черепа SK 80/846/847; близкие величины ширины черепа у таких сближающихся географически и хронологически пар как KNM-ER 1470 и KNM-ER 3732 (около 1,9 млн.л.н., наибольший размер среди "ранних *Homo*"), OH 7 и OH 24 (около 1,8 млн.л.н., средние величины), KNM-ER 1813 и KNM-ER 1805 (около 1,6 млн.л.н., наименьшие величины среди восточноафриканских "ранних *Homo*", но шире, чем SK 80/846/847). Непоследовательность изменения признаков "ранних *Homo*" от древних к более молодым можно объяснять как индивидуальной и популяционной изменчивостью (поскольку общий размах вариабельности не превышает такового других групп), так и разнородностью группы: ранние представители крупнее, поздние выглядят архаичнее в признаках формы и рельефа черепа. Учитывая сказанное про череп KNM-ER 1470, предками архантропов могли быть восточноафриканские австралопитекоподобные "ранние *Homo*". Таким образом, принципиальный морфологический "скачок" произошел не ранее 1,6 миллиона лет назад.

Возможно и иное объяснение имеющихся фактов: очень прогрессивные гоминиды "*Homo rudolfensis*", представителями которых являются черепа KNM-ER 1470 и KNM-ER 3732, появились уже около 1,9 миллиона лет назад (возможно, череп KNM-ER 1470 был крайней формой своего вида); промежу-

точные формы вплоть до времени 1,6 миллиона лет не обнаружены, а более поздние и мелкие "*Homo habilis*" являются примитивными потомками грацильных австралопитеков (вероятно, южноафриканских), вымершими с появлением пре-архантропов около 1,6 миллиона лет назад.

Пре-архантропы являются промежуточной группой между "ранними *Homo*" и ранними архантропами, однако трансгрессия между ними очень мала. Видимо, это связано с очень быстрой эволюцией приблизительно 1,6 миллиона лет назад и отсутствием находок между 1,4 и 1 миллионами лет.

Архантропы в целом характеризуются очень длинным, низким и широким черепом с массивным рельефом, совпадающими точками "инион" и "опистокранион", наибольшей шириной черепа чаще в нижней части черепа, длинным слабо изогнутым основанием. Архантропы довольно четко разделяются по географическому принципу: гоминиды Африки и Европы более сапиентны, тогда как азиатские архаичнее, причем географическая принадлежность оказывается важнее датировки.

Ранние архантропы практически неотличимы от поздних. Череп Брокен Хилл в первом варианте канонического анализа оказывается намного сапиентнее других архантропов и даже большинства пре-палеоантропов и палеоантропов; аналогичное положение занимает и череп из Бодо. Объяснения могут быть следующими: индивидуальная вариация, происхождение современного человека от африканских гоминид (тогда архаичные гоминиды остальных областей мира – уклоняющиеся формы), поздняя датировка, наконец, Брокен Хилл и Бодо сами могут быть специализированными гоминидами, а большая сапиентность их мозгового отдела – следствием конвергенции, аналогично ситуации с "*Homo rudolfensis*" (учитывая, например, максимальное развитие надбровья среди всех гоминид). Второй вариант анализа не выявляет большей сапиентности африканских архантропов, напротив, гоминид из Бодо оказывается уклоняющейся формой.

Пре-палеоантропы, палеоантропы и даже часть верхнепалеолитических неантропов оказываются практически неразличимы между собой и от части

архантропов, но практически не трансгрессируют с современными людьми. В первом варианте анализа различия групп выявляются более определенно. Пре-палеоантропы и палеоантропы характеризуются сравнительно с архантропами более округлым черепом, сравнительно с современными людьми – более крупным, вытянутым, низким и широким; со временем признаки становятся более сапиентными, но очень медленно, разница между хронологическими группами этих гоминид носит скорее характер тенденции. Характерно, что такие гоминиды как Омо I, Нгалоба LH 18 и Ньярасса (1935 г.) по большинству признаков оказываются не сапиентнее архантропов и других пре-палеоантропов (например, из Самбунгмачана, Дали и Сима де лос Уэсос), хотя общая форма черепа у Омо I схожа с таковой современных людей. Напротив, довольно поздние азиатские гоминиды из Цзиньнюшана и Нгандонга оказываются несколько архаичнее, что можно расценить как специализацию. Из палеоантропов наиболее сапиентными являются Кафзех 6, 9 и Схул V.

Ранние верхнепалеолитические неоантропы по признакам общей формы больше соответствуют морфотипу палеоантропов, чем современных людей (лишь черепа Штеттен 1 и Младеч II попадают на край распределения современных людей), однако, они отличаются от архаичных гоминид характером рельефа, строением основания черепа и в среднем большей высотой мозговой коробки. Аналогичные пропорции сохранялись до 24 тысяч лет назад. Поздние верхнепалеолитические неоантропы уже намного более сапиентны как по деталям строения, так и по общей форме черепа, но вплоть до мезолита форма мозговой коробки людей в среднем заметно уклонялась в сторону примитивных гоминид.

Эволюционные тенденции преобразования признаков мозгового отдела

Разные признаки мозгового отдела черепа эволюционировали с разной скоростью и не всегда в одном направлении, что приводило к изменению формы мозговой коробки.

Наибольшая длина черепа, по-видимому, заметно возрастала на протяжении миоцена, но у прямоходящих гоминоидов долгое время оставалась посто-

янной (рис. 118). Среди грацильных австралопитеков хадарские и позднейший BOU-VP-12/130 обладали наибольшими размерами признака, тогда как KNM-WT 40000 и южноафриканские – наименьшими. От последних не отличался и древнейший "парантроп" KNM-WT 17000; более поздние массивные австралопитеки имели в среднем немного более длинный череп, но выявляемая разница носит характер тенденции. Среди "ранних *Homo*" индивиды OH 24, Stw 53 и KNM-ER 1813, описываемые как "*Homo habilis*", весьма сходны по данному признаку и занимают промежуточное положение между южно- и восточноафриканскими грацильными австралопитеками, тогда как KNM-ER 1805 и KNM-ER 1470 превосходят даже наиболее крупных "парантропов", попадая в нижние пределы изменчивости пре-архантропов. С появлением пре-архантропов началось резкое ускорение увеличения длины черепа, достигшей максимума у архантропов около 700-600 тыс.л.н. В дальнейшем наблюдаются периоды последовательного увеличения и уменьшения размера. Гоминиды времени около 850-750 тыс.л.н. (Питекантропы, Гунванлин (Лантьянь 1964 г.) и Чепрано) обладали меньшей длиной черепа, чем гоминиды с датировкой около 1 млн.л.н. (Питекантроп VIII, Салданыя) и более поздние (Петралона, Бодо, Юнксаьнь 2 (EV 9002)); возможно, это следствие случайности выборки, географических вариаций или отражение уменьшения длины черепа в указанный период времени. После 600 тыс.л.н. размер стал достоверно уменьшаться, достигнув минимума у европейских и яванских поздних архантропов и ранних пре-палеоантропов (синантропы, Чизиншан, Самбунгмачан, Лонтандун (Гексянь) РА 830, Араго XXI, Сима де лос Уэсос, Штейнгейм), гоминид Нгалоба LH 18 имеет максимальную длину среди гоминид времени 450-300 тыс.л.н. К моменту около 200 тыс.л.н. размер опять увеличился (Нгандонг, Дали, Цзиньнюшан, Эрингсдорф IX). Брокен Хилл имеет довольно большую длину черепа и по этому признаку вписывается в пределы изменчивости гоминид как 1 млн.л.н., так и 200 тыс.л.н. Вновь длина черепа уменьшилась в период 140-100 тыс.л.н. (Европа, Африка, Ближний Восток, Мапа из Азии); увеличилась у поздних европейских и ближневосточных палеоантропов. Около 60-50 тыс.л.н. назад вновь начался этап

уменьшения, длящийся до современности, хотя имеющееся расширение известного размаха изменчивости около 25 тыс.л.н. может выглядеть как очередной небольшой пик размера. Несмотря на описанные колебания величины признака, в целом прослеживается его общее увеличение до появления палеоантропов и дальнейшее стабильное уменьшение.

Эволюционные изменения длин черепа, измеряемых от точек "назион", "офрион", "инион" и "лямбда", аналогичны изменению наибольшей длины черепа, но с вариациями темпов на разных стадиях эволюции. Сравнивая эти темпы, можно проследить изменение развития лобного и затылочного рельефа и округлости затылка. Относительно надбровья можно отметить чрезвычайное его развитие у ТМ 266-01-060-1, большее развитие у восточноафриканских австралопитеков по сравнению с южноафриканскими в грацильной и массивной группах, ослабление у "ранних *Homo*" сравнительно с австралопитеками (вернее, увеличение длины черепа от "офриона"), прогрессивное увеличение церебральной части черепа с относительным ослаблением надбровья в ряду от преархантропов до поздних палеоантропов и резкое уменьшение развития надбровья с более медленным уменьшением церебральной части черепа примерно с 50-60 тысяч лет назад. Изменение формы затылка подчинено той же закономерности: архантропы и пре-палеоантропы обладали наиболее выступающим затылком среди "эугоминид", но последние имели при этом более крупный череп; округление началось на стадии поздних палеоантропов или несколько ранее (например, череп Джебел Кафзех 3 неотличим от современных людей). Характерно, что верхнепалеолитические неантропы в среднем очень сильно отличаются от современных, сближаясь более с палеоантропами; самые ранние неантропы практически не трансгрессируют с современными людьми.

Изменения наибольшей ширины черепа были, видимо, не столь значительны (рис. 119). Австралопитековые почти не различаются по данному признаку; можно отметить лишь большую ширину черепа KNM-WT 40000, сравнительно малую – BOU-VP-12/130 и чрезвычайную ширину наиболее позднего черепа "парантропа" KGA 10-525, превосходящую даже размеры пре-

архантропов. Вариации ширины гоминид, начиная с "ранних *Homo*" и до современности аналогичны вариациям длины, но колебания меньше, вероятно, в силу меньших абсолютных размеров признака. Такие важные находки как Питкантроп IV, Ндуту, Сале, Сванскомб, Флорисбад, Рейлинген, Фонтешевад также вписываются в описанную выше картину. Как и в случае длины черепа, ширина в целом увеличивалась до появления палеоантропов, после чего стала уменьшаться. Сочетание этих двух признаков позволяет надежно отличать архайчных гоминид от современного человека: первые намного долихокраннее и в большинстве случаев имеют большую длину черепа, чем современные люди. Верхнепалеолитическое и мезолитическое население оказывается промежуточным между палеоантропами и современным человеком.

Ширина основания черепа, измеряемая от точек "аурикуляре" и "порион", повторяет те же периоды колебаний, что и в предыдущих случаях (рис. 120). Из сочетания этих двух размеров можно видеть эволюцию рельефа основания скулового отростка. По степени его развития выявляется значительное превосходство массивных австралопитеков над грацильными (начиная с KNM-WT 17000), восточноафриканских "парантропов" над южноафриканскими; прогрессивное увеличение массивности в ряду архантропов и, напротив, резкое его уменьшение у палеоантропов.

Интересно сравнение параллельной изменчивости наибольшей ширины черепа и ширины основания черепа. Прежде всего, очень четко выявляется большее расширение черепа в нижней части у понгид, австралопитековых и "ранних *Homo*" в сравнении с "эугоминидами"; далее, плавный переход через пре-архантропов к современному человеку с переломным моментом приблизительно между поздними архантропами и пре-палеоантропами, когда оба размера начали уменьшаться.

Высота черепа подчинена несколько иной закономерности, чем вышерассмотренные признаки (рис. 121, 122). Высота, измеряемая от точки "базион", увеличивалась практически непрерывно, начиная с миоцена (рис. 121). Исключением являются массивные австралопитеки, уступающие грацильным, но и у

самого раннего "парантропа" размер заметно меньше, чем у грацильных австралопитеков; можно предположить довольно древние корни этой линии. В эволюционном ряду предков человека можно также отметить долгий период стабильности от 700 до 200 тысяч лет, после чего размер опять стал расти; характерно, что среди гоминид периода 100-140 тысяч лет наибольшими величинами признака обладают Синга, Схул IX, Бордер Кэйв, Джебел Кафзех 6 и 9, Омо I и II, тогда как европейские палеоантропы и африканские Ньярасса 1935 г., Джебел Ирхуд I и II представляют половину-минимум вариационного ряда. Максимальных значений высота черепа достигла в мезолите. Можно также упомянуть, что совершенно аналогичный характер эволюционной изменчивости имел признак поперечной дуги черепа.

Высота черепа от "сфенобазина" эволюционировала далеко не так интенсивно: увеличение происходило от австралопитеков к "ранним *Homo*" и далее до ранних архантропов, далее последовали период стабильности (возможно, с некоторым увеличением 600-700 тыс.л.н. и уменьшением 200-300 тыс.л.н.) — до 200 тыс.л.н. — и нового увеличения, после чего размер стабилизировался уже около 140 тысяч лет назад. Соответственно, наклон основания черепа с момента около 200 тысяч лет до появления неантропов прогрессивно увеличивался; у отдельных популяций Африки и Ближнего Востока он достиг современных значений уже 100-140 тысяч лет назад.

Сочетание длины и высоты черепа служит надежным разграничительным признаком в трех случаях. Во-первых, отличаются понгиды вместе с австралопитековыми и "*Homo habilis*" от "эугоминид"; исключением являются гориллы, поскольку затылочное отверстие у них отстоит далеко назад и при измерении в размер ba-b закрадывается значительная доля длины черепа. Во-вторых, соотношение отделяет грацильных австралопитеков от массивных; характерно, что череп TM 266-01-060-1 попадает на край вариаций последних, сближаясь также с KNM-WT 17000. В-третьих, соотношение отделяет современных людей от "эугоминид" древнее 40 тысяч лет; черепа Синга, Бордер Кэйв, Джебел Кафзех 6 и 9 находятся на самом краю распределения современных людей, соответст-

вужа верхнепалеолитическим и мезолитическим неолантропам; однако, похожее положение занимают и намного более древние европейские черепа Атапуэрка SH 5 и 6.

Совершенно самостоятельное значение имеет признак длины основания черепа (рис. 123). Размер сравнительно стабилен среди всех гоминоидов, за исключением гиббонов. У австралопитековых он равен величинам, характерным для современных шимпанзе (стоит отметить разграничение южно- и восточноафриканских грацильных форм и большую длину на черепе KNM-WT 17000). У "ранних *Homo*" величины соответствуют таковым южноафриканских грацильных австралопитековых (кроме чрезвычайно крупного в этом отношении KNM-ER 1805); у пре-архантропов признак резко увеличился, в дальнейшем величины ненаправленно изменялись, оставаясь в целом одинаковыми вплоть до появления неолантропов. У позднейших палеолантропов наблюдается тенденция к уменьшению размера, но все же переход к верхнему палеолиту выглядит достаточно резким. Признак продолжал уменьшаться и у неолантропов, достигнув к современности меньших средних значений, чем были у архантропов.

В целом в эволюции мозговой коробки наблюдаются четыре наиболее важных момента или "поворота" тенденций. Первый "поворот" произошел при переходе от "ранних *Homo*" к пре-архантропам, когда кончился период стабильности, характерной для австралопитековых, а мозговой отдел начал очень быстро увеличиваться и менять форму. Второй "поворот" произошел во время существования поздних архантропов, когда начался новый длительный период относительной стабильности формы и размеров; наблюдающиеся колебания носят периодический характер. Третий, слабо выраженный, "поворот" заключается в окончании периода стабильности по некоторым признакам приблизительно с появлением палеолантропов. Наконец, последний "поворот" относится ко времени существования палеолантропов или ранних неолантропов (по отдельным признакам – даже к мезолиту). Отдельные популяции Африки и Ближнего Востока по многим признакам были достаточно сапиентны около 100 тыс.л.н. и даже ранее, но среди большинства населения тенденция к увеличению отдель-

ных размеров продолжалась до 50-60 тысяч лет назад. Ранневерхнепалеолитические неантропы меньше отличаются от палеоантропов, чем от современных людей.

Таксономическое значение признаков мозгового отдела

Современные гоминоиды дифференцируются на виды с большой четкостью, что свидетельствует о значительной таксономической ценности признаков мозгового отдела черепа.

Австралопитековые в целом сближаются с современными понгидами, а из последних – с шимпанзе. Череп ТМ 266-01-060-1 в большей степени похож на более поздних массивных австралопитеков. Как и в случае с признаками лобной кости, это сходство может оказаться лишь конвергентным; впрочем, как указывалось выше, древнейший "парантроп" KNM-WT 17000 не может быть выведен из известных грацильных форм, так что остается вероятность непосредственной преемственности австралопитека из Чада и массивных австралопитеков. Кроме того, указанные два черепа очень похожи по признакам мозгового отдела и вполне могут быть объединены в рамках по меньшей мере одного рода; хронологическая разница может быть подчеркнута разнесением их по разным под родам.

Грацильные австралопитеки отличаются от массивных не меньше, чем орангутаны от шимпанзе, то есть как минимум на родовом уровне. В свою очередь, и грацильные и массивные австралопитеки отчетливо подразделяются на южно- и восточноафриканских; о возможности полифилетического возникновения "парантропов" уже подробно говорилось выше. Известные границы размахов изменчивости разных групп австралопитеков не вполне достаточны для уверенного суждения о таксономическом ранге различий, но стабильность направлений этих различий для разных признаков свидетельствует об устойчивости комплексов, что может рассматриваться как подтверждение достаточно большого ранга, по-видимому, видового. Черепа BOU-VP-12/130 и KNM-WT 40000 по разным признакам сближаются как с южноафриканскими, так и с ха-

дарскими грацильными австралопитеками и могут быть предположительно отнесены к виду последних на основании географического принципа.

Среди массивных австралопитеков древнейший череп KNM-WT 17000, как уже говорилось, больше всего напоминает грацильных, хотя отличается от последних целым комплексом черт. Относительно позднейших "парантропов" KNM-WT 17000 занимает крайнее и нейтральное положение, не отличаясь, впрочем, больше чем на видовом уровне. Поздние южно- и восточноафриканские "парантропы" морфологически отличаются не более, чем два вида; однако, с учетом вышеприведенных доказательств их независимого происхождения, не исключена возможность полифилетичности группы. В последнем случае, решение вопроса о единстве рода массивных австралопитеков зависит от теоретических установок на определение статуса полифилетичных родов, возникших от разных видов одного предкового рода.

"Ранние *Homo*", при игнорировании датировок, формально вписываются в обычный для современных видов и даже подвидов размах вариаций (подход, использованный, например: Miller, 2000; Miller et al., 2002), однако этот размах скорее соответствует таковому видов с крупными размерами, большим половым диморфизмом и значительной возрастной изменчивостью – горилл (аргументировано также: Kramer et al., 1995). Однако, нельзя согласиться с мнением, что более мелкие "*Homo habilis*" по строению черепа ближе к архантропам, а "*Homo rudolfensis*" – к австралопитекам (Lieberman et al., 1996; в цитированной работе использовался метод кластерного анализа). Скорее верна точка зрения, согласно которой группа "ранних *Homo*" в целом отличается от архантропов, череп KNM-ER 1470 (и, видимо, аналогичная находка KNM-ER 3732) отличается от "*Homo habilis*" большими размерами, а последние по форме делятся на южно- и восточноафриканских (Grine et al., 1996); последний тезис имеет лишь косвенные подтверждения в вышеприведенных анализах, поскольку на двух южноафриканских черепах – Stw 53 и SK 80/846/847 – определимы разные признаки.

Крайняя разнородность немногочисленных находок "ранних *Homo*" сильно затрудняет их классификацию; мелкие особи могут быть сближаемы с грацильными австралопитеками, в большей степени – южноафриканскими, особь KNM-ER 1805 своеобразна, возможно, представляет массивную особь того же вида или самостоятельный таксон, близкий к массивным австралопитекам. Олдувайские "*Homo habilis*" несколько отличаются от аналогичных гоминид Коби-Фора (Chamberlain et Wood, 1987, цит. по: Lieberman et al., 1996), заметно уклоняясь в сторону пре-архантропов. Крупные KNM-ER 1470 и KNM-ER 3732 представляют самостоятельный вид, конвергентный человеку, или близки к пре-архантропам (тогда поздние и мелкие "*Homo habilis*" являются тупиковой ветвью).

Пре-архантропы очень слабо трансгрессируют как с "ранними *Homo*", так и с более поздними архантропами, различия вполне сопоставимы с родовыми. Промежуточное положение пре-архантропов между общностями австралопитековых и поздних "эугоминид" (со смещением в сторону последних) может быть отражено выделением их в самостоятельное подсемейство.

Последовательность гоминид от ранних архантропов до палеоантропов очень плавная, долгий период с 700 до 200 тысяч лет можно даже охарактеризовать как стабильный. Вариации отдельных признаков существуют, но, как правило, не имеют определенной устойчивой направленности или географической обусловленности. Проведение таксономических границ в связи с этим сильно затруднено, хотя разница наиболее ранних в этом ряду гоминид от наиболее поздних достаточно отчетлива (табл. 28). Большое значение приобретает географический критерий, он лучше, чем хронологический, разделяет архантропов; также, среди поздних пре-палеоантропов гоминиды из Цзиньнюшана и Нгандонга могут быть условно выделены в отдельный подвид или, вероятнее, географическую расу. Среди палеоантропов и ранних неантропов сочетание морфологического, хронологического и географического критериев позволяет различать три группы, отличающиеся на уровне подвидов или больших рас: первая включает ближневосточных и некоторых африканских ранних палеоан-

тропов, сближающихся с неоантропами, вторая – остальных палеоантропов, третья – ранних неоантропов. Стоит еще раз подчеркнуть, что по признакам мозговой коробки неоантропы до времени около 24 тысяч лет оказываются ближе к древнейшим гоминидам, чем к современному человеку; различия могут даже претендовать на ранг родовых, хотя это резко противоречит сложившейся антропологической традиции. После указанного момента все большее количество населения оказывается в пределах размаха современных людей и вне изменчивости палеоантропов и может быть с большим основанием классифицировано как *Homo sapiens*. Промежуточный пласт в хронологических рамках 24-10 тыс.л. должен быть выделен в самостоятельный подвид (табл. 29).

4.1.2. Лицевой отдел

4.1.2.1. Орбитная область

Орбитную область черепа можно описать небольшим количеством измерений (табл. 30). Канонический анализ проводился по одному набору признаков, но в трех вариантах: с включением человекообразных обезьян (1.1), без них (1.2) и с включением только гоминид от пре-палеоантропов и позже (1.3).

Значимость признаков в разных анализах несколько отличается, но в целом весьма близка. Наиболее важными оказываются ширина орбиты, биорбитальная ширина и хорда выступания верхнего профиля. Межглазничная ширина и высота орбиты оказываются намного менее значимыми, хотя, видимо, по разным причинам: первый размер – из-за абсолютно малых значений, второй – из-за малой эволюционной изменчивости. В первом варианте анализа первая каноническая переменная в области больших значений описывает череп с большой биорбитальной шириной, размер которой, однако, обусловлен увеличенным межглазничным расстоянием, тогда как ширина орбит невелика. В двух других анализах первая переменная описывает такой комплекс в области малых значений, с увеличением роли высоты орбиты, которая в области малых значений увеличивается. Вторая каноническая переменная во всех вариантах в об-

ласти больших значений описывает череп с широкими низкими глазницами, большой межглазничной шириной и слабой профилировкой на уровне глазниц.

На первый взгляд полученные результаты имеют небольшую таксономическую ценность, поскольку в пространстве двух первых канонических переменных четких группировок не выделяется. Однако, используя временную шкалу в качестве дополнительной оси, можно делать достоверные выводы систематического плана (рис. 124-130).

Человекообразные обезьяны разделяются не менее отчетливо, чем по признакам костей мозговой коробки. Наиболее выделяются, с одной стороны, гиббоны (за счет небольших общих размеров и малой межглазничной ширины), с другой – взрослые гориллы (обладающие, напротив, огромной биорбитальной и межглазничной шириной при относительно нешироких глазницах); шимпанзе отличаются от орангутанов меньшей высотой глазниц и большей межглазничной шириной.

Австралопитековые оказываются достаточно разнообразной группой. Череп ТМ 266-01-060-1 довольно специфичен, его глазницы очень высокие как относительно, так и абсолютно, межглазничное расстояние также велико, а ширина орбит обычна для шимпанзе и мала для австралопитеков. Учитывая данные по миоценовым гоминоидам с древностью 9-10 миллионов лет, череп ТМ 266-01-060-1 вполне может расцениваться как промежуточная форма между ними и австралопитековыми: размеры глазниц и биорбитальная ширина у гоминоида из Чада больше, чем у более древних гоминоидов, тогда как пропорции орбит и межглазничная ширина почти такие же, лишь немного уклоняющиеся в сторону австралопитеков.

Грацильные австралопитеки достаточно четко разделяются на три группы: череп KNM-WT 40000 отличается крайне малой горизонтальной профилировкой, большой межглазничной шириной, а также относительно небольшими и невысокими глазницами. Южноафриканские грацильные австралопитеки отличаются от хадарских меньшими размерами всех признаков, в особенности

межглазничной ширины. Череп BOU-VP-12/130 фрагментарен, можно отметить, что его биорбитальная ширина близка к максимальным значениям хадарских австралопитеков, тогда как межорбитальная — к минимальным. Стоит, впрочем, учитывать крайне малое количество наблюдений.

Среди массивных австралопитеков древнейший череп KNM-WT 17000 характеризуется одними из наименьших размеров биорбитальной и межглазничной ширины, при относительной больших орбитах, сближаясь больше с грацильными австралопитеками. Поздние массивные австралопитеки, напротив, характеризовались большой межглазничной шириной и несколько относительно уменьшенными глазницами (абсолютный размер которых равен таковым грацильных австралопитеков). Южноафриканские "парантропы" имели в среднем несколько меньшие размеры орбитной области, чем восточноафриканские, однако разница имеет скорее характер тенденции. Различия измерительных характеристик орбитной области грацильных и массивных австралопитеков также не являются существенными. "Парантропы", возможно, имели практически такие же размеры глазниц, но несколько большие размеры межглазничной ширины, чем у грацильных форм, то есть разница почти аналогична разнице черепа KNM-WT 17000 и поздних "парантропов".

"Ранние *Homo*" по совокупности признаков заметно отличались от грацильных австралопитеков, вместе с тем почти не отличаясь от массивных. Находки, описанные как *Homo habilis* и *Homo rudolfensis*, различаются очень незначительно и могут быть объединены в одну группу. Пре-архантропы также обладали близким комплексом строения орбитной области, с некоторым увеличением биорбитальной и межглазничной ширины. Резкое увеличение широтных размеров произошло с возникновением более поздних архантропов. В дальнейшем аналогичное строение с незначительными вариациями сохранялось вплоть до появления ранних палеоантропов. Гоминиды от ранних архантропов до ранних палеоантропов резко отличались от современного человека огромной биорбитальной и межглазничной шириной при аналогичных размерах глазниц (возможно, высота глазниц архантропов была несколько увеличенной).

Несмотря на значительное сходство гоминид указанного отрезка времени, можно выделить и более частные вариации. Среди архантропов и пре-палеоантропов наиболее выделяются гоминиды из Бодо, Цзиньнюшан, Петра-лоны и Питекантроп VIII; среди ранних палеоантропов Джебел Ирхунд I, Саккопасторе II, Схул IX, Крапина С. Примечательна большая сапиентность гоминид из Сима де лос Уэсос, Штейнгейма, Флорисбада, Дали, Омо I. Достаточно своеобразно положение черепа из Мапа, наиболее приближенного к некоторым поздним европейским палеоантропам (Гибралтар I, Монте-Чирчео, Ля Феррас-си I).

Примечательно, что пре-палеоантропы в целом ближе к современным людям, чем палеоантропы. Среди последних (кроме уже названных) заметно уклоняются черепа Мустье, Схул IV, Ля Кина V. Гоминиды Схул V, Джебел Кафзех 6 и Сен Сезер несколько отличаются от остальных палеоантропов, но в целом не ближе к современным людям, их морфология с не меньшим основанием может быть расценена как специализированная, чем морфология европейских неандертальцев. Череп Джебел Кафзех 9 практически неотличим от большинства европейских и ближневосточных палеоантропов.

В целом, палеоантропы отличаются от современных людей очень большой биорбитальной и межглазничной шириной, крупными высокими глазницами. Несмотря на отсутствие хронологического разрыва между поздними палеоантропами и ранними неантропами, трансгрессия между ними мала, а разница весьма значительна: у верхнепалеолитических людей глазницы сравнительно шире и абсолютно ниже, а биорбитальная и межглазничная ширина меньше. Достоверных различий хронологических групп верхнепалеолитического населения не выявляется. По сравнению с современными людьми верхнепалеолитические характеризовались большой межглазничной шириной, малой горизонтальной профилировкой на уровне орбит и низкими глазницами.

Эволюционные тенденции преобразования признаков орбитной области

Признаки орбитной области эволюционировали крайне неравномерно (рис. 131-133). Изменчивость биорбитальной ширины уже была рассмотрена

ранее. Этапы преобразования межглазничной ширины в целом соответствуют таковым биорбитальной (рис. 131). Однако, австралопитеки обладали большей межглазничной шириной, чем современные шимпанзе и, одновременно, более четко дифференцировались по этому признаку: среди грацильных южноафриканские имели меньшие значения размера, чем восточноафриканские, поздние массивные в среднем несколько превосходили раннего KNM-WT 17000 и грацильных, но их географические варианты практически неразличимы. "Ранние *Homo*" обладали значениями, сходными с восточноафриканскими грацильными австралопитеками, с них начался этап увеличения признака, продолжавшийся до момента около 700 тысяч лет назад. После этого размер несколько уменьшился и сохранялся одинаковым у африканских (Ндуту, Нгалоба LH18, Флорисбад), европейских (Араго XXI, Бильцингслебен, Атапуэрка (Сима де лос Уэсос), Штейнгейм) и азиатских (Синантропы, Лонтандун (Гексян), Самбунгмачан 3) поздних архантропов и ранних пре-палеоантропов. У европейских и африканских поздних пре-палеоантропов (Эрингсдорф IX, Омо I, Синга) размер аналогичен, тогда как у синхронных им азиатских гоминид (Дали, Нгандонг, Цзиньнюшан) заметно увеличен, что может быть расценено как специализация. Исключением является наиболее поздний азиатский череп из Мапы с относительно очень маленькой межглазничной шириной. Среди палеоантропов наблюдается значительный полиморфизм, причем меньшими размерами, близкими к современным значениям, отличаются гоминиды из местонахождений Джебел Ирхунд, Джебел Кафзех, Бордер Кэйв, Крапина С, Галилея (Зуттие), среди более поздних – Схул V. Большинство европейских, передне- и среднеазиатских палеоантропов и гоминид из пещеры Схул имели большую межглазничную ширину, чем в среднем неантропы, хотя разница не настолько велика, чтобы отрицать возможность преемственности этих групп. Верхнепалеолитические неантропы обладали, в свою очередь, в среднем большей межглазничной шириной, чем современные люди; тенденция к уменьшению размера, таким образом, сохранялась постоянной на протяжении долгого времени.

Изменчивость ширины и, особенно, высоты глазниц выражена намного слабее. Ширина глазниц слабо увеличивалась приблизительно до времени существования палеоантропов, потом несколько уменьшилась и оставалась в дальнейшем практически стабильной величиной (рис. 132). Изменение высоты подчинено той же закономерности, но в гораздо меньшей степени; наиболее резкое эволюционное изменение – уменьшение высоты с появлением неоантропов (рис. 133). Примечательно, что среди поздних пре-палеоантропов и палеоантропов наиболее близки к неоантропам гоминиды из Омо I, Синги, пещер Схул (IV, V, VII), Джебел Кафзех, Табун I, а также наиболее поздний – Сен Сезер. Остальные синхронные гоминиды Азии и Европы имели очень небольшой размах изменчивости и значительно (почти без пересечения значений) превышали по признаку высоты орбит неоантропов.

В целом, изменчивость измерительных признаков орбитной области подтверждает гипотезу о происхождении австралопитековых от позднемиоценовых гоминоидов; в большей степени отвечает гипотезе о независимом происхождении южно- и восточноафриканских "парантропов" от местных грацильных австралопитеков; далее, "ранних *Homo*" – от восточноафриканских австралопитеков. В периоды существования архантропов, пре-палеоантропов и палеоантропов, очевидно, появлялось большое количество специализированных ветвей, в дальнейшем вымерших или (менее вероятно) полностью ассимилированных другими группами. На ранних этапах большее количество таких линий можно предполагать в Юго-Восточной Азии, на более поздних – в Европе и Передней и Средней Азии. Предками неоантропов наиболее вероятно являлись гоминиды Африки и Ближнего Востока. Судя по несколько увеличенному размаху изменчивости, среди верхнепалеолитических неоантропов также могли быть уклоняющиеся или специализированные популяции; с другой стороны, увеличение размаха может быть следствием метисации с аборигенным населением во время миграций.

Таксономическое значение признаков орбитной области

Признаки орбитной области обладают, возможно, несколько меньшим таксономическим весом, чем большинство признаков черепа. Роды современных человекообразных обезьян, с одной стороны, различаются между собой, но с другой – трансгрессируют с современным человеком в пространстве двух первых канонических переменных (рис. 124). Как уже говорилось, лучше дифференциация выявляется при рассмотрении изменчивости в хронологическом аспекте.

Австралопитековые обладают повышенным размахом изменчивости практически по всем признакам, представляя, очевидно, группу видов или даже родов; в целом они вполне могут быть признаны представителями того же семейства, что и современные человекообразные обезьяны. Однако, границы между таксонами австралопитеков выделить довольно трудно. Наиболее явно выделяется череп ТМ 266-01-060-1, сближающийся с более древними миоценовыми гоминоидами; далее различаются географические группы грацильных австралопитеков; череп KNM-WT 40000 может быть признан самостоятельным типом или же вариантом восточноафриканских грацильных австралопитеков. Среди массивных австралопитеков наиболее ранний череп уклоняется к грацильным, поздние же в среднем несколько отличаются, но не обнаруживают четкой географической изменчивости.

"Ранние *Homo*" и мало отличные от них пре-архантропы по комплексу признаков наиболее близки к массивным австралопитекам, однако несколько отличаются от последних некоторыми чертами, так что правильнее выделить их в специфический вид рода австралопитеков. Группы среди "ранних *Homo*" достоверно не выделяются; от пре-архантропов они слабо отличаются меньшими широтными размерами. Ранние архантропы и более поздние гоминиды резко превосходят древнейших гоминоидов в размерах орбитной области; разрыв настолько значительный, что установление границ семейств понгид и гоминид именно между пре-архантропами и ранними архантропами кажется полностью оправданным (табл. 31).

Гоминиды от ранних архантропов до ранних палеоантропов выглядят почти однородной группой, имеющиеся вариации в комплексе, возможно, не достигают уровня подвидовых, несмотря на сильные изменения отдельных признаков и даже смену основной эволюционной тенденции во время существования архантропов (табл. 31). Поздние европейские и средне-переднеазиатские палеоантропы довольно сильно отличаются от предшествовавших им гоминид и от сменивших их неоантропов, так что могут быть выделены в самостоятельный вид. Поскольку палеоантропы все же ближе к более древним группам, правильное объединить их в один род. Неоантропы, имеющие малую степень трансгрессии с древнейшими гоминидами, представляют, видимо, отдельный род; возможно даже отнесение их в отдельное подсемейство (на основе сравнения масштабов подсемейств понгид; табл. 32).

4.1.2.2. Носовая область

Носовая область черепа описывается сравнительно небольшим количеством измерений (табл. 33). Как и в предыдущих случаях, канонический анализ проводился с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2).

Таксономическая ценность признаков заметно различается в двух вариантах анализа, что, очевидно, свидетельствует о своеобразии строения носовой области у человекообразных обезьян; впрочем, разница приходится почти целиком на вторую каноническую переменную. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает череп с очень большим межглазничным расстоянием, высоким широким носом и короткими узкими носовыми костями. Вторая переменная описывает в анализе 1.1 высокий нос с длинными носовыми костями и малыми широтными размерами, а в анализе 1.2 нос с широкими короткими носовыми костями, высокий, но узкий.

Поскольку у значительного количества важных находок носовые кости не сохранились и не могут быть даже достоверно реконструированы, был проведен второй вариант анализа, учитывающий лишь три признака, определимых даже на изолированных верхнечелюстных костях (табл. 34). Анализ проводился

по трем наборам наблюдений: с человекообразными обезьянами (2.1), без них (2.2) и с включением лишь гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Значимость признаков различается в трех вариантах второго анализа, преимущественно в нагрузках второй канонической переменной; различие, очевидно, происходит из-за своеобразия человекообразных обезьян. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает череп с большой максиллофронтальной шириной и высоким носом; ширина носового отверстия играет второстепенную роль, но в области больших значений она увеличивается. Вторая каноническая переменная в анализе 2.1 описывает высокий узкий нос; в анализах 2.2 и 2.3 – очень широкое носовое отверстие, малую высоту носа и малую максиллофронтальную ширину.

В пространстве двух первых канонических переменных отличия между разными группами гоминоидов выявляются не очень резко. Намного яснее они выявляются при хронологическом анализе (рис. 134-146).

Человекообразные обезьяны отличаются от прочих гоминоидов в наибольшей степени. Гиббоны дифференцированы благодаря малым абсолютным размерам, гориллы, напротив, максимальным величинам. Орангутаны характеризуются также большими размерами и очень вытянутыми пропорциями носовой области. Самыми "человекоподобными" размерами и пропорциями обладают шимпанзе; стоит подчеркнуть, что взрослые шимпанзе оказываются в пределах вариаций современных людей, тогда как молодые отличаются меньшими размерами.

Гоминоиды средней поры позднего миоцена очень вариабельны. "Гориллоидным" комплексом обладал *Ouranopithecus macedoniensis* XIR-1, "шимпанзоидным" – *Dryopithecus brancoi* RUD 197-200 и RUD 77. *Ankarapithecus metei* MTA 2125 из Турции по ширине носа соответствовал средней орангутанов и шимпанзе, но, видимо, обладал очень длинными и широкими носовыми костями.

Австралопитековые больше отличаются от понгид, чем от "эугоминид". Из понгид наибольшее сближение с австралопитековыми выказывают шимпанзе, но лишь в той области значений, в которой они пересекаются и с современным человеком, так что сходство австралопитековых и шимпанзе носит, вероятно, конвергентный характер. Череп ТМ 266-01-060-1 отличается от большинства других австралопитековых сочетанием малой высоты носа и большой ширины носового отверстия при малых абсолютных размерах, особенно ширины носовых костей. Грацильные австралопитеки обнаруживают широкий размах изменчивости, в основном попадая в размах изменчивости современного человека. Однако различия между южно- и восточноафриканскими грацильными австралопитеками фиксируются достаточно стабильно: первые имели абсолютно и относительно большую ширину носа и меньшую межглазничную ширину при равной высоте носа и размерах носовых костей. Ширина носа является также единственным признаком, проявляющим четкую эволюционную тенденцию среди грацильных австралопитеков: она увеличивалась со временем. Черепа KNM-WT 40000 и BOU-VP-12/130 не отличаются принципиально от других грацильных австралопитеков.

Массивные австралопитеки в целом имеют размеры и пропорции носовой области, аналогичные поздним грацильным австралопитекам; возможно, в среднем у "парантропов" размеры несколько больше, а пропорции – шире, но разница имеет скорее характер тенденции. Череп KNM-WT 17000 отличается небольшими размерами и сравнительно вытянутым носом с маленькими носовыми костями. Восточноафриканские "парантропы" обладали относительно несколько более узким носом, чем южноафриканские. Среди восточноафриканской группы "парантропы" из Кооби-Фора отличаются от олдувайского ОН 5; последний характеризуется очень высоким и широким носом с длинными носовыми костями, но малыми максиллофронтальной и симотической шириной. Стоит отметить, что аналогичное олдувайскому строение носовой области визуально наблюдается у синхронного "парантропа" KNM-WT 17400 из Каитио. Поскольку "парантропы" Олдувая и Каитио почти на 200 тысяч лет древнее

массивных австралопитеков из Кооби-Фора, эти различия можно было бы расценить как эволюционные. Древнейший KNM-WT 17000 схож с ОН 5 и KNM-WT 17400 вытянутыми пропорциями носа, а с "парантропами" Кооби-Форы – абсолютными размерами. Можно предположить существование двух линий поздних восточноафриканских "парантропов", различия между которыми, впрочем, не превышают популяционных.

"Ранние *Homo*" по комплексу признаков занимают промежуточное положение между грацильными австралопитеками и пре-архантропами, но в большей массе уклоняются все же к первым. Находки ОН 24, SK 80/846/847, KNM-ER 1813 по комплексам признаков, а Stw 53, KNM-ER 3891 по отдельным чертам соответствуют грацильным австралопитекам. Череп KNM-ER 1470 занимает изолированное положение в силу очень вытянутых пропорций носа и коротких широких носовых костей; вероятно, такая форма носовой области – результат неверной реконструкции (см. также: Алексеев, 1978). Череп KNM-ER 1805 оказывается в пределах изменчивости пре-архантропов как по абсолютным величинам, так и по пропорциям.

Как и по большому количеству других комплексов черепа, по признакам носовой области пре-архантропы оказываются первой группой гоминид, в которой достоверно резко изменяются величины и пропорции по сравнению с долгим периодом относительной стабильности у австралопитековых. Отличия от австралопитековых касаются прежде всего резко возросших абсолютных размеров с относительным укорочением носовых костей; впрочем, переход от австралопитековых к "эугоминидам" через "ранних *Homo*" и пре-архантропов оказывается достаточно плавным.

Размах изменчивости в каждой хронологической группе от пре-архантропов до появления неантропов приблизительно соответствует таковому у современных людей, различия невелики и имеют характер тенденций. В наибольшей степени дифференцированы пре-архантропы, обладающие наименьшими абсолютными широтными размерами носовой области при несколько повышенных высотных. Архантропы, в отличие от пре-палеоантропов, име-

ли в среднем более высокий нос, более широкие и длинные носовые кости (особенно от 600 до 400 тысяч лет назад), а приблизительно до 600 тысяч лет назад – большую максиллофронтальную ширину. В более поздней последовательности от 400 до 40 тыс.л.н. единственным заметным изменением было слабое увеличение ширины носовых костей.

Резкие изменения носовой области произошли с возникновением неантропов. Различия обусловлены меньшим межглазничным расстоянием, низким узким носом, абсолютно меньшими, но относительно большими носовыми костями у неантропов. Трансгрессия неантропов с палеоантропами очень мала, из последних ближе к современным людям (в порядке удаления) черепа Джебел Кафзех 11, Схул V, Джебел Кафзех 6, Сен Сезер, Ля Феррасси I и Монте-Чирчео (последние два близки лишь к отклоняющимся верхнепалеолитическим и мезолитическим неантропам); из более древних находок – Атапуэрка SH 6, Омо I и Флорисбад.

Верхнепалеолитические неантропы в целом представляют переходную группу от палеоантропов к современным людям, отличаясь от последних в среднем в ту же сторону, что и другие архаичные гоминиды, но с меньшей амплитудой. Однако, наиболее ранние неантропы почти полностью включаются в современные вариации (выделяется только Младеч II, не выходящий, впрочем, за границы изменчивости верхнепалеолитических людей), тогда как крайние пределы вариабельности людей верхнего палеолита представлены индивидами более позднего времени, так что плавность перехода от палеоантропов к неантропам довольно относительна. Стоит также отметить, что люди мезолитического времени оказываются ближе к людям верхнего палеолита, чем к современным.

Эволюционные тенденции преобразования признаков носовой области

Признаки носовой области выглядят чрезвычайно стабильными и консервативными на фоне признаков других частей черепа.

Высота носа на ранних этапах гоминизации медленно увеличивалась, хотя отдельные виды уже в середине позднего миоцена оказываются специализи-

рованы по этому признаку, примером чего является европейский XIR 1 (рис. 147). Среди австралопитековых наименьшим значением обладает самый древний – ТМ 266-01-060-1; остальные крайне однородны; можно лишь указать тенденцию к большим величинам у восточноафриканских "парантропов" по сравнению с южноафриканскими. "Ранние *Homo*" делятся на две группы. Первая представлена грацильными "*Homo habilis*", схожими с мелкими грацильными австралопитеками; размер абсолютно меньше минимума синхронных "парантропов", но последовательно увеличивается со временем. Вторая группа состоит из двух крупных индивидов – KNM-ER 1805 и KNM-ER 1470, у которых размер соответствует таковому массивных австралопитеков и пре-архантропов. От пре-архантропов до поздних палеоантропов высота носа была практически неизменной; имеющиеся колебания незначительны и могут объясняться случайностью выборки (возможно некоторое понижение средних значений у ранних пре-палеоантропов и дальнейший медленный их рост до наиболее поздних палеоантропов). Неоантропы имеют намного меньшую высоту носа, чем архаичные гоминиды. Разрыв между позднейшими палеоантропами и ранними неантропами очень велик, трансгрессия значений полностью отсутствует; из более древних гоминид в размах ранних неантропов попадают черепа Омо I, Схул V, IV, IX, Джебел Кафзех 6, 9, 11 и Ля Кина V, не пересекаясь с размахом большинства европейских и "классических" азиатских неандертальцев. С момента около 15 тысяч лет назад пределы изменчивости признака начали увеличиваться, тогда же высота носа опять начала медленно возрастать (на уровне тенденции).

Ширина носа является наиболее активно эволюционировавшим признаком носовой области черепа (рис. 148). Древнейший череп австралопитекового примата ТМ 266-01-060-1 имеет ширину носа, схожую с таковой гоминоидов периода 9-10 млн.л.н. и равную средней современных шимпанзе. Более поздние австралопитековые имели несколько меньшие величины, хотя стоит учитывать единичность наблюдений; очень древний эфиопский KNM-KP 29283 имел ширину носа как у первых грацильных австралопитеков, среди которых величина

увеличивалась в хронологическом ряду, причем как в южноафриканской группе, так и в восточноафриканской. Среди "парантропов" подобной тенденции в явном виде не прослеживается, однако она может быть реконструирована, поскольку наиболее древний представитель этой группы – KNM-WT 17000 – имеет наименьшую величину. В целом же поздние "парантропы" не отличаются от поздних грацильных австралопитеков. Подавляющее большинство "ранних *Homo*", начиная с AL 666-1, включая KNM-ER 1470 и OH 65, за исключением лишь KNM-ER 1805, имели очень узкий нос (меньше поздних грацильных, большей части массивных австралопитеков и пре-архантропов). Череп KNM-ER 1805 попадает в середину размаха изменчивости "парантропов" и минимум размаха пре-архантропов. С возникновения пре-архантропов начался длительный этап увеличения размера, завершившийся около 600-700 тысяч лет назад, после чего размер несколько уменьшился и оставался стабильным или очень слабо увеличивался от 500 до 50-60 тысяч лет назад. Малыми размерами характеризуются гоминиды Ндуту и Нгалоба LH 18, однако они почти не отличаются от Атапуэрка SH 6 и Синантропа (реконструкция по Tattersall et Sawyer, 1996). Характерно, что гоминиды из пещер Джебел Кафзех (кроме Джебел Кафзех 11) и Схул, а также Омо I не сапиентнее синхронного европейского населения. Поздние "классические" неандертальцы почти не трансгрессируют с ранними неантропами; узким носом обладали неандертальцы Мустье I (новая реконструкция по Thompson et Illerhaus, 1998), Сен Сезер и Сакажиа. Среди неантропов происходило медленное уменьшение размера, особенно с 20-25 тысяч лет назад.

Соотношение высоты и ширины носа дифференцирует гоминоидов в нескольких основных случаях. Прежде всего, выделяются орангутаны и гориллы (с примыкающим XIR 1) от остальных гоминоидов в силу значительной вертикальной вытянутости носовой области. TM 266-01-060-1 имел относительно очень широкий нос; грацильные и восточноафриканские массивные австралопитеки – относительно высокий. Пропорции носа южноафриканских "парантропов" и "ранних *Homo*" близки к таковым современных людей, но у первых

абсолютные размеры в среднем несколько больше, а у вторых – меньше. Далее, архантропы, пре-палеоантропы и палеоантропы выделяются из-за больших абсолютных значений и относительно очень широкого носа. Верхнепалеолитические и мезолитические неантропы имели сравнительно с современными низкий нос при равной ширине.

Длина носовых костей в ряду гоминид и их непосредственных предков является эволюционно стабильным признаком (рис. 149). Австралопитековые имели в среднем более длинные носовые кости, чем современные шимпанзе, а внутри группы весьма однородны по данному признаку. Можно лишь отметить относительно длинные носовые кости у ТМ 266-01-060-1, несмотря на малые общие размеры, и сравнительно короткие – у раннего "парантропа" KNM-WT 17000, что, видимо, связано с небольшими размерами черепа в целом. "Ранние *Homo*" попадают в нижние пределы изменчивости австралопитековых; достоверного деления на хронологические группы не обнаруживается, хотя географическая подразделенность достаточно очевидна: особи из Кооби-Фора (KNM-ER 1805, KNM-ER 1813, KNM-ER 1470) обладают наименьшей длиной носовых костей, южноафриканские Stw 53 и SK 80/846/847 – средней, а олдувайский ОН 24 – наибольшей. Впрочем, общий размах их изменчивости меньше такового современных гоминоидов. Пре-архантропы обладали приблизительно теми же величинами признака, что и "ранние *Homo*". Среди более поздних гоминид имеющиеся вариации ненаправлены, вероятно, с пре-архантропов до 300 тысяч лет назад происходило очень медленное уменьшение размера; можно отметить крайне большие значения у почти синхронных гоминид из Бодо и Петралоны. Эпоха существования пре-палеоантропов была временем стабильности, приблизительно с появлением палеоантропов признак начал вновь увеличиваться (лишь у индивида Джебел Кафзех 11 носовые кости очень короткие), а у поздних палеоантропов – вновь уменьшаться. Последние колебания признака, видимо, достоверны, поскольку относятся к гоминидам разных географических территорий. Позднейшие неандертальцы (Мустье I и Сен Сезер, даже с учетом возраста) резко отличаются от более древних очень короткими

носовыми костями, попадая в пределы размаха ранних неоантропов. Длина носовых костей Табун I больше соответствует его поздней датировке. Неоантропы имели более короткие носовые кости, чем палеоантропы; внутри группы хронологические изменения неотчетливы, возможно уменьшение средних величин с 25 по 10 тыс.л.н. и позднейшее их увеличение.

Ширина носовых костей является одним из немногих признаков, по которым все человекообразные обезьяны, включая гиббонов, обнаруживают значительную однородность, в противоположность гоминоидам от австралопитековых до современного человека (рис. 150). Обезьяны имеют очень узкие носовые кости, представители гоминоидной линии – более широкие. ТМ 266-01-060-1 имел крайне узкие носовые кости, сближаясь этим с понгидами, что является подтверждением мнения о его гориллоидности (Wolpoff et al., 2002). Этот конкретный индивид может быть нетипичным представителем своей группы или не предком позднейших австралопитеков, поскольку гоминоиды середины позднего миоцена резко превосходят его и средние орангутанов и шимпанзе, не отличаясь, с другой стороны, от грацильных австралопитеков. Грацильные австралопитеки, как в восточноафриканской, так и в южноафриканской линиях, проявляют тенденцию к сужению носовых костей от ранних к поздним. "Парантропы" и "ранние *Homo*" схожи между собой и с грацильными австралопитеками. Пре-архантропы обладали в среднем несколько более широкими носовыми костями; в дальнейшем размер слабо увеличивался до появления пре-палеоантропов, у последних он был стабильным или слабо уменьшился, а с появлением палеоантропов начался новый этап слабого увеличения. Среди палеоантропов четкой географической разницы выделить невозможно, тенденция к увеличению размера среди европейских находок едва улавливается. Можно отметить более сапиентные малые значения признака у Омо I, Схул IX, Джебел Кафзех 11, Схул V, Мустье I и Сен Сезер и, напротив, крайне большие – у Табун I. У неоантропов симотическая ширина сравнительно с более древними гоминоидами мала, хотя трансгрессия этих групп составляет около половины раз-

маха изменчивости; с момента около 20 тыс.л.н. начался последний этап уменьшения признака.

Отношение длины и ширины носовых костей может применяться в нескольких случаях. Таксономически достоверно дифференцируются только гиббоны, орангутаны и гориллы. Гиббоны отличаются очень маленькими, но сравнительно широкими носовыми костями; орангутаны, напротив, длинными и узкими; гориллы – еще более длинными при той же ширине (к ним примыкает гоминоид МТА 2125, отличающийся большей шириной костей). Все остальные гоминоиды отличаются лишь на уровне тенденций. Шимпанзе, ТМ 266-01-060-1 и KNM-WT 17000 занимают промежуточное положение между гиббонами и орангутанами, имея длину костей как у современного человека, но в среднем меньшую ширину. Грацильные и поздние массивные австралопитеки отличаются большей в среднем длиной костей при похожей ширине; "ранние *Homo*", напротив, – большей шириной при длине, средней для шимпанзе и человека, они практически идентичны современным людям как по размерам, так и по пропорциям. В среднем большими, чем у современных людей, величинами и несколько более широкими костями обладали архантропы, пре-палеоантропы и палеоантропы. Люди верхнего палеолита имели сравнительно короткие и широкие носовые кости; мезолитическое население оказывается промежуточным между верхнепалеолитическим и современным.

Дополнительным важным признаком носовой области черепа является степень выступания носовых костей. Она может быть выражена несколькими способами: отношением длин от "базиона" до "назиона" и до "риниона", а также углами $pr-n-rhi$ и $ns-n-rhi$ (рис. 151-153). Указатель выступания носовых костей ($ba-n : ba-rhi$) ценен в плане выявления своеобразия современных шимпанзе и австралопитековых. У них расстояние $ba-rhi$ меньше, чем $ba-n$, тогда как у подавляющего большинства остальных гоминоидов соотношение обратное. Существенно, что "ранние *Homo*" оказываются переходной группой между австралопитековыми и "эугоминидами", выделяется в максимум австралопитеков лишь череп ОН 24 (рис. 151).

Два вышеуказанных угла выступления носа похожим образом распределены среди гоминоидов; второй угол важен тем, что позволяет исключить влияние альвеолярного прогнатизма (рис. 152, 153). Стоит отметить резко выраженную понгидность австралопитековых (нет пересечения значений с "эугоминидами"), переходное положение "ранних *Homo*" и пре-архантропов, а также достаточно современные значения угла у позднейших гоминоид с тенденцией к усилению выступления носа с приближением к современности.

В целом, выявляются два основных и несколько мелких "поворотов" эволюции признаков носовой области: первый крупный произошел с возникновением пре-архантропов, второй – с возникновением неоантропов. Менее значительные: начало стабильности с появлением ранних архантропов, появление пре-палеоантропов (или ранее – до 600 тысяч лет назад), появление палеоантропов.

Таксономическое значение признаков носовой области

Комплекс признаков носовой области оказывается в таксономическом плане малоинформативным. Одновременно, он является исключением из общего правила, поскольку австралопитековые по строению носа намного ближе к современным людям, чем к понгидам. С другой стороны, резкое отличие австралопитековых от первых "эугоминид" и их близость к шимпанзе весомее вторичного сходства австралопитековых и современных людей.

Австралопитеков можно определить как подсемейство понгид или самостоятельное семейство. Внутри группы выделяется комплекс признаков череп ТМ 266-01-060-1, заслуживающий выделения в отдельный род. Грацильные и массивные австралопитеки достаточно схожи, различия не достигают даже видовых; географические группы внутри обеих общностей различаются не более, чем подвиды; таким образом, можно выделить один вид с несколькими хронологическими и географическими подвидами.

Грацильные "ранние *Homo*" в целом соответствуют мелким грацильным австралопитекам, но имеют более узкий нос и широкие носовые кости, так что могут быть выделены в отдельный подвид или, менее вероятно, вид австрало-

питеков. Таксономическое положение крупных индивидов KNM-ER 1470 и KNM-ER 1805 оказывается неясным в силу их промежуточности между австралопитековыми и пре-архантропами, они попадают в пределы изменчивости обеих групп; первый к тому же довольно специализирован.

Оценка таксономических масштабов внутри семейства гоминид наталкивается на очевидную трудность, проистекающую из непоследовательности этих масштабов в группе понгид. Гоминоиды от пре-архантропов до поздних палеоантропов могут отличаться от современных людей как на уровне вида (если сравнивать эту разницу с таковой горилл и шимпанзе), так и на уровне семейства (при принятии за масштаб сходство шимпанзе и современных людей). Наиболее отличаются пре-архантропы, возможно, заслуживающие статус подвида; остальные архаичные гоминиды крайне схожи, имеющиеся вариации не превышают величины расовых (табл. 35). Среди пре-палеоантропов и палеоантропов есть отдельные индивиды (Атапуэрка SH 6, Омо I и Флорисбад; Джебел Кафзех 6 и 11, Схул V и Сен Сезер), очень схожие с неолитами. Близость может быть как генетической, так и конвергентной (учитывая пример с австралопитеками); решить этот вопрос без привлечения других признаков невозможно.

Таким образом, в семействе людей имеется один род с двумя видами. Гоминоиды от пре-архантропов до поздних палеоантропов объединяются в один вид с двумя хронологическими подвидами, между которыми есть hiatus находок. Ко второму виду относятся неолиты и, возможно, ряд гоминид с датировками до 100 тыс.л.н. (табл. 36).

4.1.2.3. Скуловая область

Скуловая область может характеризоваться лишь признаками скуловой кости, однако функционально в нее входит также скуловой отросток височной кости, скуловой отросток верхнечелюстной кости и скуловая дуга в целом. По причине малого количества измерений (что, в свою очередь, связано с плохой сохранностью материала по этим признакам и, зачастую, сложностью выявления скуловисочного и скуловерхнечелюстного швов) был проведен канониче-

ский анализ по одному набору признаков, но по трем наборам наблюдений: всего массива данных (1.1), без обезьян (1.2) и только гоминид, живших после 400 тысяч лет назад (1.3, табл. 37).

Значимость признаков в трех вариантах канонического анализа сильно различается, что, очевидно, связано с особенностями строения человекообразных обезьян и архаичных гоминид. Первая каноническая переменная в области больших значений в анализе 1.1 описывает череп с высокой подборбитной частью скуловой кости (или же высоким скуловым отростком верхнечелюстной кости), длинной скуловой дугой, в составе которой большую роль играет скуловой отросток височной кости; наибольшая высота скуловой кости практически не имеет таксономического веса. В анализе 1.2 первая переменная описывает аналогичный комплекс, но с заметным смещением значений признаков: прежде всего, удлинение скуловой дуги, затем – увеличение наименьшей высоты скуловой кости и в минимальной степени – изменение двух других признаков. В анализе 1.3 эта же переменная описывает иной комплекс: уменьшение наибольшей высоты скуловой кости при увеличении наименьшей (укорочение лобного отростка скуловой кости), а также удлинение скулового отростка височной кости при укорочении скуловой дуги. Вторая переменная в анализах 1.1 и 1.2 описывает увеличение наименьшей высоты скуловой кости при уменьшении наибольшей (уменьшение лобного отростка скуловой кости), а также укорочение скуловой дуги при удлинении скулового отростка височной кости. В анализе 1.3 вторая переменная описывает удлинение скулового отростка височной кости и скуловой дуги в целом, а также удлинение лобного отростка скуловой кости.

Относительное распределение групп гоминоидов на графиках канонического анализа по признакам скуловой области очень похоже на таковое по признакам носовой области, с изменением положения орангутанов и горилл, которые имеют большие значения первой переменной и средние – второй (по признакам носовой области – наоборот; рис. 154-160). Гиббоны отличаются малы-

ми общими размерами; гориллы напротив, максимальными, при укорочении лобного отростка скуловой кости и удлинении скулового височной кости; орангутаны имеют более умеренные пропорции, но четко дифференцированы от гоминид. Скуловая область черепа шимпанзе очень похожа на таковую современных людей, хотя в среднем имеет меньшие размеры.

Австралопитековые очень разнообразны, частично занимают промежуточное положение между понгидами и "эугоминидами", частично специализированы. Череп ТМ 266-01-060-1 обладает умеренными пропорциями, но сравнительно крупными размерами, особенно при учете малых общих размеров.

Грацильные австралопитеки очень четко разделяются на две группы: первая включает хадарские черепа, вторая – южноафриканские находки и KNM-WT 40000. Хадарские австралопитеки характеризуются длинной скуловой дугой, очень крупной скуловой костью и слабоотличимы от массивных австралопитеков. Южноафриканские грацильные австралопитеки крайне гомогенны и выглядят "связующим звеном" между шимпанзе и "эугоминидами". Череп KNM-WT 40000 имеет промежуточные черты между австралопитеками Стеркфонтейна и Хадара; вероятно, при более тщательной реконструкции длина скуловой дуги может оказаться большей, что сблизит этот череп с афарскими находками.

Массивные австралопитеки в целом выглядят специализированной группой. Они отличаются очень длинной скуловой дугой и крупными размерами скуловой кости, но, в отличие от орангутанов и горилл, сравнительно длинным лобным отростком скуловой кости. Древнейший массивный парантроп KNM-WT 17000 характеризуется длинной скуловой дугой, величина которой обусловлена не скуловым отростком височной кости, а длиной скуловой кости, и средних размеров скуловой костью (большой относительно малых общих размеров черепа). Среди поздних "парантропов" выделяются две находки: KNM-ER 732 и ОН 5. Первый череп отличается очень малыми абсолютными размерами и примыкает к южноафриканским грацильным австралопитекам; второй – очень крупными вертикальными размерами скуловой кости (за счет подглаз-

ничной части, что отмечено ранее Rak, 1983) при размерах скуловой дуги, обычных среди других массивных австралопитеков. "Парантропы" Южной Африки являются наиболее многочисленной и однородной группой среди массивных австралопитеков; можно отметить очень крупные размеры скуловой области черепа DNH 7, наименьшего в группе по размерам мозговой коробки.

"Ранние *Homo*" отчетливо делятся на две группы. Первая представлена крупными черепами KNM-ER 1470 и KNM-ER 1805, отличающимися очень высокой и длинной скуловой костью. Пропорции скуловой области черепа KNM-ER 1470 в наибольшей степени соответствуют комплексу признаков массивных австралопитеков. KNM-ER 1805 несколько более специализирован по пропорциям скуловой кости (абсолютно и относительно крайне длинная, относительно низкая, но абсолютно высокая), но также похож на "парантропов" (необходимо упомянуть, что большинство измерений этого черепа являются реконструированными). С другой стороны, оба черепа в некоторой степени сближаются и с пре-архантропами. Вторая группа "ранних *Homo*", представленная черепами SK 80/846/847, Stw 53, OH 24, KNM-ER 3732, KNM-ER 1813, отличается небольшими размерами: по размерам скуловой кости они соответствуют максимуму южноафриканских грацильных австралопитеков и минимуму южноафриканских массивных, а размеры их скуловой дуги намного меньше, чем у "парантропов". Длина скулового отростка височной кости в обеих группах "ранних *Homo*" почти одинакова, близка к величинам у грацильных австралопитеков и меньше, чем у "парантропов".

Пре-архантропы оказываются первой группой, по-настоящему переходной от австралопитековых к "эугоминидам". Учитывая особенности комплексов признаков более древних гоминоидов, предками "эугоминид" оказываются южноафриканские грацильные австралопитеки и "ранние *Homo*". От более поздних гоминид пре-архантропы отличаются большими размерами скуловой области.

Более поздние архантропы в целом схожи с пре-архантропами, но в среднем несколько крупнее. С другой стороны, они значительно превосходят и более поздних гоминид, которые в совокупности представляют довольно плавный

переход вплоть до современного человека. В этой последовательности можно отметить большую сапиентность гоминид из Брокен Хилл, Сима де лос Уэсос, Штейнгейма и Цзинъюшана по сравнению с черепом Дали и, тем более, африканскими черепами Нгалоба LH 18 и Омо I. Также, гоминиды из пещер Схул и Кафзех оказываются архаичнее (или специализированнее) большинства европейских неандертальцев; вместе с черепом из Брокен Хилл они характеризуются крупными размерами скуловой кости, в особенности длинным лобным отростком, при укороченной до современных размеров скуловой дуге. Подобное сочетание признаков встречено также на некоторых верхнепалеолитических и мезолитических черепах из Африки (Кейп Флэтс, Виллейс Копи №I, II и III, Асселар; видимо, схожий комплекс был у черепа Бордер Кэйв).

Верхнепалеолитические неоантропы в целом практически идентичны современным людям, демонстрируя даже несколько больший размах изменчивости. Характерно, что самые ранние неоантропы (приблизительно до 24-25 тыс.л.н.) в наибольшей степени отличаются от палеоантропов, тогда как неоантропы середины и конца верхнего палеолита увеличивают размах изменчивости в сторону более архаичных гоминид. Полностью современным комплекс признаков скуловой области становится с 10 тыс.л.н.

Эволюционные тенденции преобразования признаков скуловой области

Из вышеупомянутых признаков скуловой области эволюция длины скулового отростка височной кости уже анализировалась при рассмотрении височной кости.

Эволюционные изменения длины скуловой дуги в целом повторяет изменения скулового отростка височной кости, но в более резко выраженной степени (рис. 161). В частности, значительно различаются две группы грацильных австралопитеков, а "парантроп" KNM-WT 17000 сближается с хадарскими находками; также, очевиднее разрывы между поздними "парантропами", "ранними *Номо*" и пре-архантропами. Архантропы превосходили современных людей по длине скуловой дуги почти без пересечения значений. С времени ранних архантропов до появления пре-палеоантропов размер уменьшался. Брокен Хилл

оказывается вполне современным по этому признаку. С появления пре-палеоантропов до появления поздних палеоантропов размер увеличивался, после чего стабилизировался, а примерно с появления неоантропов или с несколько более раннего времени началось уменьшение.

Высота скуловой кости, как наибольшая, так и наименьшая, эволюционировала схожим образом; различия групп по второму признаку выявляются более отчетливо (рис. 162, 163). Можно отметить лишь большее сходство черепа KNM-WT 40000 с хадарскими австралопитеками, а KNM-WT 17000 – с южноафриканскими грацильными. С ранних архантропов по появления поздних палеоантропов высота скуловой кости уменьшалась. Стоит упомянуть очень архаичное строение скуловых костей гоминид из Атапуэрка (Гран Долина); малые размеры наименьшей высоты при средних – наибольшей (высокая кость с длинным лобным отростком) у гоминид из Брокен Хилл и пещер Схул, Джебел Кафзех, Бордер Кэйв; обратное соотношение (очень массивная кость с укороченным лобным отростком) у кости из Клазиес Ривер KRM 16651 и большей части неандертальцев. У поздних палеоантропов высота кости в среднем несколько увеличилась, хотя в Европе она, видимо, оставалась стабильной. Позднейшие неандертальцы имели сравнительно низкие скуловые кости, не отличаясь от самых ранних неоантропов. С момента появления неоантропов до современности высота скуловой кости слабо увеличилась.

Таксономическое значение признаков скуловой области

Как и при анализе таксономической значимости признаков носовой области, значение признаков скуловой оказывается не вполне ясным. С одной стороны, гиббоны, орангутаны и гориллы очень четко дифференцированы от гоминид; с другой, шимпанзе широко трансгрессируют с современным человеком.

Австралопитековые в целом занимают промежуточное положение между понгидами и гоминидами, но значительно уклоняются ко вторым. Внутри группы четко обособлены южноафриканские грацильные с примыкающими к ним черепами TM 266-01-060-1 и KNM-WT 40000, они чрезвычайно похожи

между собой и резко отличны от группы, состоящей из хадарских и массивных австралопитеков. Различия вполне могут достигать уровня родовых. Выделение видов затруднено; всех австралопитеков второй группы можно объединить в один вид с несколькими подвидами или разделить на несколько видов. Если подходить к систематике формально, то маленький череп KNM-ER 732 должен быть объединен с южноафриканскими грацильными австралопитеками.

Разделение "ранних *Homo*" на две группы может отражать действительную таксономическую дифференциацию, но может также быть следствием случайности состава выборки, поскольку общий размах их изменчивости практически равен таковому массивных австралопитеков. Мелкие "ранние *Homo*" неотличимы от южноафриканских грацильных австралопитеков. Крупные могут быть почти равновероятно отнесены как к группе "парантропов" (к ним несколько больше отклоняется KNM-ER 1805), так и к архантропам.

Архантропы очень разнообразны; пре-архантропы, возможно, несколько отличаются меньшими средними размерами, однако различия вряд ли достигают даже подвидовых (табл. 38). Столь же незначительны и отличия более поздних хронологических групп; имеющиеся географические вариации, наиболее вероятно, имеют ранг не выше рас (например, указанное выше своеобразие африканских гоминид в течение долгого временного промежутка). Однако, к моменту появления неантропов различия достигают как минимум видовых. Переходной группой с неясным таксономическим статусом оказываются поздние палеоантропы: они могут быть практически с равной вероятностью отнесены как к виду архаичных людей, так и к виду неантропов (табл. 39).

4.1.2.4. Верхняя челюсть

Верхнечелюстные кости имеют весьма сложную конфигурацию и составляют основу лицевого скелета. Описание верхнечелюстных костей может осуществляться с разных точек зрения. Канонический анализ проводился по трем наборам признаков: первый включает все измерительные характеристики (кроме ширины носа; также, размер №48d для верхнечелюстной кости является в большинстве случаев проекционным), второй отражает лишь общую форму,

третий описывает специфику строения альвеолярной части кости (табл. 40, 41, 42). Анализ по первому набору проводился с включением обезьян (1.1) и без них (1.2); анализы по двум другим – по аналогичным выборкам (2.1, 2.2, 3.1, 3.2), а также с включением лишь гоминид, живших позже 400 тыс.л.н. (2.3, 3.3).

В анализе по полному набору признаков наибольшее значение приобретают признаки общей формы, а также ширины неба (табл. 40). Первая каноническая переменная в области больших значений в анализе 1.1 описывает удлинение альвеолярной дуги, понижение высоты лица, сужение неба, увеличение высоты альвеолярного отростка, особенно в задней части, высоты носа и средней ширины лица, а также уменьшение нижней горизонтальной профилировки; сочетание уменьшения размера $n-pr$ при увеличении $n-ps$ и $ps-pr$ отражает изогнутость (вогнутость) вертикального лицевого профиля или степень альвеолярного прогнатизма. В анализе 1.2 первая переменная имеет практически такие же значения нагрузок, но с обратным знаком; изменены относительные значимости отдельных признаков; также, длина неба увеличивается в области больших значений, тогда как длина альвеолярной дуги уменьшается. Вторая каноническая переменная имеет различающиеся нагрузки в двух вариантах анализа. В анализе 1.1 она описывает увеличение высоты лица при уменьшении альвеолярного прогнатизма, уменьшение ширины лица (в средней и альвеолярной частях) при увеличении нижней горизонтальной профилировки, укорочение альвеолярной дуги при увеличении размеров неба и уменьшении высоты альвеолярного отростка. В анализе 1.2 вторая переменная описывает прежде всего уменьшение средней ширины лица при расширении альвеолярной, увеличение высоты скулового отростка кости и размеров неба, а также укорочение альвеолярной длины. Третья переменная в анализах 1.1 и 1.2 описывает один комплекс, но с различиями в относительной нагруженности признаков. В целом, в области больших значений верхнечелюстная кость имеет большую высоту со слабой вертикальной профилировкой (альвеолярный ортогнатизм), большую среднюю ширину при малой горизонтальной профилировке, высокую подор-

битную часть, низкий скуловой отросток и длинное небо при малой ширине альвеолярной части.

В анализе по признакам общей формы верхнечелюстной кости наибольшее значение приобретает длина альвеолярной дуги, средняя ширина лица и высота лица, наименьшее – ширина альвеолярной дуги (табл. 41). Первая каноническая переменная в области больших значений описывает короткую альвеолярную дугу, низкое лицо, широкое в средней части и узкое – в нижней, со слабой горизонтальной профилировкой. Вторая переменная в анализе 2.1 описывает широкое лицо со слабой горизонтальной профилировкой, довольно низкое; в анализах 2.2 и 2.3, напротив, лицо с малой средней шириной с сильной профилировкой, широкое в альвеолярной части, высокое, с короткой альвеолярной частью.

В анализе по признакам альвеолярной части наибольшее значение приобретает длина альвеолярной дуги и размеры неба, наименьшее – ширина альвеолярной дуги и высоты альвеолярного отростка (табл. 42). Первая каноническая переменная в области больших значений в анализе 3.1 описывает увеличение длины и ширины альвеолярной дуги, сужение неба и понижение альвеолярного отростка; в анализах 3.2 и 3.3 – укорочение и сужение альвеолярной дуги, увеличение размеров неба и слабое повышение альвеолярного отростка. Вторая каноническая переменная в области больших значений описывает увеличение размеров неба, укорочение и сужение альвеолярной дуги и понижение альвеолярного отростка.

Человекообразные обезьяны могут быть легко дифференцированы от "эугоминид", среди понгид наибольшее сходство с человеком имеют шимпанзе (рис. 164-185). Австралопитековые отклоняются от современных людей в сторону понгид по оси первой канонической переменной, но имеют значительную специфику по сравнению с последними по оси второй переменной. Благодаря этому они могут быть охарактеризованы как сестринская понгидам группа.

Важно, что "ранние *Ното*" и большинство архантропов оказываются ближе к австралопитековым, чем к современному человеку.

Гоминоиды начала среднего миоцена достаточно разнообразны, но в целом входят в общность понгид.

Череп TM 266-01-060-1 близок к остальным австралопитековым, по признакам общей формы верхней челюсти несколько уклоняется в сторону шимпанзе. По форме и размерам альвеолярной части почти идентична челюсть KNM-KP 29283, имеющая датировку больше 4 миллионов лет назад. Челюсти KNM-ER 30200 и KNM-ER 30745 фрагментарны и по этой причине не попали в многомерные анализы, но их признаки аналогичны таковым KNM-KP 29283 и TM 266-01-060-1. Единственное различие заключается в меньшей ширине неба у индивида из Чада: по этому признаку он уклоняется в сторону гоминоидов начала среднего миоцена, тогда как восточноафриканские ранние австралопитеки неотличимы от грацильных австралопитеков.

Среди грацильных и массивных австралопитеков можно различать две основные группировки. Первая включает восточноафриканских грацильных и всех массивных австралопитеков, схожих с ранними австралопитеками и уклоняющихся по важнейшим признакам в сторону крупных понгид. Вторая включает только южноафриканских грацильных австралопитеков, которые оказываются ближе к шимпанзе и "эугоминадам". По признакам альвеолярной части челюсти эти группы почти не выявляются.

Челюсть Гаруси 1 метрически может быть охарактеризована лишь по одному признаку высоты альвеолярного отростка, который довольно неспецифичен среди австралопитековых; у указанной находки размер сравнительно невелик. Череп KNM-WT 40000, возможно, несколько уклоняется в сторону южноафриканских находок; череп BOU-VP-12/130, напротив, представляет наиболее понгидный вариант.

Среди массивных австралопитеков KNM-WT 17000 занимает изолированное и нейтральное положение относительно позднейших географических вариантов. Южно- и восточноафриканская группы отличаются, но менее четко,

чем среди грацильных австралопитеков. Южноафриканские были более прогнатны, узколицы и имели меньшее узкое небо. Среди восточноафриканских резко выделяются Омо-323-896a,b и KGA10-525 благодаря крайне широкому небу (хотя первый из указанных индивидов является древнейшим, а второй – позднейшим в своей группе), а также ОН 5 – благодаря огромной орбитально-альвеолярной высоте, размерам скулового отростка и большому небу. Визуально очень похожей верхней челюстью обладал синхронный "парантроп" KNM-WT 17400 из Каитио. Напротив, один из позднейших восточноафриканских "парантропов" KNM-CH 1 имел средние в группе размеры, превосходя в размерах самых крупных южноафриканских массивных австралопитеков. Также, одним из наибольших является индивид KNM-ER 405.

"Ранние *Homo*" по комплексу всех признаков оказываются намного ближе к позднейшим гоминидам, чем к австралопитековым, по общим размерам челюсти – наоборот, по признакам альвеолярной дуги они оказываются промежуточной группой. Внутри группы выделяются два варианта: прогрессивный (AL 666-1, ОН 24, SK 80/846/847 и KNM-ER 1813) и архаичный или специализированный (KNM-ER 1470 и KNM-ER 1805). По комплексу всех признаков первый вариант сближается с пре-архантропами, второй отклоняется в сторону шимпанзе; по общим признакам челюсти и признакам альвеолярной части первый сближается с поздними гоминидами, второй – с австралопитеками. Морфология древнейшего "раннего *Homo*" AL 666-1 соответствует первому из указанных вариантов; некоторое отклонение в сторону понгид по оси второй канонической переменной, вероятно, отражает сравнительную архаичность строения. Челюсть ОН 65 с большим основанием должна быть отнесена к первому варианту, хотя и занимает промежуточное положение между первым и вторым, что противоречит мнению авторов первоописания (Blumenschine et al., 2003).

Пре-архантропы по комплексу всех признаков, общим размерам сближаются с австралопитеками, представляя вместе с "ранними *Homo*" переходный пласт к "эугоминидам". Очень близким к пре-архантропам оказывается череп Юнкса 2 (EV 9002), несмотря на достаточно позднюю датировку. Другие ар-

хантропы намного более схожи с современным человеком, отличаясь деталями строения и очень крупными размерами. Максимальными размерами неба отличаются Питекантроп IV и Гунванлин (Лантьянь 1964 г.). Отдельные определяемые размеры черепа из Коро-Торо ("*Tchadanthropus uxoris*") меньше нижнего предела изменчивости архантропов, что может рассматриваться как подтверждение принадлежности этой находки современному человеку (Wood, 2002). Поздние архантропы (Синантропы и Араго XXI) неотличимы от пре-палеоантропов.

Пре-палеоантропы намного сапиентнее, чем архантропы, отличаясь от современного человека преимущественно общими размерами. Европейские пре-палеоантропы из Сима де лос Уэсос и Штейнгейма ближе к современным людям, чем азиатские (Дали, Цзиньнюшан) и африканские (Нгалоба LN18, Омо I, возможно, Флорисбад). Палеоантропы в целом схожи с пре-палеоантропами, однако резко отличаются по общим размерам верхней челюсти. По этим же размерам палеоантропы абсолютно надежно отличаются от неантропов, между облаками значений имеется хиатус. Крайне специфичными для палеоантропов являются: большая высота лица, сильная профилировка среднего этажа лица и огромная альвеолярная часть; максимума выраженности эти признаки достигают у "классических" неандертальцев. Лишь четыре индивида – Джебел Кафзех 6 и 9, Схул V и Шанидар V – оказываются на краю изменчивости неантропов (рис. 178, 185). Характерно, что по признакам строения альвеолярной части гоминиды из пещер Схул (в том числе Схул IV) и Джебел Кафзех не ближе к современным людям, чем европейские и западноазиатские неандертальцы.

Верхнепалеолитические неантропы намного ближе к современным людям, чем палеоантропы. Однако, вплоть до 15 тысяч лет назад подавляющее большинство неантропов отличались низким лицом, слабой горизонтальной профилировкой средней части лица, крупными размерами альвеолярной части, относительно длинным небом. Этот комплекс в наибольшей степени соответствует комплексу современного экваториального населения. Верхняя челюсть яв-

ляется одним из немногих отделов черепа, признаки которого надежно отличаются у современных людей разных рас. Наиболее характерно строение верхней челюсти представителей экваториальной расы; облака изменчивости экваториалов и остальных рас пересекаются приблизительно на половину их размахов изменчивости.

Эволюционные тенденции преобразования признаков верхнечелюстной кости

Большинство признаков верхней челюсти сравнительно слабо менялись с ходом эволюции. Наибольшие изменения претерпела альвеолярная часть челюсти.

Верхняя высота лица, высота альвеолярного отростка, орбито-альвеолярная высота и средняя ширина лица эволюционировали почти одинаково (рис. 186-189). При этом процессе чередовались этапы изменения значений и периоды стабильности. Первое реконструируемое увеличение произошло в позднем миоцене, у австралопитековых и "ранних *Homo*" размер в целом оставался стабильной величиной, хотя среди грацильных австралопитеков намечается тенденция к увеличению почти всех признаков. "Ранние *Homo*" по отдельным чертам верхней челюсти разделяются так же, как и по их комплексам; почти не имеет разграничивающей силы средняя ширина лица. С возникновения пре-архантропов начался период увеличения указанных признаков, достигших максимума около 600-700 тысяч лет назад. После верхняя челюсть уменьшилась, и у с поздних архантропов до поздних палеоантропов размеры оставались стабильными. Европейские ранние и все поздние палеоантропы (включая черепа Схул IV, V и VII) отличаются повышенными значениями высотных размеров, тогда как их средняя ширина лица не выходит за пределы изменчивости более ранних или поздних гоминид. Ближе к неоантропам оказываются гоминиды из пещеры Джебел Кафзех, Схул IX (реконструкция), Джебел Ирхуд I, Ля Кина V, Табун I и наиболее поздние палеоантропы – Амуд I, Мустье I и Сен Сезер. Неоантропы отличаются от палеоантропов меньшими высотными размерами верхней челюсти; с начала верхнего палеолита до 10-15

тысяч лет назад эти размеров продолжали уменьшаться. Приблизительно с мезолита или несколько раньше начался новый этап увеличения высоты верхней челюсти.

Признаки альвеолярной части верхней челюсти изменялись более радикально, хотя этапы изменений полностью совпадают с вышеуказанными для признаков высоты и ширины челюсти (рис. 190-193). Благодаря находкам ранних австралопитеков с большими деталями реконструируется эволюция челюсти на самых древних этапах становления этой группы. Средний миоцен, вероятно, был эпохой стабильности, между 6 и 4 миллионами лет размеры альвеолярной части челюсти росли, потом до 3,2 миллиона лет опять не менялись, после до 2,5 миллиона лет увеличивались в южно- и восточноафриканской группах. Восточноафриканские "парантропы" и ранние архантропы (Питекантропы IV, VIII, Петралона, Гунванлин (Лантьянь 1964 г.), также Брокен Хилл) характеризуются чрезвычайно большими размерами жевательного аппарата; первые отличаются преобладанием длиннотных размеров альвеолярной дуги и неба, вторые – широтных. По этим характерным признакам даже наименьшие представители указанных групп превосходят подавляющее большинство более поздних гоминид и максимум современного человека. Важно отметить, что по ширине альвеолярной дуги и ширине неба между пре-архантропами и ранними архантропами, а также последними и поздними архантропами (Синантропы, Юнксиань 2 (EV 9002), Бодо, Араго XXI) имеются hiatus значения. Очевидно, в эти периоды происходило чрезвычайно активное изменение признаков. Предположение об отсутствии генетической связи между гоминидами указанной последовательности менее вероятно, поскольку каждая хронологическая группа представлена находками с разных континентов, и, напротив, находки из географически близких местонахождений входят в число разных хронологических групп. Среди более поздних гоминид большими размерами жевательного аппарата отличаются палеоантропы, особенно поздние. Стоит отметить, что гоминиды из пещер Схул и Джебел Кафзех и череп Джебел Ирхуд I не отличаются от палеоантропов Европы, хотя могут быть охарактеризованы и как несколько

уклоняющиеся экваториальные неоантропы. Вместе с тем, позднейшие неандертальцы – Амуд I, Мустье I и особенно Сен Сезер – имели сравнительно небольшие размеры альвеолярной дуги и неба, сближаясь с первыми неоантропами. К последним очень близок и череп из Табун I, что подтверждает его позднюю датировку. Люди раннего верхнего палеолита характеризуются длинной альвеолярной дугой и длинным небом, сближаясь с современными экваториальными группами, о чем уже говорилось выше. Очень большими размерами жевательного аппарата отличаются поздневерхнепалеолитические, мезолитические и современные представители населения Австралии и Индонезии: Кубул Крик 50.76, Кейлор, Талгай, Кохуна, Накури 1, Коу Свэмп 5, Вадьяк I и II, современные меланезийцы и австралийские аборигены. Длинное и узкое небо является типичной чертой африканского населения по меньшей мере с середины верхнего палеолита (Кейп Флэтс, Фиш Хук, многочисленные находки из Эльментейты, Гембль 4 и 5, Хома шелл-мунд череп №4, Виллейс Копи № II и III, Макалия №I и II, Накуру IX, Асселяр) до современности.

Таксономическое значение признаков верхнечелюстной кости

Верхняя челюсть, а точнее – ее альвеолярная часть оказывается наиболее ценным в таксономическом плане элементом лицевого отдела черепа.

Современные понгиды отчетливо разделяются на роды. Австралопитековые в целом представляются сестринской группой по отношению к понгидам. Приблизительно с равным основанием можно определить австралопитековых как подсемейство понгид или самостоятельное семейство. Дифференциация внутри группы затруднена. Учитывая особенности разделения видов понгид, всех австралопитековых можно объединить в один вид или выделить два близких вида. Первый включает ранних, восточноафриканских грацильных и массивных австралопитеков, второй – только южноафриканских грацильных. Вместе с тем, по отдельным признакам и их соотношениям хронологические и географические группы достоверно различимы; их можно условно определить в качестве подвидов.

"Ранние *Homo*", наряду с пре-архантропами, являются промежуточной группой между австралопитековыми и "зугоминидами". В связи с этим определение их таксономического статуса затруднено, однако все же в большей степени они уклоняются в сторону австралопитековых; возможно даже объединение их в один род. "Ранние *Homo*" разделяются на две группы. К первой грацильной прогрессивной группе относятся AL 666-1, OH 65, OH 24, SK 80/846/847 и KNM-ER 1813, а по отдельным признакам добавляются Stw 53, KNM-ER 3732 и, возможно, OH 62. Ко второй архаичной или специализированной группе относятся KNM-ER 1470 и KNM-ER 1805, а по отдельным признакам добавляются KNM-ER 3891 и KNM-ER 7330. Разделение двух групп не является абсолютно надежным, а размах вариаций меньше такового у видов современных гоминоидов, что оставляет возможность принадлежности всех "ранних *Homo*" к одному виду. Более того, в тот же вид могут быть включены и пре-архантропы.

Гоминоиды от ранних архантропов до современного человека достаточно схожи, чтобы быть объединенными в одно семейство и даже род (табл. 43). Наиболее уклоняющимися формами являются ранние архантропы, благодаря огромным размерам жевательного аппарата. По этому комплексу признаков они могут быть объединены с представителями предыдущей стадии. Однако по общим размерам верхней челюсти и сумме всех признаков они сближаются все же с позднейшими гоминидами. Такое промежуточное положение может быть отражено выделением самостоятельного подрода.

Пре-палеоантропы и некоторые ранние палеоантропы очень схожи с современными людьми и могли бы быть определены как подвид рецентного вида, однако связующие находки в промежутке от 100 до 40 тысяч лет неизвестны (табл. 43). Различия внутри группы пре-палеоантропов, видимо, могут быть объяснены географической изменчивостью: наиболее отчетливо дифференцирована ранняя европейская группа, тогда как африканские и азиатские находки более схожи. Эти группы могут быть определены как большие расы.

Неандертальцы по ряду вышеописанных признаков дифференцированы от современных людей с наличием морфологического хиатуса, что должно быть расценено как доказательство видового уровня различий. С другой стороны, наиболее поздние неандертальцы заметно уклоняются в сторону неоантропов, поэтому нельзя исключать вероятность генетической связи этих групп (табл. 44).

4.1.2.5. Лицевой отдел в целом

Лицевой отдел черепа описывается большим количеством признаков (табл. 2 и 45). Канонический анализ по комплексу всех признаков проводился в двух вариантах: с включением человекообразных обезьян (1.1) и без них (1.2, табл. 45).

Первая каноническая переменная в области больших значений описывает длинное широкое лицо с выступающей альвеолярной частью, массивные латеральные края глазниц, усиление горизонтальной профилировки верхней части лица при уменьшении профилировки средней части, не выступающие носовые кости. Вторая переменная описывает очень длинное основание черепа при малом выступании носовых костей и челюстей, лицо широкое сверху, узкое в средней части и скулах, со слабой верхней и сильной средней горизонтальными профилировками. В анализе 1.2 также была рассчитана третья каноническая переменная, описывающая в области больших значений очень массивные латеральные края орбит, резкую верхнюю горизонтальную профилировку при слабой средней, выступание носовых костей над линией вертикального профиля, малую скуловую ширину и слабое выступание челюстей.

Второй вариант канонического анализа проводился по признакам вертикального профиля. Из-за малого числа наблюдений (что обусловлено степенью сохранности) был исключен признак выступания носовых костей; напротив, был добавлен признак высоты носа. Три набора наблюдений отличаются по наличию или отсутствию обезьян и ранних гоминид (2.1, 2.2 и 2.3, табл. 46).

Первая каноническая переменная в области больших значений описывает увеличение длины основания лица при уменьшении длины основания черепа и

увеличение высоты носа при уменьшении высоты лица, что однозначно интерпретируется как выступание челюстей вперед – прогнатизм. Вторая каноническая переменная описывает увеличение длины основания черепа и высоты носа при уменьшении высоты и длины основания лица.

В третьем варианте анализа учитывались признаки, описывающие горизонтальную профилировку лицевого отдела черепа. Наборы наблюдений соответствуют таковым во втором варианте анализа (3.1, 3.2 и 3.3, табл. 47).

Первая каноническая переменная в области больших значений описывает увеличение биорбитальной ширины при уменьшении верхней горизонтальной профилировки, уменьшение средней ширины лица при усилении профилировки на этом уровне, а также уменьшение скуловой ширины. Вторая каноническая переменная описывает прямо противоположный комплекс; в анализах 3.2 и 3.3 скуловая ширина в области больших значений уменьшается. В анализе 3.1 дополнительно была рассчитана третья каноническая переменная, описывающая в области больших значений резкое уменьшение средней ширины лица с сильной горизонтальной профилировкой на этом уровне, очень малую верхнюю профилировку и большую скуловую ширину.

В отличие от большинства рассмотренных выше частных элементов лицевого отдела черепа, комплекс общих признаков является таксономически весьма ценным (рис. 194-215). Современные понгиды четко дифференцированы как от гоминид, так и между собой. Ископаемые предшественники человека выстраиваются в хронологически обусловленную последовательность, начало которой сближается с современными понгидами. Наибольшее значение при этом имеют признаки вертикального профиля; черты горизонтального профиля являются менее таксономически ценными.

Миоценовые гоминоиды, включая череп ТМ 266-01-060-1, сравнительно с гоминидами понгидны, однако не входят в границы изменчивости современных человекообразных обезьян. Австралопитековые морфологически занимают промежуточное положение между шимпанзе и "эугоминидами". Важнейшим

отличием австралопитековых от понгид является слабая горизонтальная профилировка средней части лица у первых и сильная – у вторых. Также, лицо австралопитеков намного более широкое на всех уровнях, чем у современных шимпанзе, как абсолютно, так и относительно; по средней ширине лица между этими группами даже имеется четкий хиатус. В то же время высота лица австралопитеков лишь ненамного в среднем превосходит величины, типичные для шимпанзе.

Дифференциация внутри группы австралопитековых затруднена; по ряду признаков она в большей степени географическая, чем хронологическая. Восточноафриканские австралопитековые, как в грацильной, так и в массивной группах, отличаются от южноафриканских большими размерами. Чертой, разграничивающей грацильных и массивных австралопитеков, является профилировка лица: у первых она выражена намного сильнее, особенно в вертикальной плоскости. Среди грацильных австралопитеков можно выделить два типа по размерам и форме вертикального профиля лица. Первый тип представлен афарскими находками и, видимо, черепом BOU-VP-12/130 и характеризуется крупными размерами, меньшим общим прогнатизмом, но сильным альвеолярным, с наличием отчетливого перегиба между носовой и альвеолярной частями верхней челюсти. Вторым тип представлен южноафриканскими находками и черепом KNM-WT 40000 и характеризуется небольшими размерами, сильным общим прогнатизмом, но малым выступанием альвеолярной части верхней челюсти вперед относительно линии высоты носа.

Среди "парантропов" очень своеобразным комплексом выделяется древнейший "парантроп" KNM-WT 17000: его лицевой отдел очень крупный, особенно широкий в средней части, степень прогнатизма превосходит таковую всех гоминоидов, кроме орангутанов, тогда как горизонтальная профилировка минимальна. Поздние "парантропы" имели намного более плоское лицо, чем все более ранние формы австралопитеков; исключением является лишь очень прогнатный SK 46, который может быть деформирован. Малое количество наблюдений при выраженной индивидуальной изменчивости делают невозмож-

ным достоверное различие географических групп поздних массивных австралопитеков; можно отметить лишь слабую тенденцию к меньшей профилировке лица восточноафриканских "парантропов" при больших размерах.

"Ранние *Homo*" занимают промежуточное положение между австралопитековыми и "эугоминидами", сближаясь более с последними. Из группы резко выделяется череп KNM-ER 1805, попадающий в пределы изменчивости наиболее крупных австралопитеков. Мелкие "ранние *Homo*" – Stw 53 и KNM-ER 1813 – характеризуются наименьшими размерами, слабой степенью прогнатизма и могут быть охарактеризованы как резко специализированные формы, поскольку удалены от всех предшествующих и последующих гоминоидов. По комплексу всех признаков несколько ближе к пре-архантропам оказываются индивиды KNM-ER 1470, SK 80/846/847 и, в меньшей степени, OH 24.

Пре-архантропы достаточно резко отличаются от "ранних *Homo*", особенно учитывая отсутствие хронологического разрыва между этими группами. Отличия заключаются в значительно больших размерах лицевого отдела пре-архантропов при меньшем прогнатизме и большей профилированности в горизонтальной плоскости. Благодаря крупным размерам лицевого отдела пре-архантропы на графиках канонических анализов несколько уклоняются в сторону австралопитековых, однако по важнейшим таксономическим признакам отличаются от них больше, чем "ранние *Homo*".

Архантропы в целом крайне разнообразны по строению лицевого скелета, однако такое впечатление возникает из-за их большой хронологической изменчивости. Наиболее ранние формы выглядят самыми архаичными либо специализированными, наиболее поздние, напротив, более сапиентными. Наиболее примитивны особи Юнксянь 2 (EV 9002) и Питекантроп VIII; несколько специализированными выглядят Бодо, Брокен Хилл, Араго XXI и Петралона; наиболее прогрессивны Синантропы. Во всех случаях архантропы могут быть надежно дифференцированы от современных людей.

Пре-палеоантропы намного более однообразны, чем архантропы. Близки даже пре-палеоантропы с разных континентов (Дали, Цзиньнюшан, Нгалоба LH

18, Флорисбад, Омо I), настолько, что их можно включить в одну популяцию. На уровне тенденции выделяются лишь ранние европейские находки (Сима де лос Уэсос SH 5 и Штейнгейм), характеризующиеся несколько меньшими величинами длины основания черепа (соответственно, большим прогнатизмом) и размеров неба, однако остается неясным, обусловлено ли это географической или хронологической изменчивостью.

Ранние палеоантропы существенно отличаются от пре-палеоантропов более сапиентным комплексом признаков, описываемым первой канонической переменной анализом 1.1 и 1.2 (у ранних палеоантропов меньшие значения). По отдельным признакам различия практически неуловимы, однако в сумме оказываются весьма существенными. Важнейшими отличиями ранних палеоантропов являются более высокое лицо, широкое в верхней части и узкое в средней, меньший прогнатизм, а также более узкое небо. Наиболее сапиентным оказывается череп Джебел Кафзех 9.

Поздние палеоантропы практически неотличимы от ранних. Лицевой отдел поздних палеоантропов имеет весьма характерную форму, такой комплекс признаков не встречается у современных людей даже в качестве индивидуальной вариации. Лицо поздних палеоантропов очень широкое в верхней части, умеренной ширины в средней, крайне высокое, резко горизонтально профилированное на уровне скул. Данный комплекс известен под наименованием "среднелицевой прогнатизм".

Верхнепалеолитические неантропы в целом укладываются в пределы изменчивости современного человека, хотя наиболее ранние их представители проявляют явную тенденцию отклонения в сторону палеоантропов (рис. 207, 215). Аналогичные выводы были независимо получены и другими исследователями, по данным которых не обнаруживается морфологического перерыва в лицевой морфологии от ранних неандертальцев до конца плейстоцена, а переход от неандертальцев к верхнему палеолиту оказывается плавным и постепенным (Brace et al., 2002).

Комплексом признаков, сходным с таковым древнейших европейских неантропов, обладают современные экваториальные группы, что может свидетельствовать о тропическом происхождении вида современного человека.

Эволюционные тенденции преобразования признаков лицевого отдела

Эволюционная изменчивость большинства признаков лицевого скелета уже была рассмотрена в предыдущем изложении.

Длина основания лица является эволюционно стабильным признаком, она изменялась очень незначительно от древнейших австралопитеков вплоть до возникновения современного человека (рис. 216). Среди австралопитековых наибольшими величинами отличаются хадарские грацильные формы и череп KNM-WT 17000. Среди поздних "парантропов" крайне низкими значениями характеризуется череп KNM-ER 732. "Ранних *Homo*" можно разделить на три группы. Мелкие представители (KNM-ER 1813, Stw 53 и OH 24) выходят за нижнюю границу изменчивости грацильных австралопитеков; средние (KNM-ER 1470, SK 80/846/847) соответствуют средней южноафриканских грацильных австралопитеков; крупный череп KNM-ER 1805 выходит за верхнюю границу изменчивости поздних "парантропов" и сравним с хадарскими австралопитеками и "парантропом" KNM-WT 17000. Пре-архантропы представляются чрезвычайно гомогенной группой, несколько превосходя среднюю по размерам группу "ранних *Homo*". Даже внутри небольшой выборки пре-архантропов наметилась тенденция к увеличению длины основания лица. В дальнейшем эта тенденция получила развитие у ранних архантропов. Далее, примерно от миллиона до 500 тысяч лет размер не менялся, а среди самых поздних архантропов череп Араго XXI оказывается наиболее крупным (согласно личному сообщению Е.Н. Хрисанфовой, это следствие не полностью ликвидированной деформации в реконструкции). При этом Синантропы являлись прогрессивной группой с коротким основанием лица, полностью аналогичным таковому пре-палеоантропов. С момента существования Синантропов до появления поздних палеоантропов длина основания лица практически не изменялась, гоминиды разных географических областей очень похожи; например, Сима де лос Уэсос, Штейнгейм, Нга-

лоба LH 18, Дали и Цзиньнюшан имеют практически одинаковые значения. Среди ранних палеоантропов наименьшими значениями характеризуются ближневосточные находки (Схул VI и IX, Джебел Кафзех 6 и 9), средними – европейские (Саккопасторе I и II) и наибольшими – африканские (Джебел Ирхунд I и Омо I). У поздних палеоантропов размер вырос, но опять обладателями наименьших величин являются палестинские Схул IV и V. Европейские неандертальцы превосходят максимум самых ранних неантропов. В целом, среди неантропов размер уменьшался от древнейших представителей к современности, хотя в средней и поздней поре верхнего палеолита и в мезолите вновь появляются очень крупные индивиды (например, Пшедмости XXII, Кубул Крик 50.76, Талгай, Кохуна, Кейлор, Чжоукоудянь 101, 102 и 103, Эльментейта D, Коу Свэмп 5, Олений Остров и Васильевка I 17, Арен Кандид, Вадьяк I).

Скуловая ширина, как и длина основания лица, обладает таксономическим значением лишь на отдельных этапах эволюции гоминоидов (рис. 217). Первый период увеличения признака реконструируется где-то между поздним миоценом и ранним плиоценом. Череп TM 266-01-060-1 не отличается от дриопитеков и современных шимпанзе, тогда как грацильные австралопитеки намного превосходят их по средним значениям. Внутри грацильных и массивных австралопитеков дифференциация аналогична таковой по признаку длины основания лица; отличие состоит в наличии тенденции к большим величинам у восточноафриканских "парантропов" по сравнению с южноафриканскими. Также, скуловая ширина является одним из немногих признаков, по которому можно заметить эволюционную тенденцию изменения у восточноафриканских "парантропов": размер уменьшается в хронологическом ряду, хотя наиболее поздний череп KNM-ER 406 одновременно и наиболее крупный. "Ранние *Homo*" чрезвычайно однообразны, немного выделяется лишь крупный череп KNM-ER 1470, тогда как размах изменчивости остальных – менее одного сантиметра. Пре-архантропы в среднем несколько крупнее, слабое увеличение признака продолжалось и среди архантропов приблизительно до 800 тысяч лет назад. После этого скуловая ширина начала уменьшаться, а с появлением пре-

палеоантропов наступила длительная эпоха стабильности либо крайне медленного – на уровне тенденции – увеличения. Самые ранние неантропы уступали большинству неандертальцев по данному признаку, в дальнейшем размах изменчивости вырос, а изменения были очень незначительны (вероятно, размер был сравнительно велик в период 13-25 тысяч лет назад).

Самостоятельными признаками могут считаться также три основных показателя профилировки лицевого отдела черепа: степень прогнатизма и горизонтальная профилировка на верхнем и среднем уровнях. Прогнатизм может быть определен двумя основными способами: с помощью индекса Фогта-Флауэра либо с помощью угла лицевого треугольника при "простионе" (endbap-r-n). Оба метода дают практически одинаковые результаты (рис. 218, 219). Австралопитековые практически неотличимы от современных шимпанзе; максимальным прогнатизмом характеризуется череп KNM-WT 17000, тогда как наименьшим – поздние "парантропы". Поздние "парантропы" были намного ортогнатнее грацильных австралопитеков и индивида KNM-WT 17000; исключением является лишь череп SK 46, возможно, несколько деформированный. С поздними "парантропами" схожи "ранние *Homo*"; в дальнейшем прогнатизм уменьшался до ранних архантропов, а у поздних опять несколько увеличился. У поздних архантропов, пре-палеоантропов и ранних палеоантропов величины практически неразличимы. При этом азиатские и ближневосточные формы обладали наименьшим прогнатизмом, европейские – средним и сильным, а африканские – сильным (за исключением Омо I, реконструкция лицевого скелета которого весьма спорна). Поздние палеоантропы имели несколько более прогнатное лицо, чем в среднем современные люди, однако в пределах изменчивости последних (за пределами лишь наиболее прогнатный череп Схул V). Среди поздних палеоантропов отчетлива тенденция уменьшения прогнатизма со временем. Древнейшие верхнепалеолитические неантропы полностью вписываются в указанную тенденцию, она продолжается и в хронологическом ряду людей верхнего палеолита вплоть до современности.

Верхняя горизонтальная профилировка лица является сравнительно малоинформативным признаком (рис. 220). Стоит отметить клинопию миоценовых гоминоидов (дриопитеков и черепа ТМ 266-01-060-1), в отличие от современных человекообразных обезьян и австралопитековых. Грацильные австралопитеки имели в среднем менее уплощенное лицо, чем "парантропы", к тому же в хронологическом ряду первых наблюдается тенденция к уменьшению профилировки, а в ряду вторых – тенденция к ее усилению. Также, среди гоминов от пре-архантропов до поздних палеоантропов клинопия встречается чаще, чем у неантропов, хотя индивиды с весьма уплощенным лицом были на всех этапах эволюции.

Горизонтальная профилировка средней части лица намного более таксономически ценна (рис. 221). Прежде всего, совершенно четко различаются современные понгиды с миоценовыми гоминоидами от австралопитековых. Среди грацильных австралопитеков выявляется тенденция к уменьшению профилировки со временем (наименьшей обладает позднейший BOU-VP-12/130), среди "парантропов" и "ранних *Homo*", напротив, с приближением к современности профилировка усиливалась. Тенденция продолжалась до ранних архантропов. С поздних архантропов начался новый период уплощения лица, длившийся до 200 тысяч лет назад, причем уплощенность отчетливо усиливалась на всех континентах, тогда как синхронные гоминоиды разных континентов практически неразличимы. У поздних пре-палеоантропов и ранних палеоантропов профилировка примерно соответствовала современной средней. У поздних палеоантропов, опять же независимо от географической принадлежности, профилировка оказывается весьма значительной, чем они резко отличаются от неантропов и особенно – от современных людей. Позднейшие неандертальцы (Амуд I, Сен Сезер и примыкающий к ним Табун I) и древнейшие верхнепалеолитические неантропы (Комб-Капелль, Младеч I и II, Кро-Маньон I и II) сближаются по признаку уплощенности лица. В ряде случаев резкая клинозигия встречается и у неантропов времени 20-25 тысяч лет назад (Брно III, Дольни Вестонице III,

Пшедмости XXII, Солютре I). В дальнейшем величины угла стабилизируются на современном уровне.

Таксономическое значение признаков лицевого отдела

Как уже говорилось, в отличие от большинства частных элементов лицевой части черепа, ее общая форма является таксономически весьма ценным признаком.

Человекообразные обезьяны полностью дифференцированы по родам, трансгрессия между ними практически отсутствует.

Австралопитековые могут быть подразделены на четыре больших группы. Первая представлена единственным черепом TM 266-01-060-1, сближающимся скорее с дриопитеками, чем с другими гоминоидами. Во вторую группу можно определить грацильных австралопитеков, обладавших сильно профилированным лицом. Внутри этой группы отчетливо выделяются два морфологических подтипа, описанных выше. Третья группа представлена одним черепом KNM-WT 17000, имеющим уникальное сочетание черт. Четвертая группа состоит из поздних "парантропов", характеризовавшихся сравнительно слабой профилировкой лица, географические типы выделяются неотчетливо. В целом австралопитековые представляются достаточно единой группой и заслуживают статуса самостоятельного подсемейства семейства понгид. Вышеуказанные группы, однако, не настолько явственно разграничены, как роды современных понгид, статуса самостоятельных родов заслуживают, вероятно, только TM 266-01-060-1 и KNM-WT 17000. Грацильные и поздние массивные австралопитеки оказываются в пределах одного рода; при этом череп KNM-WT 17000 оказывается резко специализированным и, вероятно, не является представителем предкового для поздних "парантропов" вида.

Почти все более поздние гоминоиды близки настолько, что могут быть объединены в один род *Номо*. Явным исключением является лишь череп KNM-ER 1805, относящийся, очевидно, к роду австралопитеков. Комплекс его признаков настолько своеобразен, что череп может быть выделен в самостоятельный вид, однако названия для него в литературе никогда не предлагалось.

"Ранние *Homo*" являются достаточно однообразной группой, по общим размерам можно выделить мелкий (KNM-ER 1813, Stw 53 и OH 24) и крупный (KNM-ER 1470 и SK 80/846/847) типы. Более поздние гоминиды представляют достаточно плавную последовательность, однако на основании характерных комплексов можно выделить два подрода и несколько видов, границы изменчивости которых трансгрессируют очень слабо (табл. 48). Первый подрод включает четыре вида, соответствующих "ранним *Homo*", пре-архантропам, архантропам с пре-палеоантропами и палеоантропам. Второй подрод с единственным видом включает всех неантропов (табл. 49).

4.1.3. Нижняя челюсть

4.1.3.1. Тело нижней челюсти

Тело нижней челюсти может быть охарактеризовано показателями высоты, ширины и длины. Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (анализ 1.1) и без них (анализ 1.2, табл. 50).

Первая каноническая переменная в области больших значений описывает сильное выступание вперед подбородочной области и высокое тело нижней челюсти, особенно у M_2 . Вторая переменная описывает тело нижней челюсти, высокое и широкое у M_2 и низкое у симфиза, а также длинное по нижнему краю (в анализе 1.1) или короткое (в анализе 1.2).

Второй вариант анализа был проведен всего по трем признакам поперечной формы тела нижней челюсти, которые часто можно измерить на фрагментарных находках (табл. 51). Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (2.1), без них (2.2) и с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Канонические переменные в трех анализах описывают разные комплексы признаков. Первая переменная в анализе 2.1 в области больших значений описывает высокий симфиз и широкое тело у M_2 ; в анализе 2.2 – очень широкое и высокое тело; в анализе 2.3 – высокое тело и низкий симфиз. Вторая переменная в анализе 2.1 описывает низкий симфиз и высокое широкое тело у M_2 ; в

анализе 2.2 – высокое узкое тело и низкий симфиз; в анализе 2.3 – высокий симфиз и широкое низкое тело.

Признаки тела нижней челюсти имеют высокую таксономическую ценность (рис. 222-234). Человекообразные обезьяны четко дифференцированы от гоминид и сравнительно слабо трансгрессируют между собой. Наиболее грацильны гиббоны, наиболее массивны гориллы. Шимпанзе значительно сближаются с современным человеком по общим размерам, однако одновременно очень сильно отличаются от австралопитеков.

Австралопитековые в целом имеют очень крупные массивные челюсти. От современных понгид они резко отличаются преобладающим развитием горизонтальной ветви в задней части, особенно в ширину. Географические и хронологические группы австралопитековых разделяются достаточно отчетливо. Практически по всем признакам прослеживается неуклонное возрастание размеров и массивности тела нижней челюсти со временем, достигающее максимума у восточноафриканских массивных форм. Ранние австралопитеки характеризуются самыми умеренными среди австралопитеков размерами тела нижней челюсти. От шимпанзе они отличаются прежде всего большими размерами тела на уровне M_2 ; одновременно эти же признаки ранних австралопитеков сближают их с более древними позднемiocеновыми гоминоидами.

Восточноафриканские грацильные австралопитеки по сравнению с ранними имели более высокий симфиз. Нижняя челюсть KNM-WT 22944A оказывается наиболее массивной среди древних восточноафриканских австралопитеков. Южноафриканские грацильные формы наиболее приближаются к массивным, отличаясь от них небольшой высотой тела челюсти.

В строении нижних челюстей "парантропов", особенно восточноафриканских, наиболее отчетливо проявляется их резкая специализированность. По абсолютным и относительным показателям массивности они значительно превосходят всех других гоминоидов. Тогда как южноафриканские массивные австралопитеки значительно трансгрессируют с восточноафриканскими грацильными,

восточноафриканские "парантропы" имеют почти уникальную степень массивности.

Несколько необычно существенное сближение с одной стороны южноафриканских грацильных и восточноафриканских массивных австралопитеков, а с другой – восточноафриканских грацильных и южноафриканских массивных. Видимо, оно обусловлено различной направленностью эволюционных процессов в разных областях континента: в Южной Африке преобладающим было увеличение высоты симфиза, а в Восточной – увеличение размеров тела нижней челюсти в задней части. Этот факт является сильным аргументом в пользу независимого происхождения "парантропов" Восточной и Южной Африки.

"Ранние *Homo*" характеризуются сравнительно малыми размерами тела нижней челюсти. При этом они отличаются от восточноафриканских грацильных австралопитеков и более поздних гоминид симфизом, низким относительно высоты тела на уровне M_2 и узким телом нижней челюсти. Обращает на себя внимание, что трансгрессии между "ранними *Homo*" и грацильными австралопитеками или пре-архантропами практически нет, тогда как между пре-архантропами и восточноафриканскими грацильными австралопитеками она присутствует. Впрочем, указанная специфика "ранних *Homo*" обусловлена почти целиком за счет второй канонической переменной. Два наиболее древних представителя "ранних *Homo*" UR 501 и KNM-ER 1802 более массивны и уклоняются к южноафриканским грацильным и восточноафриканским массивным австралопитекам, тогда как поздние индивиды KNM-ER 1805 и OH 13 грацильнее и отличаются от пре-архантропов в основном малой высотой симфиза.

Среди пре-архантропов крайне сильно выделяется формой тела нижней челюсти индивид Дманиси D2600. Как известно, он послужил голотипом для выделения нового вида *Homo georgicus* (Габуния и др., 2002). Действительно, очень высокое узкое тело и высокий симфиз крайне нехарактерны для гоминид такой древности. Другая нижняя челюсть из Дманиси – D2735 – имеет, напротив, очень небольшие размеры и проявляет значительное сближение с современными людьми. Однако, это объясняется молодым возрастом данного инди-

вида. Последняя челюсть из того же местонахождения – D211 – полностью соответствует изменчивости африканских пре-архантропов. В целом группа челюстей из Дманиси, при всей ее разнородности, отличается от челюстей африканских пре-архантропов KNM-WT 15000, KNM-ER 730, KNM-ER 992 и SK 15, которые, в свою очередь, сближаются с более поздними архантропами. Таким образом, популяцию из Дманиси можно расценивать как специализированную, очень архаичную группу.

Несколько более позднюю датировку имеют нижние челюсти Сангирана. Они в среднем массивнее, чем челюсти пре-архантропов и поздних архантропов. Возможны два варианта объяснения. Во-первых, яванские ранние архантропы могут быть локальной изолированной группой, не имевшей потомков на материке. В этом случае, их повышенная массивность есть следствие специализации. Во-вторых, возможно увеличение массивности челюстного аппарата на данном этапе эволюции. Первый вариант кажется более вероятным, поскольку более поздние азиатские материковые архантропы с одной стороны, резко отличаются от яванских форм, а с другой стороны достаточно похожи на синхронных африканских и европейских архантропов.

Исключая яванские находки, остальные архантропы, начиная с пре-архантропов, демонстрируют тенденцию к снижению размеров и массивности челюстей. Ранний архантроп ОН 22 практически неотличим от пре-архантропов, более поздние в среднем грацильнее. Хотя среди них есть и очень крупные индивиды (Араго XIII, Мауэр, Атлантропы I и III), такие размеры являются лишь индивидуальными вариациями, поскольку в тех же или близких местонахождениях обнаружены значительно меньшие челюсти (Араго II, Атлантроп II, Рабат, Томас I и другие). Крайними полюсами изменчивости поздних архантропов являются Синантропы и челюсти из Каптурин (KNM-BK 67 и KNM-BK 8518). Впрочем, это не может быть истолковано как доказательство независимой эволюции африканских и азиатских гоминид, поскольку к челюстям из Каптурин приближается челюсть из Ченьцзяо (Лантьянь 1963 г.) РА 86.

Нижние челюсти пре-палеоантропов известны только из Европы. Более того, подавляющее большинство находок происходят из одного местонахождения – Атапуэрка (Сима де лос Уэсос). Видимо, именно поэтому пре-палеоантропы выглядят очень консолидированной группой. От архантропов они достаточно сильно отличаются в сапиентную сторону, а от более поздних гоминид – в архаичную. Характерно, что при почти современной форме сечения тела нижней челюсти, пре-архантропы резко отличны от людей современного вида очень большой длиной челюсти и скошенным симфизом. Эти признаки были также примитивными и у палеоантропов, как ранних, так и поздних. Среди них наибольшей сапиентностью выделяются индивиды Клазиес Ривер SAM-AP 41815, Сен Сезер, Амуд I, Табун II, несколько примитивнее Схул V и Спи I. Примечательно, что челюсти Джебел Кафзех 9 и Схул IV находятся вне размаха изменчивости неантропов и полностью соответствуют изменчивости "классических" неандертальцев. В хронологическом ряду поздних палеоантропов отчетливо прослеживается тенденция к сапиентации: более древние формы близки к пре-палеоантропам, а более молодые – к неантропам. Исключением является лишь упомянутая челюсть Клазиес Ривер SAM-AP 41815.

Верхнепалеолитические неантропы в целом более массивны и архаичны, чем современные, но полностью вписываются в современные пределы изменчивости. Уменьшение размеров и массивности тела нижней челюсти вплоть до современности было равномерным.

Эволюционные тенденции преобразования признаков тела нижней челюсти

Сравнение эволюционной изменчивости двух длин тела нижней челюсти – от верхней и нижней точек симфиза – позволяет проследить изменение высоты тела челюсти и степень выступания вперед подбородочной области (рис. 235, 236). Человекообразные обезьяны резко отличаются от австралопитековых и всех "эугоминид" резкой скошенностью симфизарной области челюсти. Симфиз челюсти восточноафриканских "парантропов" был заметно более вертикальным, чем у южноафриканских. На ранних стадиях эволюции предшествен-

ников человека оба размера увеличивались. Такая тенденция сменилась на обратную для длины *id-endgo* во время существования поздних архантропов, а для длины *gn-go* – только у неантропов. При этом длина челюсти *id-endgo* уменьшалась в эволюции очень быстро, что и привело к появлению подбородочного выступа. Современный человек является крайним грацильным вариантом эволюционной линии гоминид, особенно по длине *id-endgo*.

Высота тела нижней челюсти в области симфиза и в задней части, у M_2 , менялась в эволюции примерно одинаково (рис. 237, 238). Толщина тела имела приблизительно те же тенденции изменения, но их выраженность была значительно большей (рис. 239). Человекообразные обезьяны резко отличаются от австралопитековых и "эугоминид" очень длинным симфизом и относительно малой высотой и толщиной тела челюсти в задней части. Характерно, что миоценовые дриопитековые оказываются по этим признакам ближе к австралопитекам, чем к современным понгидам. Разница конфигурации челюсти понгид и остальных упомянутых гоминоидов, видимо, обусловлена принципиально иным распределением нагрузки на челюсть. У понгид наибольшая нагрузка приходится на переднюю часть челюсти, резцы и клыки очень крупные, с длинными корнями, отчего симфиз очень высокий. У миоценовых дриопитековых нагрузка смещалась назад, увеличивались корни моляров, отчего тело челюсти расширялось в этом месте; у австралопитеков эта тенденция получила дальнейшее развитие, резцы и клыки уменьшились, симфиз понизился и принял более вертикальное положение.

Отдельные группы австралопитековых отличались между собой по сочетанию высот тела челюсти на разных уровнях и его толщины. В целом, все указанные размеры у австралопитековых со временем увеличивались. Ранние австралопитеки имели тело нижней челюсти равномерной высоты, сравнительно узкое. При этом не наблюдается хронологических изменений высоты тела (от самых древних BAR 1000'00 и ALA-VP-2/10 к более поздним KNM-KP 29281, KNM-KP 29287 и KNM-KP 31713), однако отчетлива тенденция увеличения

толщины (в последовательном ряду TM 266-02-154-1 – BAR 1000'00 – ALA-VP-2/10 – KNM-KP 29281, KNM-KP 29287 и KNM-KP 31713).

Восточноафриканские грацильные австралопитеки отличались от ранних австралопитеков большей высотой симфиза и несколько большей толщиной тела челюсти. Южноафриканские грацильные австралопитеки имели очень низкий симфиз и намного большую толщину, чем восточноафриканские. Ранние "парантропы" обладали очень низким и при этом крайне широким телом челюсти. Восточноафриканские массивные австралопитеки представляют собой крайний вариант специализации в сторону мегагнатии. По толщине тела челюсти они даже превосходят гигантопитеков, хотя значительно уступают им в высотных параметрах (таким образом, гигантопитеки являются типичными понгидами по пропорциям тела челюсти). Высота их симфиза крайне варьировала от минимальных значений для австралопитековых до максимальных. Южноафриканские "парантропы" были не столь специализированы и превосходили восточноафриканских грацильных австралопитеков в основном по ширине тела и лишь немного в среднем – по высоте. Впрочем, отдельные индивиды вполне сравнимы с крупными восточноафриканскими "парантропами". "Парантропы" совершенно отчетливо являются тупиковой ветвью эволюции и не могут иметь филогенетической преемственности с более поздними гоминидами.

"Ранние *Homo*" в среднем заметно грацильнее австралопитековых, хотя по ширине тела челюсти разница с грацильными австралопитеками незначительна. Формы, обычно описываемые как "*Homo rudolfensis*" заметно более массивны, а "*Homo habilis*" – грацильны. Однако, между ними нет какого-либо морфологического или хронологического разрыва. Отдельные крупные челюсти (например, KNM-ER 819) имеют позднюю датировку, а небольшие (например, KNM-ER 1482) – древнюю. Среди всех "ранних *Homo*" резко выделяется челюсть из Лунгупо. Своими абсолютными размерами и формой поперечного сечения горизонтальной ветви эта находка чрезвычайно отличается от всех австралопитековых и ранних "эугоминид", но зато полностью соответствует изменчивости современных шимпанзе. Зубная морфология Лунгупо также полно-

стью соответствует варианту самок *Sivapithecus (Lufengpithecus) lufengensis* (Schwartz et Tattersall, 1996). Сечение челюсти Люфенг 1, принадлежащей виду *Sivapithecus lufengensis*, идентично таковому Лунгупо. Таким образом, челюсть Лунгупо не может считаться гоминидной; ее отнесение к позднему варианту вымерших азиатских человекообразных обезьян (Schwartz et Tattersall, 1996, на основании морфологии зубов) полностью подтверждается.

Пре-архантропы имели относительно более низкий симфиз и более широкое тело челюсти. Как уже говорилось, локальным очень массивным вариантом являются яванские ранние архантропы из Сангирана. Несколько более поздний индивид из Кедунг-Брубуса значительно грацильнее; трудно судить, следствие ли это полового диморфизма или эволюционного процесса. Резкое уменьшение толщины тела челюсти произошло с появлением пре-палеоантропов; аналогичная тенденция, видимо, усилилась у поздних палеоантропов. Высотные размеры менялись, напротив, крайне медленно. У ряда поздних палеоантропов (Кебара 2, Шанидар I, Схул IV, Феррасси I, Виндижа 207) тело челюсти очень крупное. Это можно расценивать и как специализацию и как индивидуальную вариацию, поскольку отдельные неантропы (Кро-Маньон, Оберкассель 1, Накури 1, Вадьяк II и другие) обладали не меньшими аналогичными размерами.

Форма сечения тела нижней челюсти стала практически современной уже у пре-палеоантропов, тогда как длиннотные размеры челюсти были архаичными еще у большинства палеоантропов. Палеоантропы являются той стадией эволюции, на которой форма тела нижней челюсти прогрессивно и очень быстро принимала современную форму. Переход от поздних палеоантропов к верхнепалеолитическим неантропам очень плавный, все тенденции изменения продолжают последовательно, что можно расценивать как свидетельство филогенетической преемственности.

Таксономическое значение признаков тела нижней челюсти

Как уже говорилось, признаки тела нижней челюсти отчетливо разделяют как современных понгид и "эугоминид", так и роды понгид.

Австралопитековые в целом представляются столь же удаленными от "эугоминид", сколь и понгиды. При этом отличия от последних фиксируются в многомерных анализах лишь по второй канонической переменной, отличия же от "эугоминид" более существенны и отражаются в значениях первой переменной (рис. 222, 228). Однако, признаки длины тела челюсти у австралопитековых более гоминидны. Учитывая пропорции тела челюсти и явную специализацию поздних форм, можно выделить австралопитековых в самостоятельное семейство. Нельзя забывать и специфическое сходство ранних австралопитековых с миоценовыми гоминоидами. Внутри группы можно выделить пять хронологических и географических групп: ранних, восточно- и южноафриканских грацильных и массивных. Крайние варианты – ранние и восточноафриканские массивные – различаются на уровне родов, тогда как остальные скорее на уровне видов.

"Ранние *Homo*" являются промежуточной группой между австралопитековыми и "эугоминидами". Хотя их непосредственные предки среди австралопитековых отчетливо не выявляются, наиболее древние "ранние *Homo*" тяготеют к южноафриканским грацильным формам. Таксономическое обозначение "ранних *Homo*" затруднено. Те их представители, которые обычно классифицируются как *Homo rudolfensis*, больше похожи на достаточно массивных австралопитеков. Более грацильные индивиды, обычно классифицируемые как *Homo habilis*, оказываются ближе к "эугоминидам". Между этими вариантами нет отчетливого морфологического или хронологического разрыва и отнесение их к разным видам было бы необосновано.

Определение семейственной принадлежности гоминоидов, с "ранних *Homo*" до последних архантропов, затруднена. По множеству признаков они напоминают австралопитековых, а с учетом продольных размеров тела челюсти выходят за пределы изменчивости неантропов. Учитывая практически непрерывную последовательность изменения морфологии челюсти, начиная с "ранних *Homo*", можно условно отнести всех "эугоминид" к семейству гоминид (табл. 52). Для гоминоидов, с "ранних *Homo*" до поздних палеоантропов вклю-

чительно, возможно, оправдано выделение самостоятельного рода или даже подсемейства. Отчетливо проявляются географические вариации: среди древнейших архантропов четко разграничены группы Африки, Грузии и Явы (последние две являются архаичными или специализированными). Однако в целом эта группа заметно перекрывается с более поздними гоминидами, что заставляет воздержаться от выделения их в качестве видов. Можно было бы выделить их как подвиды, однако общий размах изменчивости группы этих древнейших архантропов не превышает подвидового уровня в составе вида, составленного их архантропов и пре-палеоантропов. Таким образом, географические группы древнейших архантропов можно определить как географические расы (табл. 52).

Хотя по форме сечения тела челюсти гоминиды были сапиентны уже в верхнем эоплейстоцене, длиннотные размеры стали близки к современным только в конце верхнего неоплейстоцена. Таким образом, лишь неолиты являются представителями современного вида *Homo sapiens* (табл. 53).

4.1.3.2. Восходящая ветвь нижней челюсти

Восходящая ветвь нижней челюсти описывается большим набором признаков, которые можно разделить на высотные, широтные и размеры мышелка (табл. 3 и 54). Канонический анализ проводился с включением человекообразных обезьян (анализ 1.1) и без них (анализ 1.2, табл. 54).

Первая каноническая переменная в области больших значений описывает восходящую ветвь с широкой и глубокой нижнечелюстной вырезкой, но малыми общими размерами (шириной и высотой). Размеры суставного отростка практически не имеют таксономической ценности. Вторая переменная описывает тот же комплекс, но с изменением акцентов: уменьшение наибольшей ширины ветви челюсти, увеличение ширины и глубины вырезки и размеров мышелка, а также уменьшение высоты ветви.

Второй вариант анализа был проведен всего по трем признакам восходящей ветви нижней челюсти, которые чаще всего можно определить на фрагментарных находках (табл. 55). Анализ проводился с включением человекооб-

разных обезьян (2.1), без них (2.2) и с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет назад (2.3).

Значение канонических переменных в трех вариантах анализа почти одинаковое. Первая переменная в области больших значений описывает увеличение наименьшей ширины ветви при уменьшении наибольшей (ветвь равномерной ширины), а также увеличение высоты восходящей ветви. Вторая переменная описывает, напротив, увеличение наибольшей ширины и уменьшение наименьшей (ветвь неравномерной ширины), а также увеличение высоты восходящей ветви.

Изменчивость параметров восходящей ветви современных человекообразных обезьян, особенно орангутанов, крайне велика (рис. 240-242, 246-248). С другой стороны, роды человекообразных обезьян дифференцированы один от другого достаточно отчетливо. Наиболее близки к человеку шимпанзе.

Ископаемые гоминоиды также очень разнообразны (рис. 243-245, 249-252). Австралопитековые в целом соответствуют вариациям понгид. Грацильные австралопитеки представлены реконструированной челюстью AL 333 и челюстью мелкой самки AL 288-1. Первая понгидна, вторая заметно сближается с шимпанзе и "эугоминидами", что объясняется в основном маленькими общими размерами. Массивные австралопитеки типично понгидны; выборка слишком мала для обоснованных суждений о географических различиях внутри группы.

Строение восходящей ветви нижней челюсти "ранних *Homo*" практически неизвестно, судя по единичным наблюдениям, она отличалась небольшими размерами. Пре-архантропы представлены в многомерных анализах только молодыми особями KNM-WT 15000 и Дманиси D2735, а также южноафриканской особью SK 15. Все они похожи между собой, но первые две челюсти, очевидно, в силу возраста, выглядят более сапиентно, а южноафриканская — несколько своеобразно. Характерным признаком восходящей ветви пре-архантропов являлась ее малая высота при значительной ширине. Видимо, похожей по пропорциям, но более крупной была челюсть KNM-ER 992. Резко отличалась от

такого варианта челюсть из Дманиси D2600: можно предположить, что высота ее восходящей ветви была очень большой.

Архантропы представлены полностью взрослыми особями, отчего выглядят примитивнее пре-архантропов. При этом они четко делятся на две группы: архаичную афро-европейскую и прогрессивную азиатскую. Первая представлена челюстями из Тернифина, Араго и Гейдельберга, вторая – синантропами Чжоукоудяня. Примечательно, что Синантропы оказываются намного ближе к позднейшим гоминидам и современному человеку, чем афро-европейские архантропы.

Пре-палеоантропы, представленные исключительно европейскими находками (Сима де лос Уэсос АТ-950, АТ-888+АТ-721, АТ-604, АТ-605, АТ-607, Монтморен, Бом-де-л'Обезье 11), мало отличны от Синантропов и более существенно – от европейских архантропов. Изменения происходили в сапиентную сторону. Эта же тенденция сохранялась и в дальнейшем, на стадии ранних палеоантропов. Находки Схул VI и VII, Крапина 59 практически неотличимы от поздних палеоантропов. Выделяется лишь челюсть Джебел Кафзех 9, уклоняющаяся в сапиентную сторону больше остальных. Параметры восходящей ветви поздних палеоантропов широко трансгрессируют с таковыми современных людей. Основные отличия заключаются в больших абсолютных размерах, большей относительной ширине ветви и несколько меньшей глубине нижнечелюстной вырезки у палеоантропов. При этом изменчивость признаков очень велика.

Верхнепалеолитические неантропы отличаются от современных людей не меньше, чем палеоантропы. При этом выявляется тенденция к сближению древнейших неантропов (Мунго 3, Гримальди, Грот Детей 6, Брно III, Кро-Маньон I и другие), с позднейшими палеоантропами (Табун I, Сен Сезер, Мустье I, Виндижа 20). Неантропы середины и конца верхнего палеолита выглядят скорее специализированными: восходящая ветвь их челюсти имела более равномерную ширину, чем у современных людей и палеоантропов.

Эволюционные тенденции преобразования признаков восходящей ветви нижней челюсти

Эволюционные изменения высоты восходящей ветви нижней челюсти были очень незначительными (рис. 253). Можно отметить лишь очень большие значения у австралопитековых (кроме AL 288-1) и, напротив, незначительные у пре-архантропов. Остальные архаичные гоминиды имели в среднем несколько более высокую восходящую ветвь челюсти, чем современные люди. Высота венечного отростка понижалась быстрее, чем высота суставного (рис. 254).

Глубина и ширина нижнечелюстной вырезки также изменялись слабо (рис. 255, 256). "Парантропы" обладали понгидными пропорциями этой области. Архаичные гоминиды имели в среднем более широкую и мелкую вырезку, чем современные люди. Направление тенденций изменения формы, возможно, несколько раз менялось, однако с уверенностью об этом говорить нельзя ввиду малочисленности данных. Часть поздних палеоантропов (Шанидар I, II, Табун I, II, Ля Феррасси I, Виндижа 20) характеризуются очень широкой и мелкой вырезкой, что можно расценивать как специализацию, однако остальные (Регуду 1, Схул IV, V, Ля Кина 5, Ля Шапель-о-Сен, Амуд 1, Кебара 2 и другие) практически неотличимы от неоантропов.

Наибольшая и наименьшая ширина эволюционировали заметнее, чем предыдущие признаки (рис. 257, 258). Гориллы, орангутаны и австралопитековые имеют принципиально отличную конфигурацию восходящей ветви челюсти, чем шимпанзе и "эугоминиды": у первых широчайшая часть ветви обычно располагается ниже, чем самая узкая, у вторых – наоборот. Начиная с австралопитековых, оба размера уменьшались; темп изменения наименьшей ширины был значительнее, чем наибольшей. Современные средние значения были достигнуты у поздних архантропов по наибольшей ширине и только в неолите – по наименьшей.

Размеры мышелка нижней челюсти изменялись незначительно, почти исключительно в сторону уменьшения (рис. 259, 260). Можно отметить лишь очень маленькие размеры мышелка у южноафриканского "Телантропа" SK 15

(реконструированный размер) и, напротив, очень большие – у голоценовых людей из Канжеры KNM-KJ 7687 и KNM-KJ 22928.

Таксономическое значение признаков восходящей ветви нижней челюсти

Изменчивость признаков восходящей ветви нижней челюсти у понгид очень напоминает таковую многих признаков лицевого скелета: орангутаны и гориллы крайне отличаются от "эугоминид", тогда как шимпанзе сильно сближаются с современным человеком. Сложности построения таксономической схемы по таким морфологическим комплексам уже обсуждались выше.

Австралопитековые явно уклоняются в сторону понгид: "парантропы" и афарская реконструированная челюсть AL 333 – к орангутанам и гориллам, афарская челюсть AL 288-1 – к шимпанзе. Данные по австралопитековым слишком малочисленны для построения обоснованной таксономической схемы, можно лишь констатировать отнесение группы к семейству человекообразных обезьян.

Гоминоиды от "ранних *Homo*" до поздних палеоантропов по комплексу всех признаков восходящей ветви оказываются промежуточной группой между понгидами и неантропами. Учитывая изменчивость современных шимпанзе, стоит отнести указанных ископаемых гоминоидов к понгидам. Однако, по сокращенному комплексу признаков пре-палеоантропы и палеоантропы оказываются ближе к современным людям, а поздневерхнепалеолитические неантропы, напротив, довольно архаичны. В зависимости от принятия за основу таксономической схемы масштаб отличия современных людей от шимпанзе или от орангутанов с гориллами, итоговые результаты будут крайне отличаться (табл. 56). Компромиссным может быть выделение указанных ископаемых групп гоминоидов в самостоятельное семейство, хотя отличие его от современных людей таким образом преувеличивается. Размах этой обобщенной группы практически совпадает с размахом изменчивости современного человека, поэтому ее можно определить как единый вид. Внутри него можно выделить несколько подвидов или рас, соответствующих пре-архантропам, архантропам Африки и Европы, синантропам и пре-палеоантропам с палеоантропами (табл. 57).

Верхнепалеолитические неоантропы, как уже говорилось, отличаются от современных людей почти так же сильно, как и палеоантропы. Однако, судя по общему размаху изменчивости, люди верхнего палеолита относились к современному виду, хотя отличия вплоть до 4 тыс.л.н. могут расцениваться как подвидовые. Также, ранне- и позднепалеолитическое население достаточно отчетливо дифференцированы на уровне как минимум рас (рис. 252, табл. 57).

Стоит подчеркнуть, что построение достоверной таксономической схемы без учета других морфологических признаков, а лишь на основе восходящей ветви нижней челюсти, невозможно.

4.1.3.3. Альвеолярная дуга нижней челюсти

Альвеолярная дуга нижней челюсти может быть описана множеством признаков. Согласно сложившейся традиции, можно выделить переднюю (резцы и клыки) и заднюю или заклыковую части зубной дуги. Анализ всех измерившихся размеров альвеолярной части нижней челюсти производился с включением человекообразных обезьян и без них (анализы 1.1 и 1.2, соответственно; табл. 58).

Наибольшей значимостью альвеолярной дуги обладают общие размеры и признаки ее заклыковой части. Первая каноническая переменная в области больших значений описывает увеличение общей длины дуги, во многом за счет ее передней части и размеров M_3 , а также уменьшение ширины дуги на всех уровнях и значительную выпуклость передней части – понгидный комплекс. Вторая переменная в анализе 1.1 описывает альвеолярную дугу, сильно суженную спереди и расширенную сзади, с крупными молярами и относительно длинную. В анализе 1.2 она описывает резкое расширение задней части дуги при сужении передней, укорочение молярного ряда и увеличение выпуклости передней части дуги.

Второй вариант анализа проводился всего по трем признакам, наиболее часто встречающимся на фрагментах нижних челюстей. Выборка варьировалась: с включением всего массива наблюдений (с обезьянами, 2.1), без челове-

кообразных обезьян (2.2) и, дополнительно, с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет (2.3; табл. 59).

Первая переменная в области больших значений описывает увеличение длины зубного ряда от "инцизиона" до заднего края M_2 при уменьшении длины двух первых моляров; в анализе 2.1 также увеличивается длина передней части зубной дуги; в анализе 2.2 она уменьшается; в анализе 2.3 не играет какой-либо роли. Вторая переменная в анализе 2.1 описывает увеличение длины M_1-M_2 и уменьшение – $id-C_1$; в анализе 2.2 – дополнительно уменьшение общей длины зубной дуги; в анализе 2.3 увеличение длины M_1-M_2 и уменьшение $id-M_2$.

Размеры и форма альвеолярной дуги являются одними из лучших разграничителей понгид и гоминид. Роды человекообразных обезьян также надежно различаются. Ископаемые гоминоиды весьма разнообразны и в целом занимают промежуточное положение между понгидами и современным человеком, выстраиваясь в последовательную эволюционную линию (рис. 261-273). При этом орангутаны и гориллы отличаются преимущественно по значениям первой канонической переменной, а шимпанзе – второй.

Ранние австралопитеки, представленные находками из Канапои, наиболее из всех рассмотренных ископаемых похожи на понгид. Примечательно, что эти челюсти оказываются ближе к орангутанам или молодым гориллам, а не к шимпанзе. Более поздние австралопитековые достаточно отчетливо разделяются на две группы: грацильных восточноафриканских и всех остальных. К последним примыкают также "ранние *Homo*". Грацильные восточноафриканские австралопитеки располагаются на линии между ранними австралопитеками и современным человеком. Остальные австралопитековые и "ранние *Homo*" уклоняются по значению второго фактора. Это уклонение обусловлено возрастанием длины молярного ряда при уменьшении размеров передней части зубной дуги и расширении зубной дуги в задней части.

Среди восточноафриканских грацильных австралопитеков челюсть KNM-WT 8556, описанная как *Kenyanthropus platyops*, занимает крайнее положение,

ближе к ранним австралопитекам и понгидам. Остальные очень похожи на позднейших гоминид, отличаясь (в анализе 1.2) главным образом более суженной сзади альвеолярной дугой и выпуклой передней линией зубного ряда (последнее, в свою очередь, обусловлено крупными размерами клыков).

Южноафриканские грацильные австралопитеки отчетливо уклоняются в сторону "парантропов". Среди последних ранние и поздние восточноафриканские находки почти неотличимы, тогда как южноафриканские несколько ближе к грацильным. Характерный комплекс зубной дуги "парантропов" явно специализирован: моляры крайне увеличены, резцы и клыки уменьшены, альвеолярная дуга на уровне моляров расширена.

"Ранние *Homo*", как уже говорилось, в целом ближе к "парантропам", чем к "эугомининам". Особенно массивны и специализированы челюсти KNM-ER 1801, KNM-ER 1802, KNM-ER 1805, UR 501. Достаточно примитивна также челюсть ОН 7. Ближе к "эугомининам" на графиках располагаются олдувайский индивид ОН 13 и особи из Кооби-Фора KNM-ER 1501 и KNM-ER 1482. Хронологической обусловленности в распределении находок не обнаруживается. При этом разброс значений почти вдвое превышает размах изменчивости современных людей, шимпанзе, орангутанов и почти в полтора раза – горилл. Наиболее вероятно попадание в имеющуюся выборку представителей нескольких видов.

Не очень ясна связь австралопитековых и "эугоминин". Восточноафриканские грацильные австралопитеки оказываются более схожими с архантропами, чем большинство "ранних *Homo*". Можно предположить несколько сценариев эволюции на этапе от 3 до 1,6 миллиона лет. Во-первых, это прямая эволюция части восточноафриканских грацильных австралопитеков в преархантропов, промежуточными формами могут быть ОН 7 и ОН 13 или же они неизвестны, а все остальные гоминоиды из указанного интервала являются специализированными уклоняющимися формами. Во-вторых, возможно существование в эволюции этапа мегадонтии, представителями которого являются часть известных "ранних *Homo*". Другую часть находок, описываемых как "ранние *Homo*", можно идентифицировать как "парантропов" или конвергентный по-

следним таксон. В качестве варианта второго сценария вполне можно предположить участие в становлении гоминидной линии эволюции южноафриканских грацильных австралопитеков или даже считать именно их непосредственными предками "эугоминид". В последнем случае восточноафриканские грацильные австралопитеки являются линией, конвергентной "эугоминидам" по форме и размерам альвеолярной дуги.

Пре-архантропы и архантропы практически не отличаются; есть лишь слабая тенденция усиления архаичности у первых. Среди пре-архантропов географические вариации выявляются тоже только в виде тенденций: африканские находки (SK 15, KNM-ER 730, KNM-ER 992) прогрессивнее, чем грузинские (Дманиси D211, D2600 и D2735). Вместе с тем, наиболее примитивными оказываются восточноафриканские челюсти KNM-WT 15000 и OH 16, что лишь частично может объясняться подростковым возрастом, учитывая очень крупные абсолютные размеры этих находок. Существенным для таксономии является взаимное положение челюстей SK 15 и KNM-ER 992, являющихся голотипами видов *Telanthropus capensis* и *Homo ergaster*. Форма альвеолярной дуги этих челюстей оказывается близкой, хотя размеры различаются. Обе челюсти являются крайними в общности пре-архантропов, уклоняясь в сторону некрупных представителей грацильных австралопитеков, "ранних *Homo*" и архантропов (например, OH 12). Отнесение их к одному виду вполне вероятно.

Среди архантропов четкой дифференциации не выявляется, группа достаточно однородна. Можно отметить лишь тенденцию к прогрессивности в размерах и пропорциях у европейских находок (Мауэр, Араго II и XIII) по сравнению с африканскими и азиатскими (OH 12, Атлантропы, Томас I, Синантропы, Ченьцзяо (Лантьянь 1963 г.) PA 86). Это распределение прогрессивности признаков обратно ситуации с признаками восходящей ветви нижней челюсти (см. выше).

Пре-палеоантропы представляют собой плавный переход от архантропов к палеоантропам. В группе более архаичны Эрингсдорф VI и Монтморэн, прогрессивнее поздний Бом-де-л'Обезье 11 и более древние находки из Сима де

лос Уэсос. Ранние палеоантропы продолжают последовательную линию сапientiации, крайние положения занимают архаичный по форме альвеолярной дуги Джебел Кафзех 9 и практически современная челюсть из Клазиес Ривер SAM-AP 21776. Челюсти из Крапины попадают на край распределения облака значений современных людей. Такое же положение на графиках занимают и поздние палеоантропы. Наиболее современная форма альвеолярной дуги у челюстей Ортю IV и Амуд I. Индивиды Схул IV и V по форме альвеолярной дуги не отличаются от "классических" неандертальцев Европы и Ближнего Востока.

Изменчивость верхнепалеолитических неантропов в целом соответствует изменчивости современных людей, но тенденция к архаичности альвеолярной дуги у них проявляется. В основном это выражается в крупных общих размерах. Отчетливых хронологических вариаций среди верхнепалеолитического населения не выявляется.

Эволюционные тенденции преобразования признаков альвеолярной дуги нижней челюсти

Ширина от наружных краев альвеол клыков вкупе с шириной от наружных краев альвеол вторых моляров совершенно четко дифференцирует понгид и гоминид (рис. 274-276). Ранние и грацильные австралопитеки по этим признакам занимают промежуточное положение между шимпанзе и современными людьми. "Парантропы", особенно восточноафриканские, характеризовались очень расширенной сзади дугой при суженности ее спереди. "Ранние *Homo*" отличались от грацильных австралопитеков большей расширенностью зубной дуги в задней части; форма челюсти практически совпадала с современной. Схожими с "парантропами" пропорциями обладали архантропы, среди которых выделяются отдельные очень крупные особи (Араго XIII, Ченьцзяо (Лантьянь 1963 г.) PA 86, KNM-ER 730). В дальнейшем происходило быстрое последовательное уменьшение ширины челюсти в передней части и колебания ширины в задней части. От пре-палеоантропов до поздних палеоантропов ширина на уровне моляров увеличивалась, однако в конце существования палеоантропов она начала уменьшаться; смена направления изменения признака произошла не

с появлением неантропов, а несколько раньше. Несмотря на плавность перехода от палеоантропов к неантропам по рассматриваемым признакам в отдельности, размер и форма альвеолярной дуги у этих групп различается весьма значительно. Из всех палеоантропов только Джебел Кафзех 7, Сен Сезер и Регуду 1 попадают в пределы изменчивости современного человека, у остальных передняя часть альвеолярной дуги относительно намного шире, чем у неантропов (рис. 276). По данному соотношению и абсолютным размерам примитивными оказываются не только "классические" неандертальцы, но и находки из пещер Джебел Кафзех (кроме указанной челюсти) и Схул. Челюсти Ля Кина V, Амуд I и Клазиес Ривер SAM-AP 41815 имеют современные пропорции, но очень крупные размеры и попадают в пределы изменчивости верхнепалеолитических неантропов. Последние в своем большинстве не отличаются от современного населения. Такое распределение формы альвеолярной дуги может соответствовать двум вариантам возникновения неантропов. Согласно первому, процесс сапиентации происходил около 40 тыс.л.н. очень быстрыми темпами, с резкой сменой морфологии (такой сценарий соответствует общеизвестной концепции А. Грдлички (Hrdlicka, 1927, цит. по: Алексеев, 1978). Согласно второму варианту, неантропы возникли из небольшой популяции палеоантропов, морфологические особенности в которой были приближены к современным, возможно, еще в начале верхнего неоплейстоцена (гипотеза раннего возникновения *Homo sapiens*; Cronin et al., 1981 и др.). Данные по форме и размерам альвеолярной дуги могут быть привлечены для доказательства как одной, так и другой точек зрения (что справедливо и для многих других морфологических систем: Willermet et Clark, 1995; Smith et Harrold, 1997).

Аналогично двум разобранным признакам эволюционировали признаки длины зубного ряда до C_1 и M_1 (рис. 277, 278), а крайне выражены эти тенденции в эволюции длины моляров (рис. 279, 280). Главенствующей тенденцией было уменьшение указанных размеров. Можно отметить три существенных момента. Во-первых, совершенно отчетлива преемственность с последовательным возрастанием размеров моляров от миоценовых гоминоидов (*Otavipithecus*

namibiensis, *Dryopithecus* RUD14-70 и *Anapithecus* RUD A8) к наиболее древним австралопитековым из Алайлы (ALA-VP-2/10) и Торос-Меналла (ТМ 266-02-154-1), и далее – к ранним австралопитекам из Канапой (KNM-KP 29281, KNM-KP 29286, KNM-KP 29287, KNM-KP 30500, KNM-KP 31713). Во-вторых, из всех гоминоидов резко выделяются массивные австралопитеки (в их число попадают также "ранние *Homo*" UR 501 и KNM-ER 1802). В-третьих, пропорции альвеолярной дуги палеоантропов ставят их вне размаха изменчивости современного человека.

Таксономическое значение признаков альвеолярной дуги нижней челюсти

Четкая дифференциация понгид, современных людей и хроно- и географических групп ископаемых гоминоидов говорит о высокой таксономической ценности признаков альвеолярной дуги нижней челюсти.

Ранние австралопитеки из Канапой должны быть отнесены к понгидам в качестве самостоятельного рода. Подсемейственная принадлежность этого рода неясна, поскольку среди понгид орангутаны оказываются по рассматриваемым признакам в промежуточном положении между гориллами и шимпанзе (рис. 261, 267). Учитывая отклонение ранних австралопитеков в сторону "эугоминид", можно выделить их в собственное подсемейство. Существенно, что по отдельным признакам ранние австралопитеки из Канапой, Алайлы и Торос-Меналла весьма схожи, хотя и были описаны под разными родовыми названиями.

Грацильные австралопитеки Восточной Африки занимают промежуточное положение между понгидами и "эугоминидами", но больше сближаются со вторыми; возможно, стоит даже объединить их в один род с современным человеком, поскольку по комплексам признаков альвеолярной дуги наблюдается частичная трансгрессия значений. Грацильные австралопитеки Южной Африки, вероятно, были более специализированы и заслуживают выделения как минимум в самостоятельный вид.

"Парантропы" отдалены от современного человека не менее, чем понгиды и потому должны быть выделены в самостоятельное семейство с одним родом и двумя видами – южно- и восточноафриканским.

Общность "ранних *Homo*", как уже говорилось, является, вероятнее всего, смесью нескольких видов. Можно предложить следующее их разграничение по признакам альвеолярной дуги нижней челюсти: челюсти UR 501, KNM-ER 1802, KNM-ER 1805 относятся к роду "парантропов", челюсти KNM-ER 1801, KNM-ER 1501 – к самостоятельной грацильной группе (KNM-ER 1482 может быть включен как в первую, так и во вторую группы), челюсти ОН 7 и ОН 13 представляют примитивный вариант, близкий к восточноафриканским грацильным австралопитекам и пре-архантропам.

Размах изменчивости ископаемых "эугоминин" ненамного превышает размах изменчивости современного человека или отдельных видов понгид. Все они, начиная с пре-архантропов, должны быть отнесены к подсемейству, включающему современного человека, возможно даже, к современному роду (табл. 60). Изменения размеров и формы альвеолярной дуги настолько постепенны, что провести границы таксонов очень сложно. Хронологические группы выявляются более четко, чем географические; различия последних имеют характер тенденций и не превышают ранга рас.

Условно можно выделить три вида "эугоминин", соответствующих архантропам, пре-палеоантропам с палеоантропами и неантропам. Первый из них дифференцирован от последнего, вероятно, на подродовом или даже родовом уровне и может быть подразделен на два подвида, почти целиком соответствующих пре-архантропам (с включением более позднего ОН 12) и архантропам (от 700 тыс.л.н. до 420 тыс.л.н.). Пре-палеоантропы и палеоантропы практически неразличимы и потому должны быть объединены в один вид. Также, к единому виду относятся люди верхнего палеолита и современности (табл. 61).

4.1.3.4. Нижняя челюсть в целом

Нижняя челюсть в целом описывается преимущественно широтными и длиннотными размерами. Анализ проводился с включением человекообразных обезьян (анализ 1.1) и без них (анализ 1.2, табл. 62).

Первая каноническая переменная в области больших значений в анализе 1.1 описывает значительную разницу "передней" и "нижней" дуг нижней челюсти (иначе – резкую скошенность симфиза), большую общую длину челюсти при малой мышцелковой ширине и медиальном положении вершин мышцелков, то есть выраженный понгидный комплекс (табл. 62). В анализе 1.2 значение первой переменной иное: в сторону больших значений переменной мышцелковая ширина уменьшается, ширина от вершин суставных отростков увеличивается (латеральное положение вершин), общая длина растет, симфиза скошен, венечная ширина увеличивается при уменьшении угловой. Значение второй переменной в анализах 1.1 и 1.2 схожее, отличается лишь в несколько разном соотношении важности признаков. В области больших значений она описывает уменьшение мышцелковой ширины и увеличение – от вершин мышцелков (латеральное положение вершин), венечная ширина увеличивается; в анализе 1.1 симфиз скошен, угловая ширина уменьшается; в анализе 1.2 общая длина уменьшается.

Второй вариант анализа проводился с использованием всего трех размеров (табл. 63). Анализ проводился с включением всего массива наблюдений (с обезьянами, 2.1), без человекообразных обезьян (2.2) и с включением только гоминид, живших позже 400 тысяч лет (2.3).

Первая каноническая переменная во всех трех анализах описывает увеличение длины челюсти при уменьшении мышцелковой и угловой ширины. Вторая переменная описывает в анализе 2.1 увеличение мышцелковой ширины при уменьшении угловой и укорочении челюсти. В анализах 2.2 и 2.3 она описывает прямо противоположный комплекс.

Дифференциация родов человекообразных обезьян между собой и от современного человека достаточно полная, хотя в анализе 1.1 гиббоны, благодаря небольшим размерам попадают в область изменчивости современных людей. Это заставляет обратить особое внимание на хронологическую обусловленность изменчивости (рис. 281-293).

Две челюсти восточноафриканских грацильных австралопитеков, несмотря на синхронность и происхождение из одного местонахождения (Хадар), существенно отличаются одна от другой. Впрочем, они вполне могут представлять крайние варианты изменчивости одного вида с половым диморфизмом как у современных понгид (большим, чем у современного человека). Челюсть AL 288-1 и по морфологии очень напоминает мелкого шимпанзе, тогда как AL 333 несколько своеобразна, превосходя шимпанзе по большинству размеров.

"Парантропы" в целом похожи на AL 333, но крайне вариабельны. Видимо, тип их половозрастной изменчивости был аналогичен таковому современных горилл. Восточноафриканские массивные австралопитеки отличались от южноафриканских расширенностью челюсти вверх (резким преобладанием мышечковой и венечной ширины над угловой) и относительно короткими и широкими пропорциями челюсти.

Три пре-архантропа (SK 15, KNM-WT 15000 и Дманиси D2735) весьма схожи, особенно учитывая молодой возраст двух индивидов. Вместе с тем, они заметно отличаются от более поздних архантропов удлиненностью челюсти и незначительной разницей мышечкового, венечного и углового широтных размеров.

Поздние архантропы имели очень крупную челюсть. По общим размерам и пропорциям они отличаются от ранних пре-палеоантропов и очень похожи на поздних палеоантропов. У большинства из них (Араго II, XIII, Мауэр, Атлантропы II и III, Синантроп G1) мышечковая ширина резко преобладает над угловой. Малыми размерами выделяется лишь синантроп H1 (а также реконструированная челюсть синантропа). Географические вариации определить практи-

чески невозможно, поскольку они укладываются в пределы изменчивости атлантропов Тернифина.

Ранние пре-палеоантропы представлены выборкой из Сима де лос Уэсос, а также челюстью Монтморен. Отличия их от архантропов заключаются прежде всего в малой ширине нижней челюсти; особенно заметны различия по размеру go-go и kr-kr.

Поздний пре-палеоантроп Бом-де-л'Обезье 11 неотличим от палеоантропов. Нижняя челюсть палеоантропов была укороченной и расширенной, сравнительно с предыдущим хронологическим этапом. Вместе с этим, ранние палеоантропы Крапина 59 и Джебел Кафзех 9 имеют пропорции и размеры челюсти, больше напоминающие пропорции ранних пре-палеоантропов (и весьма далекие от современных). Поздние палеоантропы характеризуются относительно очень широкой нижней челюстью с резким преобладанием мышечковой ширины над угловой. Трансгрессия палеоантропов с современными людьми по общим признакам нижней челюсти крайне мала: на край облака современных значений попадают только Сен Сезер, Ле Мустье I и Схул IV.

Верхнепалеолитические неоантропы в целом соответствуют современному размаху изменчивости, хотя отдельные индивиды (например, Пшедмости III и Вадьяк II) оказываются очень архаичными. Отличия от современности заключаются в несколько больших размерах и относительной удлинённости челюсти.

Эволюционные тенденции преобразования общих признаков нижней челюсти

Последовательность изменений формы и размеров нижней челюсти гоминоидов не является плавной. Чередовались этапы изменения как абсолютных размеров, так и пропорций (рис. 294-298).

Все общие размеры нижней челюсти эволюционировали сходно, но с разными темпами. Грацильные австралопитеки Восточной Африки по размерам соответствуют очень крупным шимпанзе или небольшим орангутанам. Массивные австралопитеки очень вариабельны; восточноафриканские крупнее южноафриканских, их восходящие ветви сильнее расходились вверх, а челюсть

относительно укорочена. Пре-архантропы имели такие же размеры, что и грацильные австралопитеки. От пре-архантропов до поздних архантропов произошел резкий скачок размеров и особенно – мышечковой и венечной ширины, челюсть вновь относительно расширилась и укоротилась. Пре-палеоантропы имели значительно меньшие абсолютные размеры, относительно удлиненную челюсть и сравнительно малое различие между мышечковой и угловой шириной. У палеоантропов абсолютные размеры сильно варьировали: мышечковая и венечная ширина выросли сильно, угловая – незначительно, длина челюсти уменьшалась. Таким образом, конфигурация челюсти поздних палеоантропов очень характерна: расширена в целом относительно длины и в мышечках относительно углов. У верхнепалеолитических неантропов пропорции опять удлинились, а ближе к современности – укоротились. Очень важным изменением при переходе от палеоантропов к неантропам стало появление подбородочного выступа, что отразилось в соотношении "передней" и "нижней" дуг челюсти. В абсолютном выражении с начала верхнего палеолита резко снизилась общая длина челюсти и в меньшей степени – дуговые размеры.

Можно видеть, что в эволюции гоминоидов последовательно чередовались два основных варианта общих пропорций челюсти: укороченная, резко расширенная в верхней части и удлиненная, незначительно расширяющаяся вверх. Вероятно, эти колебания были в действительности более частыми, чем это можно проследить на имеющемся материале. При переходе от одного варианта к другому менялись не все абсолютные размеры, а лишь некоторая их часть, что, однако, приводило к заметному изменению формы. Таким образом, эти изменения могли происходить в сравнительно небольшие отрезки времени.

Таксономическое значение общих признаков нижней челюсти

Современные гоминоиды достаточно четко разделяются на роды и виды по общим признакам нижней челюсти, хотя необходимо учитывать значительную половозрастную изменчивость.

Австралопитековых в целом можно отнести к понгидам, но, учитывая вышеуказанное своеобразие и несомненное уклонение в сторону "эугоминид",

выделить в самостоятельное подсемейство. По имеющемуся материалу трудно судить о более детальной таксономии внутри группы, можно лишь констатировать существование как хронологических, так и географических вариаций.

Общий размах изменчивости всех "эугоминид" вполне соответствует размаху изменчивости понгид. Границы между пре-архантропами и поздними архантропами, последними и пре-палеоантропами, поздними палеоантропами и неоантропами очень резкие, что частично усилено неполнотой палеонтологического ряда (табл. 64). Пре-палеоантропы и палеоантропы разделены не столь резко, на уровне рас. Однако совокупный размах изменчивости всех гоминид от пре-палеоантропов до поздних палеоантропов включительно лишь ненамного превосходит размах изменчивости современного человека, что может быть основанием для включения всех указанных групп в один вид с несколькими хронологическими подвидами. Этот вид лишь слабо трансгрессирует с видом современного человека, к которому относятся и люди верхнего палеолита. Разница между двумя указанными видами намного меньше, чем между гориллами и шимпанзе, что дает повод для объединения их в один род (табл. 65).

Кратко стоит упомянуть о подъязычной кости. Она известна в единственном случае, у палеоантропа Кебара 2. Широкоизвестно ее исследование, согласно которому эта кость не отличается от таковой современного человека (Bar Yosef et Vandermeersch, 1991). Однако, как показывает более широкое сравнение, гиоид Кебары 2 не отличается также от гиоидов 18 видов приматов и нескольких других видов млекопитающих, так что его морфология не может свидетельствовать о способности к речи и служить таксономическим целям (Kennedy et Faumina, 2001).

4.3. Эндокран

4.3.1. Лобная доля

В качестве начального этапа рассмотрения эволюционной изменчивости лобной доли в ряду предшественников человека был проведен факторный анализ всех определявшихся признаков этого участка мозга (табл. 66, рис. 300-302). Первый фактор описывает подавляющий процент изменчивости, описывая в области больших значений крупные размеры мозга, поэтому в дальнейшем рассматривается распределение преимущественно по первому фактору; однако второй фактор играет немалую роль в дифференциации человекообразных обезьян и австралопитековых и решающую – при разделении архантропов и современных людей.

Наиболее значимыми оказались признаки длины и продольной выпуклости лобной доли, меньшую нагрузку несут признаки ширины, высоты и поперечной выпуклости. Еще менее значимы многочисленные признаки нижней части лобной доли, что может объясняться наименее точной привязкой точек, определяющих данные размеры. Впрочем, второй фактор зависит в наибольшей степени именно от размеров нижней части лобной доли, в особенности – от величины переднего нижнелобного подъема fm-fx.

Первый фактор разделил наблюдения на две большие группы: человекообразных обезьян с австралопитеками и ОН 7 с одной стороны и архантропов, палеоантропов и неантропов – с другой. По оси второго фактора Таунг, ОН 7 и ОН 5 уклоняются от облака значений человекообразных обезьян, а Брокен Хилл, Атлантроп IV и Синантроп III – от облака современных значений, что определяется большим размером нижнелобной области на их эндокранах. Стоит отметить, что, несмотря на очень малый возраст, размеры лобной доли Таунга в целом практически равны таковым массивного австралопитека ОН 5, хотя нижняя сторона доли у последнего значительно больше.

Питекантроп I резко отличается от остальных архантропов малыми размерами передней части нижнего края лобной доли, однако, надо учесть плохую

сохранность этой части на его эндокрane. Эрингсдорф IX практически не отличается от архантропов. Примечательно, что из трех попавших в анализ палеоантропов наиболее древний – Гановце – также приближается к архантропам по размерам орбитной части. Ля Шпель-о-сен и Ля Кина V практически не отличаются от современных людей; в то же время палеоантропы очень четко отграничены от верхнепалеолитического населения малыми размерами лобной доли.

Верхнепалеолитические неоантропы отличаются очень большими размерами лобной доли, размеры орбитной части у них варьируют в крайне широких пределах, причем половой дифференциации по этому признаку не выявляется. В целом комплекс признаков лобной доли людей верхнего палеолита достаточно четко отличает их от современных людей, в основном по абсолютным размерам; небольшими размерами (и в то же время большой орбитной частью) выделяется только Цзыян, датировка которого скорее мезолитическая, чем верхнепалеолитическая.

Анализ, проведенный только по общим размерам лобной доли эндокрана, подтвердил большую значимость продольных размеров лобной доли по сравнению с широтными (табл. 67, рис. 303); среди продольных размеров наиболее значимыми оказываются общие длины лобной доли до проекции центральной борозды. Разделение ископаемых гоминид произошло аналогично предыдущему анализу.

Учитывая большой вклад длиннотных размеров в эволюционную изменчивость лобной доли, был проведен анализ по четырем длинам, выбор которых был обусловлен большим количеством сравнительных данных именно по этим признакам (табл. 68, рис. 304). Первый фактор описывает подавляющий процент изменчивости и в области максимальных значений описывает большие длины лобной доли.

Длина лобной доли австралопитеков практически равна таковой у человекообразных обезьян, причем массивные и грацильные австралопитеки не отличаются друг от друга. "Парантропы" представлены всего двумя находками,

из которых южноафриканский SK 1585 оказывается на нижней границе размаха австралопитековых, а восточноафриканский ОН 5 – на верхней. Различия эти, вероятно, скорее отражают размах изменчивости группы в целом, нежели разницу географических вариантов. Грацильные австралопитеки демонстрируют достаточно равномерное распределение, причем "ранний *Homo*" ОН 7 оказывается приближенным к средней этой группы.

Питекантроп II оказался в верхних пределах изменчивости крупных горилл и австралопитеков, впрочем, часть его лобной доли реконструирована, что могло отразиться на определении именно анализируемых размеров. Остальные архантропы практически не отличаются от палеоантропов и располагаются в нижних пределах изменчивости современного человека. Среди препалеоантропов в сторону более архаичных форм отклоняется Самбунгмачан 3, что может быть связано с индивидуальной вариацией, с его большей древностью (от 100 тысяч лет до 1 миллиона лет (Delson et al., 2001)) или географической привязкой. Рейлинген и Эрингсдорф IX оказываются в верхних пределах изменчивости архантропов и палеоантропов, что, возможно, больше связано с их индивидуальными характеристиками, чем стадиальными особенностями. Палеоантропы четко разделились по половому признаку и не показали различий в хронологических группах (ранней и поздней); в среднем длина их лобной доли меньше, чем у современного человека; примечательно, что наибольшим размером в этой хронологической группе обладает Схул V. Верхнепалеолитическое население тоже достаточно хорошо дифференцировалось на женщин в области малых значений первого фактора и мужчин в области больших; в целом верхнепалеолитические неантропы отличаются от палеоантропов и современных людей очень длинной лобной долей мозга, трансгрессия с палеоантропами весьма незначительна. Малыми размерами, равными современному минимуму, выделяется Цзыян.

Следует обратить внимание на тот факт, что длина лобной доли в ряду предшественников человека, видимо, увеличивалась дважды: при переходе от австралопитеков к архантропам и от палеоантропов к верхнему палеолиту. Не

выявляется разницы между человекообразными обезьянами и австралопитеками и между архантропами и палеоантропами.

Развитие широтных размеров лобной доли можно оценить, сравнивая изменение абсолютных размеров в эволюционном ряду (рис. 305). Для сравнения были взяты общая ширина эндокрана, сильвиева ширина и собственно лобная ширина. У австралопитековых лобная доля узкая абсолютно и относительно, однако абсолютные размеры у австралопитековых в среднем больше, чем у человекообразных обезьян; при сравнении с изменчивостью длиннотных размеров становится видно, что австралопитековые обладали пропорционально более широким в передней части мозгом, чем современные человекообразные обезьяны, хотя трудно судить, насколько мозг последних близок к таковому непосредственных предков австралопитеков. По опубликованным материалам известно, что у массивных австралопитеков наблюдается большее сужение лобной доли в передней части, чем у грацильных, причем это слабо отражается в соотношениях определявшихся нами размеров, но хорошо заметно при взгляде на мозг в вертикальной норме (Falk et al, 2000).

Отношения лобной ширины к общей или к сильвиевой очень четко разграничивают архантропов и палеоантропов. У архантропов лобная доля сильно сужена, у палеоантропов наблюдается сильное разрастание нижнелобной части наряду с большой абсолютной шириной мозга, латеральное выступание орбитальной части палеоантропов составляет их характерную особенность (Кочеткова, 1973). Надо заметить, что по широтным признакам архантропы и палеоантропы резко различаются, что контрастирует с их сходством по длиннотным размерам (см. выше). Переход от архантропов к палеоантропам охарактеризовался сильным расширением лобной доли при сохранении длиннотных размеров; не исключено, что указанный скачок произошел очень быстро: ранний препалеоантроп Самбунгмачан 3 имеет очень узкую лобную долю, тогда как поздний Эрингсдорф IX – широкую, хотя в настоящем случае большую роль может играть географический фактор. В случае перехода от архантропов к палеоан-

тропам очевидна аналогия с предполагаемыми изменениями, происходившими у австралопитеков при сложении комплекса строения лобной доли. Верхнепалеолитические неоантропы отличаются большой абсолютной шириной лобной доли, но их пропорции в среднем вполне современны, латерального выступания нижней части доли у них не наблюдается.

Признаки нижнелобного края были проанализированы отдельно, поскольку анализ всех признаков лобной доли выявил неравную значимость характеристик нижней части доли с признаками общих размеров (см. выше) (табл. 69, рис. 306-308). Первый фактор описывает размеры орбитной части, в меньшей степени общую длину нижнелобного края и длину переднего нижнего изгиба лобной доли. Второй фактор, напротив, характеризует подъем передней части нижнего края лобной доли и, в значительно меньшей степени, — длину переднего нижнего изгиба и общую длину нижнелобного края.

Эволюционные изменения нижнелобного края, очевидно, сравнительно активно происходили в хронологический промежуток между австралопитеками и архантропами; в нашем распоряжении нет метрических данных по мозгу гоминид этого этапа, поэтому переход выглядит достаточно резким, однако указанные процессы происходили на протяжении около миллиона лет и, возможно, не были особенно быстрыми. Грацильные австралопитеки отличаются от современных человекообразных обезьян несколько большими размерами рассматриваемой области в целом и орбитной части в особенности; ОН 7 вписывается в пределы изменчивости грацильных австралопитеков и резко отличается от архантропов. Что касается массивного австралопитека ОН 5, использованная реконструкция его эндокрана выражено понгидная, что выразилось в практически полном отсутствии нижней выпуклости орбитной части. Визуально такая форма действительно наблюдается у некоторых "парантропов", например, у KNM-WT 17000; напротив, у значительно более позднего KNM-WT 17400 орбитная часть была достаточно выпуклой; у южноафриканского SK 1585 наблюдается промежуточный вариант; очевидно, были достаточно выражены как

хронологические, так и межпопуляционные вариации. В сравнении с грацильными австралопитеками массивные обладали, видимо, более примитивным строением лобной доли; выше уже была отмечена большая ее суженность; также, клювовидный изгиб передней нижнелобной части мозга у массивных австралопитеков был более заостренным, хотя в абсолютном выражении, возможно, и не таким выдающимся книзу, как у многих более ранних грацильных австралопитеков. Реконструированная орбитная часть эндокрана восточноафриканского "раннего *Homo*" KNM-ER 1813 выглядит заметно выпуклой и достаточно длинной. У более крупного KNM-ER 1470 она также была выпуклая, но намного короче, а у KNM-ER 1805 – длинной и слабо выпуклой. Таким образом, вариации строения этой части лобной доли у австралопитеков и "ранних *Homo*" весьма значительны.

Архантропы характеризуются достаточно современным строением нижнелобного края, хотя в среднем имели повышенную длину орбитной части; уместно вспомнить, что одновременно широтные размеры этой области архантропов относительно малы; малая ширина отразилась и в малом переднем подъеме нижнелобного края у Питекантропа II.

Эрингсдорф IX и палеоантропы имели значения длины орбитной части, слегка превышающие современные средние (у Эрингсдорф IX – в нижних пределах размаха палеоантропов), но, очевидно, в силу значительной ширины лобной части черепа, они выделяются очень большой длиной переднего подъема нижнелобного края (за исключением Ля Кина V). Как уже упоминалось выше, орбитная часть палеоантропов обладала также значительным латеральным рельефом (Кочеткова, 1973).

Верхнепалеолитические неоантропы в целом соответствуют современному размаху, возможно, лишь ненамного превосходя современных людей по средней длине орбитного края, хотя люди из Пшедмости резко выделяются чрезвычайными размерами орбитной части, а Павлов I и Цзыян – значительной длиной переднего подъема нижнелобного края.

В целом австралопитеки не отличаются от человекообразных обезьян по признакам длины лобной доли, однако эта область мозга у них была несколько расширена, особенно у грацильных форм. Нижнелобная область у австралопитековых была развита несколько сильнее, чем у человекообразных обезьян; грацильные формы обладали в ряде случаев достаточно развитой орбитной частью; у массивных, видимо, существовали сильные хронологические и территориальные вариации. Лобная доля Стеркфонтейн №2 и Sts 60 очень низкая, у Sts 5 и Sts 71 она выше. Так называемый "лобный клюв" наиболее выражен у Стеркфонтейн №2 и Stw 505, средне развит и одновременно сдвинут назад у Sts 5 и Sts 71 и, наконец, почти отсутствует у Sts 60; у "парантропов" он, по-видимому, больше, о чем можно с наибольшей степенью достоверности судить по эндокранам KNM-WT 17000 и KNM-WT 17400. Эндокраны грацильных австралопитеков отличаются деталями строения, но вариабельность формы мозга велика и у современных антропоидов, поэтому выделение множества особых типов вряд ли может внести больше понимания в проблему таксономических взаимоотношений внутри этой группы. Различия строения лобной доли мозга между грацильными и массивными австралопитеками определяются скорее визуально, нежели метрически.

"Ранний *Homo*" ОН 7 (использовалась реконструкция по "гипотетическому" варианту, не приближавшаяся В.И. Кочетковой специально к типу австралопитеков) полностью вписывается в вариации грацильных австралопитеков.

Архантропы резко отличаются от австралопитеков крупными размерами лобной доли; трудно сказать, насколько этот переход был эволюционно быстрым, так как доступные палеоневрологические материалы отсутствуют в хронологическом промежутке около миллиона лет. Изменения в области орбитного края, возможно, были несколько более важными, чем нарастание общих размеров, но утверждать это с уверенностью нельзя по причине малочисленности материалов. Более определенно можно сказать, что переход от архантропов к следующей эволюционной ступени ознаменовался лишь незначительным приростом длины лобной доли при очень сильном разрастании ее в ширину, что

отразилось, главным образом, на величине переднего подъема нижнелобного края. Известно также, что эволюция мозга при переходе от архантропов к пре-палеоантропам выразилась в положении и ориентации лобной доли. Исследователями мозга гоминид из Брокен Хилла и Петралоны было отмечено, что их лобная доля заметно отодвинута назад относительно глабеллы по причине сильного развития пневматизации лобной кости; также, лобная доля этих архантропов была заметно поднята в передней части относительно продольной оси мозга (Seidler et al., 1997). В противоположность такому варианту, у гоминида Араго XXI и современных людей лобная доля более приближена к глабелле, а ее основание ориентировано почти горизонтально (Seidler et al., 1997). Указанными авторами эта разница была интерпретирована скорее как межпопуляционная или географическая. Однако, привлекая большее количество материалов – по гоминидам из Чжоукоудяня, Бодо, Эрингсдорфа, Сима де лос Уэсос – можно видеть, что более древние формы всегда имеют более низкую спереди и отодвинутую назад лобную долю, тогда как более поздние (условно называемые нами пре-палеоантропами, в число которых попадает и Араго XXI) являются обладателями более высокой спереди лобной доли, причем увеличение высоты идет за счет прирастания вниз, отчего наклон основания доли оказывается меньшим (тогда как наклон и высота лба могут оставаться прежними). Смещение доли вперед объясняется в большой степени ослаблением развития надбровного рельефа, происходит ли таковое за счет уменьшения толщины кости или уменьшения ее пневматизации.

Эрингсдорф IX по признакам длины, ширины лобной доли и их соотношению не отличается от поздних палеоантропов, однако анатомия его нижнелобного края несколько более архаична. Насколько можно судить, мозг гоминида из Рейлинген имел аналогичные особенности строения.

Палеоантропы отличаются от архантропов значительной шириной лобной доли при сохранении ее длины; наполненность орбитной части сильно увеличилась, однако ее продольные размеры остались прежними, что выразилось в характерном выступании этой области в виде бугров. Пропорции лобной доли

палеоантропов отличаются от таковых современного человека, поскольку при несколько меньшей длине палеоантропы обладали несколько большей шириной этой доли; резкая наполненность орбитной части у палеоантропов приводит к выраженности рельефа этой области, у современного человека бугор чаще значительно сглажен.

Верхнепалеолитическое население выделяется большими абсолютными размерами лобной доли. Общие ее пропорции уже практически современные, имеющиеся вариации строения разнонаправлены и скорее всего отражают известный широкий верхнепалеолитический полиморфизм.

4.3.2. Теменная доля

Рассмотрение эволюционной изменчивости теменной доли мозга можно начать с анализа комплекса всех ее признаков. Нагрузки на первый фактор приблизительно равноценны по всем признакам; в области больших значений первый фактор описывает общее увеличение размеров, с преобладанием значимости увеличения надкраевого участка, боковой длины доли и ее передней высоты (табл. 70, рис. 309-311). Второй фактор описывает всего 6% общей изменчивости, однако важен, поскольку обладает большой диагностирующей способностью. В области его больших значений он описывает прежде всего большую заднюю ширину теменной доли, а также большую ангулярную ширину и малые длину и выпуклость теменной доли по верхнему и боковому краям.

Из грацильных австралопитеков в анализ попал только Таунг; возможно, в силу возраста комплекс признаков его теменной доли неотличим от понгидного. Напротив, массивный австралопитек ОН 5 оказывается намного более прогрессивным, его расположение на графике удалено от облака значений понгид и практически совпадает с положением "раннего *Homo*" ОН 7 по первому фактору. Вместе с тем, по второму фактору, по признакам расширенности задней части теменной доли, Таунг и ОН 5 оказываются несколько отделены от понгид и резко отличны от ОН 7. Стоит напомнить, что именно по теменным

костям была произведена реконструкция эндокрана ОН 7, в связи с чем анализ именно теменной доли эндокрана достоверен для данного гоминида.

Архантропы, в целом, обнаруживают значительную консолидированность и, вместе с тем, отрыв от более поздних гоминид. Питекантроп II оказывается наиболее примитивным, очевидно, в силу общих малых размеров мозга. Характерно, что Питекантроп IV, несмотря на древность, не оказывается более примитивным; это может свидетельствовать о таксономическом единстве группы архантропов. Наиболее прогрессивнее Атлантроп IV, чей эндокран, как и в случае с ОН 7, был реконструирован по теменной кости. Брокен Хилл также приближается к краю облака распределения позднейших гоминид.

Эрингсдорф IX и Сванскомб оказываются даже более прогрессивными, чем большинство более поздних палеоантропов, за исключением Ля Шапель-о-Сен, который в силу огромных общих размеров эндокрана находится в области больших значений первого фактора. Значительная расширенность теменной доли пре-палеоантропов в задней части выражена значительно, чем у архантропов и палеоантропов, очевидно, на этом этапе рост ангулярного участка нижнетеменной дольки опережал рост супрамаргинального; активный рост области угловой извилины может быть также интерпретирован как прогрессивный признак. Трудно судить, является ли большая прогрессивность пре-палеоантропов отражением действительности или же следствием случайности выборки. Возможно, она отражает отсутствие у европейских пре-неандертальцев специализированных признаков "классических" неандертальцев, к числу которых, в таком случае, стоит отнести относительно слабое развитие теменной доли, в нижних пределах современного распределения. Выраженность развития ангулярной области сглаживается от пре-палеоантропов через палеоантропов к неантропам. Облако значений людей верхнего палеолита практически совпадает с таковым современного населения.

Анализ общей изменчивости теменной доли эндокрана показывает общее постепенное увеличение размеров в эволюционном ряду, с некоторым отклонением на стадии палеоантропов. Однако в конкретных случаях трудно судить о

значении той или иной величины фактора, поскольку она может определяться как размерами доли в целом, так и изменением отдельных частей.

Рассмотрение изменчивости только широтных размеров теменной доли показывает, что наибольшее значение в эволюции гоминид имело прогрессирующее расширение надкраевого участка, что особенно видно на фоне намного меньших темпов увеличения передней ширины Sy_m-Sy_m (табл. 71, рис. 312). Однако, сравнивая результаты анализа всех признаков теменной доли и анализа широтных размеров, в последнем случае можно видеть отсутствие разрыва между понгидами и гоминидами ОН 5 и ОН 7, а также большую приближенность Питекантропа II к общему облаку распространения архантропов; также, слабее выражены различия между последовательными группами архантропов, палеоантропов, верхнего палеолита и современного населения. Это свидетельствует о меньшей диагностирующей ценности только широтных размеров по сравнению с комплексом всех размеров; различия строения теменной доли мозга понгид, с одной стороны, и австралопитеков и "ранних *Homo*", с другой, не были обусловлены широтными размерами; то же можно сказать про отношения групп палеоантропов и верхнего палеолита. Напротив, различия гоминид, предшествовавших архантропам и собственно архантропов обусловлены именно широтными размерами теменной доли, что подтверждается и рассмотрением изменчивости высотных и длиннотных признаков.

Среди признаков высоты и длины теменной доли наибольшую значимость имеют боковая длина и выпуклость, наименьшую – высотные размеры (впрочем, размер $Sy'-lm$ является высотным лишь условно) (табл. 72, рис. 313).

Сравнивая полученный график с предыдущим, можно видеть, что отличия понгид от австралопитеков полностью обусловлены длиной теменной доли мозга; массивный австралопитек оказывается прогрессивнее грацильных. "Ранний *Homo*" ОН 7 заполняет лакуну между австралопитеками и архантропами, причем в этот период происходило активное нарастание теменной доли в ширину, преимущественно в области надкраевой извилины; длина и высота те-

менной доли при переходе от австралопитеков к архантропам увеличились незначительно, особенно учитывая величину хронологического отрезка, в который совершался этот переход.

На этапе архантропов происходило активное нарастание общих размеров теменной доли, именно оно стало преобладающим вектором при переходе к пре-палеоантропам и, далее, к палеоантропам, приращение широтных размеров несколько преобладало над увеличением длиннотных и, тем более, высотных. Вместе с тем, стоит отметить преимущественное увеличение боковой длины и выпуклости теменной доли, но не ее верхней границы.

Среди группы палеоантропов существовало значительно большее разнообразие по ширине теменной доли, чем по ее длине, и именно малая длина теменной доли отличает палеоантропов от неоантропов. Население времени верхнего палеолита обладало теменной долей той же ширины, что и современный человек, но в среднем более длинной; тут очевидна связь с брахицефализацией черепа.

Сравнивая эволюционную изменчивость лобной и теменной долей, можно отчетливо видеть неравномерность изменения как общих тенденций, так и отдельных признаков. Так, отличия понгид от австралопитеков заключаются в более широкой лобной доле и более длинной теменной; грацильные австралопитеки отличаются от массивных более широкой лобной долей и значительно более короткой теменной (возможно также, и более узкой теменной, однако, следует учитывать крайнюю немногочисленность выборки и, соответственно, формальность этого вывода); таким образом, грацильные австралопитеки были прогрессивнее массивных в плане строения лобной доли и менее – теменной.

"Ранний *Homo*" ОН 7 не отличается от австралопитеков по признакам лобной доли, но значительно прогрессивнее по признакам теменной, хотя вектор отличий от понгид совпадает с таковым австралопитеков – изменение длины теменной доли; возможно, у "ранних *Homo*" происходил резкий рост ангулярной области. Тогда как увеличение лобной доли при переходе от австрало-

питеков к архантропам происходило достаточно равномерно (видимо, в большей степени увеличивались продольные длины и выпуклость), теменная доля нарастала преимущественно в ширину, с образованием очагов роста в области надкраевой и, в меньшей степени, угловой извилин; длина теменной доли в большей степени увеличивалась в нижней части. Пре-палеоантропы по сравнению с архантропами характеризуются увеличением ширины лобной доли и ростом доли в высоту в передней части с одновременным опусканием и уменьшением угла наклона ее основания при сохранении длины доли и строения орбитного края, а также общим увеличением размеров теменной доли, несколько сильнее – широтных, в особенности – в области угловой извилины.

Появление палеоантропов ознаменовалось резким ростом лобной доли в ширину с развитием бугров в орбитной части при полном сохранении длины; теменная доля активно увеличивалась в целом, несколько сильнее – в ширину, развитие супрамаргинального участка догоняло развитие ангулярного. В сравнении с неоантропами, палеоантропы обладали абсолютно и относительно короткими и относительно широкими лобной и теменной долями, причем расширение лобной доли было также и абсолютным; для палеоантропов характерен сильный рельеф поверхности эндокрана.

Население верхнего палеолита в сравнении с современным обладало более длинными лобной и теменной долями, но при более широкой лобной доле ширина теменной была такой же, как у современных людей.

4.3.3. Затылочная доля

При рассмотрении всех признаков затылочной доли мозга в анализ были включены также три определявшихся размера мозжечка, что позволяет увидеть картину эволюции всей задней части мозга (табл. 73, рис. 314-316). Первый фактор описывает подавляющий процент изменчивости и в области наибольших значений представляет эндокраны с широкой, высокой и выпуклой в поперечном сечении затылочной долей; в меньшей степени первый фактор описывает длину затылочной доли и размеры мозжечка. По первому фактору в пер-

вую очередь разделяются все понгиды и австралопитеки с ОН 7, с одной стороны, и более поздние гоминиды – с другой. Вторым фактором проявляются слабые диагностические свойства, описывая размеры мозжечка, уменьшающиеся в области больших значений фактора, а также выпуклость затылочной доли, в области больших значений – расширяющейся на середине высоты доли и ниже. Вторым фактором отделяет орангутанов от других понгид, австралопитеков от понгид и палеоантропов от большинства позднейших гоминид.

Относительно общих размеров затылочной доли можно сказать, что они практически не отличаются у понгид и австралопитеков, и не менялись при переходе от пре-палеоантропов к палеоантропам и от последних – к верхнему палеолиту, хотя в дальнейшем заметно уменьшились. Наиболее заметный рост затылочной доли происходил в промежутке от австралопитеков до архантропов и от последних – к пре-палеоантропам. Таким образом, в эволюции имела место своеобразная реверсия общих размеров затылочной доли, поскольку у архантропов она была столь же велика, что и у современного человека, потом заметно увеличилась и снова уменьшилась. Важно также отметить, что население времени верхнего палеолита по общим размерам и степени выпуклости затылочной доли практически не пересекается с современным населением и в то же время почти не отличается от палеоантропов, однако различие между этими группами довольно резко проявляется в двух аспектах: у палеоантропов значительно сильнее развит мозжечок, а затылочная доля расширена в нижней части, тогда как у верхнепалеолитических людей мозжечок в среднем меньше, а затылочная доля расширена вверху.

Для повышения численности наблюдений был также проведен анализ по сокращенному набору признаков, описывающему лишь общую длину и ширину затылочной доли. Первый и второй факторы несут практически одинаковую нагрузку, но имеют диаметрально противоположный смысл. Первый фактор в области больших значений описывает прежде всего увеличение длины и продольной выпуклости доли и лишь затем – ее расширение; второй фактор описывает

прежде всего увеличение поперечной выпуклости и ширины, а после – продольные характеристики (табл. 74, рис. 317-320). Изменения размеров затылочной доли по оси первого фактора можно охарактеризовать как плавное и постепенное увеличение длины и продольной выпуклости от австралопитеков до пре-палеоантропов, а в дальнейшем – очень незначительное, но столь же плавное уменьшение абсолютных размеров. По оси второго фактора такой линейности изменений не наблюдается; особенно замечателен факт очень малой ширины затылочной доли грацильных австралопитеков и огромный разрыв между ними и "ранним *Homo*" ОН 7 (практически совпадающим с "парантропом" ОН 5). В дальнейшем имеются лишь незначительные колебания изменения ширины затылочной доли вплоть до современности.

Для более детального анализа эволюции затылочной доли мозга отдельно были проанализированы продольные размеры. Два первых фактора несут на себе большую часть информационной нагрузки, однако их таксономическая разрешающая способность весьма невелика; второй фактор практически не имеет таксономической дифференцирующей силы (табл. 75, рис. 321-323). Первый фактор описывает общее увеличение длины затылочной доли в области больших значений, с преобладанием роста ее длины и выпуклости по верхнему краю, меньшим образом – в середине высоты и в минимальной степени – по нижнему краю. Второй фактор, напротив, в области больших значений описывает затылочную долю, удлиненную и наиболее выпуклую в нижней части.

Как уже было сказано, разделяющая способность продольных признаков затылочной доли оказывается крайне низкой. Можно констатировать чрезвычайную замедленность процесса удлинения доли на эволюционном этапе от возникновения первых гоминид до поздних архантропов, причем увеличение общих размеров не сопровождалось сколько-нибудь значительными изменениями формы. Интересным является факт большей приближенности ОН 7 к архантропам, чем к австралопитекам, хотя в силу указывавшихся выше причин этот вывод может быть подвергнут сомнению. Эволюционный переход от архантропов к пре-палеоантропам (Эрингсдорф IX, Сванскомб, Вертешселлеш)

ознаменовался сравнительно резким ростом затылочной доли в длину и увеличением степени ее выпуклости, преимущественно в верхней части; в дальнейшем рост практически прекратился и палеоантропы сохраняли ту же морфологию. Далее, длина затылочной доли начала постепенно уменьшаться от палеоантропов к верхнему палеолиту и к современному населению. Изменение продольных размеров затылочной доли сопровождалось нарастанием преобладания верхней ее части над нижней.

Широтные размеры затылочной доли эволюционировали несколько иначе, нежели длиннотные. При проведении анализа главных компонент два первых фактора оказываются наиболее информативными. Первый фактор в области больших значений описывает увеличение выпуклости, высоты и ширины затылочной доли, особенно в верхней ее части. Второй фактор также описывает увеличение размеров, но прежде всего – в нижней части доли (табл. 76, рис. 324-326).

Австралопитеки отличаются от понгид очень малой шириной затылочной доли; в отношении грацильных австралопитеков это было более наглядно показано выше на большем материале. В сравнении с признаками длины, широтные размеры увеличивались несколько быстрее до появления архантропов (ОН 7 опять оказывается ближе к архантропам, чем к австралопитекам, отличаясь от последних большими размерами верхней части доли) и, возможно, несколько медленнее при возникновении пре-палеоантропов. В дальнейшем, вероятно, начался медленный процесс уменьшения высотных и широтных размеров затылочной доли, хотя палеоантропы и население верхнего палеолита практически не различаются по этим признакам; современное население имеет в среднем несколько меньшие размеры затылочной доли. Как и в случае с длиннотными размерами, высотные и широтные постепенно оказывались относительно больше в верхних частях затылочной доли, о чем свидетельствует распределение по второму фактору.

В целом, можно констатировать значительную консервативность признаков затылочной доли, особенно при сравнении с крупными эволюционными изменениями в лобной и теменной долях. Австралопитеки обладали, очевидно, понгидным типом строения затылочной доли, отличаясь значительно меньшей ее шириной; в дальнейшем – вплоть до появления пре-палеоантропов – медленно увеличивались общие размеры доли, но форма оставалась практически прежней. На начальных этапах преобладали процессы увеличения затылочной доли в ширину, при переходе от архантропов к пре-палеоантропам увеличился рост в длину; стоит отметить обратную тенденцию в изменении формы лобной и теменной долей. С момента существования пре-палеоантропов общие размеры затылочной доли сохранялись или даже уменьшались; от времени палеоантропов к верхнему палеолиту несколько уменьшились продольные размеры при сохранении широтных.

При переходе от верхнего палеолита к современности тенденция уменьшения размеров сохранилась, но с изменением приоритетов: скорость уменьшения широтных размеров несколько стала преобладать над скоростью уменьшения продольных величин. Как и на более ранних этапах эволюции, тенденции изменения формы затылочной доли противоположны таковым для лобной и теменной долей. Также важно, что в процессе всей эволюции от возникновения гоминид до современности господствовала единая тенденция нарастания преобладания верхней части затылочной доли над нижней как по продольной, так и по поперечной оси.

Эволюционные изменения размеров и формы мозжечка можно представить в виде трехмерного графика, с отложенными по осям тремя определявшими параметрами – общей шириной обоих полушарий, длиной и шириной одного полушария (рис. 327). Размеры мозжечка грацильных австралопитеков практически не отличаются от таковых у понгид. Массивные австралопитеки характеризуются малой общей шириной мозжечка, что хорошо соотносится с малой шириной их затылочной доли; в то же время ширина полушария мозжеч-

ка у них несколько больше, чем в среднем у современных понгид, а длина отдельного полушария примерно такая же, как у шимпанзе. Известно, что ямка между полушариями мозжечка "парантропов" была шире и более плоской, а проекционная высота мозжечка больше, чем у грацильных австралопитеков (Falk et al., 2000); широтные же размеры отдельных полушарий у этих двух групп достоверно не различаются. При сопоставлении всего вышесказанного становится ясно, что массивные австралопитеки обладали большим углом наклона полушарий мозжечка к горизонтальной плоскости, чем понгиды и грацильные австралопитеки.

Архантропы значительно превосходят австралопитеков по общей ширине мозжечка и длине полушария, но в меньшей степени – по ширине полушария. Также, известно, что такие архантропы, как Брокен Хилл и Петралона, обладали очень широким расстоянием между полушариями мозжечка (Seidler et al., 1997), как и некоторые палеоантропы, например, Ля Шапель-о-Сен. Препалеоантропы и палеоантропы отличаются от архантропов большей длиной полушария мозжечка при почти той же общей ширине и меньшей относительной шириной полушария. Таким образом, проявляется тенденция к абсолютному удлинению и относительному сужению полушарий мозжечка. В верхнем палеолите продолжается увеличение всех размеров мозжечка с сохранением его пропорций. В промежутке времени от верхнего палеолита до современности общая ширина и длина полушария мозжечка заметно уменьшились, а ширина сохранилась на прежнем уровне, так что полушария стали существенно толще относительно их длины. Очевидно, это одно из коррелятивных последствий брахицефализации. В целом, видно изменение общего направления эволюции размеров и пропорций мозжечка, произошедшее со времени верхнего палеолита до современности; важно отметить, что верхнепалеолитическое население оказывается архаичным по этому признаку.

4.3.4. Височная доля

Височная доля в силу сложности своей конфигурации описывается с помощью большого количества признаков; кроме того, в анализ всех признаков были включены также такие параметры, как сильвиева и передневисочная ширина эндокрана, а также ширина и глубина височной ямки (табл. 77, рис. 328-330). Первый фактор в области больших значений описывает височную долю, широкую и выпуклую преимущественно в передней части, большую ширину мозга на уровне височной доли, значительное выступание височного полюса вперед, а также большую длину височной доли. Второй фактор в области больших значений описывает прежде всего расширение задней части доли, а лишь затем – ее длину и ширину мозга на указанном уровне.

Общее облако наблюдений на полученном графике (рис. 330) четко разделяется на две совокупности: понгиды, ОН 5 и ОН 7 в области малых значений обоих факторов и Ля Шапель-о-Сен и неоантропы – в области больших; архантропы занимают промежуточное положение, уклоняясь все же более в сторону позднейших гоминид. ОН 5 и ОН 7 сравнительно с понгидами обладают височной долей, расширенной больше в задней части; то же можно сказать о Ля Шапель-о-Сен относительно неоантропов. Верхнепалеолитическое население, напротив, имеет в среднем более широкую переднюю часть височной доли, чем современные люди, хотя общие размеры доли отличаются незначительно.

Для получения более представительной картины был проведен анализ по сокращенному набору признаков, характеризующих общие размеры височной доли (табл. 78, рис. 331-334). Первый фактор описывает общее увеличение височной доли, ее расширение, происходящее быстрее в задней части и, в наименьшей степени, увеличение длины, сначала в нижней части, а затем – в верхней, с малой степенью выступления височного полюса. Второй фактор, напротив, описывает сначала удлинение верхней части доли, затем – нижней, а после – расширение доли, прогрессирующее в передней ее части.

Прежде всего стоит отметить обособленное положение большинства грацильных австралопитеков, обусловленное, во-первых, малыми размерами их эндокрана, а, во-вторых, выраженной суженностью их височной доли, малым выступанием височного полюса, большим основанием височной доли по сравнению с протяженностью верхней ее границы; очень узкой височной долей обладал также южноафриканский австралопитек Stw 505. Исключением является Sts 60, приближающийся к варианту, характерному для шимпанзе. "Парантроп" ОН 5, хотя и проявляет тенденцию уклонения конфигурации височной доли в ту же сторону относительно понгид, но все же обладает значительно более широкой спереди и длинной сверху височной долей. Те же пропорции височной доли были и у раннего восточноафриканского KNM-WT 17000 и изолированной височной доли эндокрана из Южной Африки; более узкими височные доли выглядят у таких массивных австралопитеков как SK 1585, KNM-ER 407 и KNM-ER 732, хотя у них они в значительной степени реконструированы. Реконструированный ОН 7 обладает более умеренными пропорциями височной доли. Абсолютные размеры височной доли эндокрана "раннего *Homo*" KNM-ER 1470 крайне велики; пропорции ее, очевидно, были средними; резкие отличия от грацильных австралопитеков несомненны. Височная доля "раннего *Homo*" KNM-ER 1813 в большой степени реконструирована, но она, видимо, была несколько более приближена к варианту грацильных австралопитеков, чем KNM-ER 1470 как по размерам, так и по пропорциям. Пропорции височной доли KNM-ER 1805 были еще более похожи на вариант, характерный для грацильных австралопитеков.

Архантропы чрезвычайно разнообразны по размерам и конфигурации рассматриваемой области мозга. Питекантроп II и Синантроп III уклоняются в сторону архаичных форм, занимая на графике промежуточное положение между грацильными австралопитеками и ОН 5; Атлантроп IV, возможно, в силу особенностей реконструкции, обособлен; Брокен Хилл может быть охарактеризован как вариант современного человека с очень длинной и широкой спереди височной долей мозга. Пре-палеоантропы обладали более современным типом

височной доли, чем большинство архантропов; пропорции этой части мозга у них были такими же, как и у более поздних гоминид, но размеры были заметно меньше, что в совокупности ставит пре-палеоантропов на край облака распределения палеоантропов и неантропов.

Палеоантропы и люди верхнего палеолита практически не отличаются от современного населения как по размерам, так и по пропорциям височной доли, но можно отметить тенденцию к усилению комплекса, описываемого первым фактором у палеоантропов (особенно, у раннего палеоантропа из Гановце и Ля Шпель-о-Сен) и комплекса второго фактора – у верхнепалеолитических людей (к которым примыкают Табун I, Ля Кина V и Схул V). Внутри групп палеоантропов и верхнепалеолитических неантропов наблюдается разделение по половому признаку, выражающееся в разнице в абсолютных размерах, но не в пропорциях.

Отдельно были проанализированы признаки височной ямки эндокрана (рис. 335). Австралопитеки, в особенности массивный ОН 5, характеризуются малой шириной ямки при ее глубине, равной таковой у понгид; очевидно, пропорции этого образования у австралопитеков более приближены к варианту современного человека, чем у понгид. Характерно, что и другие массивные австралопитеки обладали меньшим расхождением височной и лобной долей по сравнению с грацильными; это хорошо заметно на эндокранах раннего "парантропа" KNM-WT 17000 и более поздних KNM-WT 17400 и SK 1585, височная доля которых очень округлая, выступающая вперед даже меньше, чем у горилл и обоих видов шимпанзе (Falk et al., 2000), смыкающаяся с лобной долей под тупым углом. Восточноафриканские KNM-ER 407 и KNM-ER 732 и южноафриканский изолированный слепок височной доли также обладают очень маленькой, мелкой и неширокой височной ямкой. Грацильные австралопитеки, к которым можно добавить наблюдение Stw 505, имели более выступающий височный полюс, чем массивные. Реконструированный ОН 7 обладает в целом австралопитекоидным типом схождения лобной и височной долей; более досто-

верным наблюдением является крупный "ранний *Homo*" KNM-ER 1470, который, наоборот, обладал заметно более выступающим лобным полюсом и глубокой височной ямкой; по этому признаку он резко отличается от австралопитековых и наиболее приближается к ранним архантропам. Эндокраны "ранних *Homo*" KNM-ER 1805 и KNM-ER 1813 визуально слабо отличаются от варианта грацильных австралопитеков по указанному признаку.

Среди архантропов Питекантроп I, Брокен Хилл и, в меньшей степени, Питекантроп II характеризуются небольшими размерами височной ямки, ставящими их вне размаха более поздних гоминид, похожим строением этой области обладали и гоминиды из Петралоны (Seidler et al., 1997) и Бодо (Conroy, 2000). Синантроп III, напротив, попадает в верхний предел вариаций современного человека. Реконструированный Атлантроп IV достаточно резко выделяется очень глубокой и достаточно широкой височной ямкой, хотя и в пределах возможных колебаний этих размеров у современного человека (стоит помнить об условности реконструкции этого участка мозга у данной находки). Таким образом, как и в отношении общих размеров височной доли, архантропы демонстрируют очень большой размах изменчивости и по признакам размеров и пропорций височной ямки не могут быть достоверно идентифицированы. Впрочем, эта группа может быть охарактеризована как обладающая относительно глубокой височной ямкой по сравнению с палеоантропами и современными людьми. В этом смысле могут быть неслучайными противоположные пропорции височной ямки у пре-палеоантропа Самбунгмачан 3, они могут быть использованы для обоснования довольно поздней его датировки. Можно отметить, что у европейского пре-палеоантропа Сима де лос Уэсос 5 височная доля далеко отстоит от лобной, а глубина ямки весьма велика. Также, на реконструкции эндокрана пре-палеоантропа Рейлинген (Dean et al., 1998) височная ямка весьма неглубокая относительно ее ширины; те же пропорции можно предположить для схожих гоминид из Сванскомба и Эрингсдорфа, однако, к сожалению, соответствующая область черепа у этих находок не сохранилась.

Среди палеоантропов резко выделяется человек из Гановце, очевидно, это связано с тем, что его эндокран имеет естественное происхождение, а не получен путем слепка с мозговой полости черепа; с другой стороны, его ранняя датировка хорошо согласуется с очень широкими пропорциями височной ямки, возможно, характерными для пре-палеоантропов. Остальные палеоантропы, обладая в целом современными размерами височной ямки, разделяются на две группы: европейские неандертальцы обладают широкой и неглубокой височной ямкой, а ближневосточные – узкой и глубокой. Учитывая сдвиг облака значений верхнепалеолитических неантропов в сторону увеличения глубины височной ямки и фактическое включение значений Схул V и Зуттие в размах людей верхнего палеолита, можно считать ближневосточных палеоантропов более прогрессивными, несмотря на их большие датировки. Европейские неандертальцы оказываются вне известного размаха значений людей верхнего палеолита, хотя и в крайних пределах современного распределения; видимо, это могло быть одним из проявлений их специализации. Люди верхнего палеолита выглядят полностью современными, но их височная ямка в среднем несколько более глубокая.

Для определения степени латерального выступания височного полюса был построен график взаимного распределения сильвиевой и передневисочной ширины в процессе эволюции гоминид (рис. 336). Австралопитеки достаточно хорошо отделились от понгид и разделились на грацильных и массивных. Массивные при той же передневисочной ширине, что и у человекообразных обезьян, обладали заметно большей сильвиевой шириной; таким образом, их височные полюсы были заметно сдвинуты. Стоит отметить, что наиболее древний KNM-WT 17000 обладал наибольшими указанными размерами, чем другие "парантропы", несмотря на меньший объем мозга. Грацильные австралопитеки характеризуются в среднем большими величинами обоих параметров, причем их височные полюсы были заметно более широко разведены, чем у массивных австралопитеков. Рассматриваемые широтные размеры крупного самца Stw 505

даже попадают в пределы вариаций современного человека. ОН 7 реконструирован скорее как "парантроп".

Архантропы, как и в других случаях рассмотрения признаков височной доли, демонстрируют весьма большой размах изменчивости, выстраиваясь в следующую последовательность (по возрастанию абсолютных размеров): Питекантроп II, Синантроп III, Брокен Хилл, Атлантроп IV, причем первый оказывается вне минимальных пределов современного человека, а последний – вне максимальных. Брокен Хилл как по размерам, так и по пропорциям, может быть описан как человек современного типа. Единственный попавший на график пре-палеоантроп Самбунгмачан 3 оказывается приближенным к Питекантропу II. С момента появления архантропов и до верхнего палеолита наблюдается явная тенденция к постепенному росту абсолютных величин и относительному уменьшению передневисочной ширины. Ля Шапель-о-Сен оказывается исключением, поскольку его передневисочная ширина крайне велика; ближневосточные палеоантропы Зуттие и Схул в наибольшей степени подходят на роль предков верхнепалеолитических неантропов. С момента верхнего палеолита до современности обнаруживается довольно резкое уменьшение абсолютных величин и, возможно, некоторое относительное расширение передневисочной ширины.

В целом, можно констатировать наибольшую диагностическую ценность признаков височной доли мозга при выделении группы грацильных австралопитеков, характеризующихся уменьшенной передней шириной и верхней длиной доли, а также маленькой и сравнительно узкой височной ямкой. Массивные австралопитеки отличаются, напротив, более расширенной спереди и удлиненной сверху височной долей и очень широким углом смыкания височной и лобной долей, а также заметно сведенными височными полюсами. "Ранние *Homo*", видимо, не выходили далеко за границы изменчивости австралопитеков.

Архантропы были весьма полиморфны по строению височной доли, очевидно, наибольшей архаичностью выделяются яванские формы; характерной

особенностью является длинная и относительно узкая височная ямка. При переходе от архантропов к пре-палеоантропам произошли значительные изменения конфигурации рассматриваемой области мозга, общие пропорции уже практически современные, а височная ямка широкая и мелкая; от более поздних гоминид пре-палеоантропы отличаются малыми абсолютными размерами височной доли.

Палеоантропы имели значительно большие абсолютные размеры височной доли, чем пре-палеоантропы, и на индивидуальном уровне почти не отличимы от современного человека, но как группа могут быть описаны как обладающие сравнительно широкой спереди и длинной снизу височной долей. Ближневосточные палеоантропы отличаются от европейских более сапиентными пропорциями височной ямки и степенью схождения височных полюсов. Европейские неандертальцы имели широкий угол схождения лобной и височной долей и, возможно, большее расстояние между височными полюсами (абсолютно и относительно сильвиевой ширины).

Неоантропы верхнего палеолита были вполне современны, но с этого времени до современности произошли слабые сдвиги в пропорциях височной доли, проявляющиеся в виде тенденций: уменьшение передней ширины и верхней длины доли, выступания височного полюса, глубины височной ямки, уменьшение абсолютной сильвиевой и передневисочной ширины и, возможно, некоторое относительное расширение передневисочной ширины. Стоит отметить, что своеобразный "поворот" в тенденциях эволюции височной доли намечается не при переходе от палеоантропов к верхнему палеолиту, а при переходе от верхнего палеолита к современности.

4.3.5. Эндокран в целом

Степень сохранности и представленность доступного для изучения материала таковы, что анализ, проведенный по полному набору признаков общей формы черепа, содержит данные только по единичным находкам для каждой крупной хронологической стадии (табл. 79, рис. 337). Тем не менее, он также

представляет некоторый интерес. Методически существенно, что наименьшей нагрузкой обладает высота черепа от "базииона"; остальные признаки примерно равноценны; в целом первый фактор описывает большие размеры мозга. Примечательно сильное сближение массивного австралопитека ОН 5 и "раннего *Homo*" ОН 7; также практически идентичны Атлантроп IV, Гановце, Дольни Вестонице III и современная средняя.

Для более представительной оценки общей изменчивости эндокрана в эволюционном ряду был проведен анализ по 8 признакам, характеризующим тотальные размеры мозга и, что немаловажно, определяемые для относительно большого количества ископаемых находок (табл. 80, рис. 338). Первый фактор описывает почти 93% общей изменчивости, поэтому второй фактор не вычислялся. Первый фактор описывает общие размеры эндокрана; в область его больших значений попадают случаи крупной мозговой полости. Нагрузки признаков на первый фактор приблизительно равны, выделяется лишь поперечная дуга между "эурионами", очевидно, в силу отсутствия морфологической привязки данной точки и, следовательно, большой вариабельности указанного признака в эволюционном ряду.

Интерес представляет распределение архантропов. Минимальным значением первого фактора в этой группе обладает Питекантроп II. Питекантроп I и Синантроп III, несмотря на все их отличия в деталях строения, обнаруживают большое сходство в общих размерах и форме; общие размеры их мозга не достигают не только минимальных значений современного человека, но даже минимума палеоантропов, представленного на графике ребенком Схул I. С другой стороны, Брокен Хилл и Атлантроп IV вполне сравнимы с намного более поздними палеоантропами; впрочем, первый приближается к женщинам-палеоантропам, хотя экзокран и имеет огромные размеры. Палеоантропы резко разделились по половому признаку и не обнаруживают какой-либо дифференциации на ранних и поздних. С аналогичной четкостью разделились по полу и верхнепалеолитические неантропы. В целом, люди верхнего палеолита характеризуются очень крупными размерами эндокрана; размеры мозга женщин это-

го хронологического отрезка равны средним современным значениям для обоих полов, в то время как размеры мозга мужчин верхнего палеолита намного превышают индивидуальный максимум в исследованной выборке современных людей.

Также, эволюционные изменения общих размеров эндокрана оценивались с привлечением размеров отдельных долей, выбор которых был обусловлен как их большой таксономической значимостью, выявившейся в предыдущих анализах, так и наличием фактического материала (табл. 81, рис. 339-341). Первый выделившийся фактор в области больших значений описывает общее увеличение размеров мозга, с преимущественным ростом длины теменной доли, в меньшей степени – лобной, а также увеличение выпуклости всего мозга по верхнему краю. Признаки высоты, ширины и длины затылочной доли оказались наименее значимыми. Второй фактор несет меньшую нагрузку, однако в сочетании с первым фактором оказался также весьма таксономически важным; в области больших значений он описывает прежде всего увеличение длины затылочной доли, после – ширины мозга, общей длины мозга, увеличение абсолютной и уменьшение относительной выпуклости мозга, высоты мозга, длины лобной доли и, в наименьшей степени, теменной доли.

Вышеуказанный набор признаков дифференцирует не только большие таксономические общности, но и группы внутри последних (рис. 339-341). Среди австралопитеков резко отделились Sts 60 и Стеркфонтейн №2, что, очевидно, связано с реконструкцией границы их затылочной и теменной долей, при которой длина теменной доли оказывается меньше длины затылочной. Однако, в пользу возможности правильности такой реконструкции говорит существование подобных отношений размеров долей у ряда более поздних гоминид, в том числе – у современных людей. Грацильные австралопитеки Sts 5, Sts 71 и Таунг, а также примкнувший к ним ОН 7, достаточно надежно отделяются от человекообразных обезьян. "Парантроп" ОН 5 еще дальше отстоит по линии продолжения этого градиента.

Архантропы надежно отличаются от австралопитеков большими общими размерами мозга, а также по комплексу признаков второго фактора. Питекантроп I и Синантроп III находятся вне облака распространения более поздних гоминид; Атлантроп IV выделяется очень большой реконструированной затылочной долей; Брокен Хилл на графике попадает в зону распространения палеоантропов и на край распределения современных людей. Из препалеоантропов Самбунгмачан 3 сближается с Питекантропом I, находясь вне облака распределения остальных гоминид; возможно, в этом проявляется специфичность конфигурации мозга яванских форм архаичных людей. Эрингсдорф IX, напротив, близок к палеоантропам и неантропам.

Палеоантропы разделяются на две группы: первая, состоящая из Гановце и Ля Шапель-о-Сен, характеризуется чрезвычайно большими размерами затылочной доли, вторая – Ля Кина V, Табун I и Схул I и V – находится на краю распределения современных людей, также по причине относительной увеличения затылочной доли. Очевидно, разделение на две группы отражает не существование географических или хронологических общностей, а недостаток фактических материалов, которые могли бы заполнить существующий хиатус.

Верхнепалеолитические неантропы надежно отличаются от всех остальных гоминид очень большими размерами головного мозга, хотя его пропорции практически современны. Исключением являются лишь Брно III, у которого затылочная доля длиннее теменной, и хронологически очень поздний Цззыян – в силу маленьких размеров мозга.

Кроме анализа комплексов признаков, были рассмотрены эволюционные изменения тотальных размеров мозга – длины, ширины и высоты. Наибольшее число наблюдений было сделано по признаку наибольшей длины эндокрана f -ор (рис. 342), несколько меньшее – по признаку ширины eu-eu (рис. 343). Для отражения эволюции высоты эндокрана наиболее подошел бы размер ba-R (рис. 344), но число наблюдений по нему очень мало, поэтому был использован параметр Sy-R. Поскольку размер этот измерялся напрямую, он включает в себя

определенную долю изменчивости широтных и продольных размеров эндокрана, но высотная составляющая является все же решающей, что может быть доказано переводением размера в проекционный путем пересчета (ширина S_y - S_y известна, продольная составляющая сохраняется и в проекционном размере, но она заведомо мала): распределение хронологических и стадиальных общностей практически не изменяется (рис. 345).

Австралопитеки в среднем превосходят по длине мозга человекообразных обезьян; это еще более заметно, если учесть малые размеры тела австралопитеков. Мозг шимпанзе, наиболее приближающихся по размерам тела к ранним гоминидам, намного короче, чем у последних. Грацильные австралопитеки часто обладали более длинным мозгом, чем массивные, а в отдельных случаях (Stw 505) даже достигали минимальных значений архантропов. Среди "парантропов" наименьшей длиной мозга обладает KNM-WT 17000 – наиболее древний представитель этой группы в нашей выборке. ОН 7 вписывается в верхние пределы размаха изменчивости грацильных австралопитеков. "Ранний *Homo*" KNM-ER 1470 обладал очень близкими (несколько меньшими) значениями длины мозга. При сравнении графика распределения длины мозга и таковым ширины наглядно выявляется разница грацильных и массивных австралопитеков: у последних мозг относительно намного более короткий и широкий, поскольку ширина мозга массивных австралопитеков в среднем больше, чем у грацильных. Грацильные же формы имели мозг примерно той же ширины, что и человекообразные обезьяны; ОН 7 по данному соотношению больше приближается к грацильным австралопитекам. KNM-ER 1470, напротив, обладал несколько более широким мозгом; таким образом, пропорции его мозга более похожи на таковые массивных австралопитеков, при несколько больших абсолютных размерах. Что касается высоты эндокрана, то грацильные австралопитеки в среднем уступают по этому показателю понгидам, особенно – гориллам, хотя облака значений и пересекаются. "Парантропы", напротив, имели высоту мозга в верхних пределах значений человекообразных обезьян и в нижних – архантропов, таким образом, их мозг был более округлый, чем у грацильных австралопите-

ков. Реконструированный ОН 7 имеет высоту мозга большую, чем грацильные австралопитеки, приблизительно в пределах изменчивости синхронных "парантропов". KNM-ER 1470, напротив, обладал очень низким мозгом, в верхних пределах изменчивости грацильных австралопитеков; впрочем, в задней части мозг этого "раннего *Homo*" был намного более высокий; в целом округлостью эндокрана KNM-ER 1470 похож на массивных австралопитеков. Визуально похожие пропорции наблюдаются у "раннего *Homo*" KNM-ER 1813, тогда как эндокран KNM-ER 1805, наоборот, очень длинный и низкий. Возможно, именно активный рост мозга в высоту был основным вектором изменчивости тотальных размеров при переходе от австралопитеков к предкам архантропов. Однако, в дальнейшем вертикальный рост мозга чрезвычайно замедлился и по темпам заметно отставал от роста в длину и ширину; за счет этого создается внешнее впечатление большей "сапиентности" мозга австралопитеков по сравнению с мозгом архантропов.

Переход от "ранних *Homo*" к архантропам ознаменовался преимущественным увеличением ширины мозга, в меньшей степени – длины; высота же, как было сказано выше, увеличилась весьма слабо. Те же тенденции сохранялись и в продолжении эволюции внутри архантропов: от ранних форм к поздним заметно некоторое увеличение длины и ширины мозга, тогда как в отношении высоты на графике наблюдается уменьшение абсолютных размеров. Видимо, реального уменьшения средних все же не происходило, а видимая тенденция объясняется слишком малым числом наблюдений; это вытекает из положения предшествующих и последующих групп. Впрочем, не исключены и географические и межпопуляционные вариации, что косвенно подтверждается анализом распределения находок на графиках изменения длины и ширины мозга. Древние яванские Питекантропы оказываются обладателями наименьшего в рамках архантропов мозга. Африканские Брокен Хилл и Атлантроп IV заметно превосходят их по рассматриваемым показателям. Более поздние Синантропы занимают приблизительно промежуточное положение и, таким образом, с большей вероятностью являются потомками местных азиатских нижне-

неоплейстоценовых архантропов, нежели недавних мигрантов из Африки; в противном случае пришлось бы допустить реверсию размеров мозга при миграции архантропов из Африки в Азию на протяжении нижнего неоплейстоцена (около 800-430 тысяч лет назад).

Пре-палеоантропы оказываются достаточно неоднородной группой. Наиболее архаичны южноазиатские формы – Самбунгмачан 3 и Нгандонг III, причем первый имеет малые размеры всех трех параметров; также, очень малыми размерами мозга выделяются Штейнгейм и Сима де лос Уэсос 5. Невелика и длина мозга довольно позднего гоминида из Ньярассы. Что касается яванских форм, то они достаточно последовательно выстраиваются от ранних архантропов к поздним пре-палеоантропам; таким образом, можно использовать тотальные размеры мозга в качестве аргумента эндемичной эволюции яванских гоминид от эоплейстоцена до среднего неоплейстоцена. Малые продольные и поперечные размеры мозга пре-палеоантропов из Штейнгейма, Сима де лос Уэсос 5 и Ньярассы позволяют представить приблизительные минимальные границы индивидуальной изменчивости европейских и африканских гоминид этого этапа, совпадающие с минимальными границами изменчивости архантропов. Остальные европейские пре-палеоантропы по длине мозга располагаются в верхних пределах изменчивости архантропов, не выходя, впрочем, за эти пределы; ширина мозга у них в среднем несколько больше, чем у архантропов. Высота мозга у Сванскомб равна таковой у архантропов, тогда как у Эрингсдорф IX и Рейлинген значительно больше. Таким образом, как и по двум другим тотальным размерам, пре-палеоантропы по высоте мозга оказываются вариабельной группой. Очевидно, наиболее прогрессивными являлись европейские гоминиды этого этапа, наиболее архаичными – яванские. Для европейских пре-палеоантропов, по сравнению с архантропами, характерно резкое увеличение высоты мозга, в несколько меньшей степени – ширины и отсутствие изменений в длине мозга, хотя отдельные группы или индивиды практически не отличаются от архантропов по всем размерам.

Палеоантропы по всем трем тотальным размерам оказываются неожиданно консолидированной группой. Несколько обособлен только ребенок Схул I, который, несмотря на очень малую ширину и длину мозга, обладает очень большой его высотой; взрослый Схул V не выделяется из совокупности остальных палеоантропов. От пре-палеоантропов палеоантропы отличаются лишь более высокими значениями нижних границ изменчивости всех трех тотальных признаков, незначительной тенденцией к увеличению верхней границы изменчивости продольного размера мозга при сохранении верхних границ изменчивости ширины и высоты мозга. Сужение размаха изменчивости палеоантропов не может объясняться большей географической представленностью в выборке пре-палеоантропов, поскольку и в пределах Европы данное явление проявляется; более того, европейские пре-палеоантропы, находящиеся на разных концах шкалы своей вариабельности, почти синхронны. Возможно, причина суженности границ изменчивости палеоантропов кроется в большем давлении условий среды, хотя представленные индивиды относятся к периодам с разным климатом и природным окружением.

Верхнепалеолитические неоантропы, в отличие от палеоантропов, обладают большим размахом изменчивости; длина и высота мозга людей верхнего палеолита в среднем значительно больше, чем у более древних гоминид, тогда как ширина в среднем несколько меньше, чем у палеоантропов. С момента около 10 тысяч лет размеры мозга претерпели значительное уменьшение, практически до границ изменчивости пре-палеоантропов; в наибольшей степени уменьшились высота и длина мозга, в меньшей – ширина, что согласуется с общей брахикефализацией населения.

4.3.6. Эволюция объема мозга

Важной комплексной характеристикой уровня организации мозга является его объем. Хотя, как неоднократно подчеркивалось (например: Кочеткова, 1973), одни и те же значения объема мозга могут обнаруживаться у представителей разных эволюционных стадий, все же в масштабе крупных систематиче-

ских подразделений объем мозга может служить таксономически важным признаком (рис. 346-352). Как видно из распределения значений объема мозга всех гоминоидов, первые гоминиды практически не отличаются от современных понгид. Более того, самый древний известный австралопитекоид – *Sahelanthropus tchadensis* – обладал размером мозга в нижних пределах изменчивости горилл и обыкновенных шимпанзе, и верхних – бонобо (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Wood, 2002). К сожалению, нет данных об объеме мозга гоминид в промежутке времени от 7 до 3,5 миллионов лет. Насколько можно судить по более поздним находкам, в это время увеличение объема головного мозга шло крайне медленными темпами или даже не происходило вообще. Объем мозга австралопитековых лишь незначительно превосходит по средним таковой орангутанов и шимпанзе, но меньше, чем у горилл. Вполне возможно, что некоторое увеличение массы головного мозга у австралопитековых по сравнению с понгидами с близкими размерами тела стало возможным в связи с вертикальным положением тела, поскольку при прочих равных условиях вертикальной конструкции – позвоночнику – легче выдерживать большую массу на своей вершине, чем горизонтальной.

Размеры мозга внутри группы австралопитековых также почти не эволюционировали (рис. 348), причем можно отметить следующий феномен: при рассмотрении каждого вида австралопитековых в отдельности, наблюдается тенденция к увеличению объема мозга от более древних находок к более поздним (что иногда отмечается как уникальное прогрессивное свойство гоминид, например: Elton et al., 2001), однако увеличения от более древних видов к более молодым не обнаруживается или же оно имеет характер слабой тенденции. Можно привести два основных объяснения этого феномена. Во-первых, учитывая число наблюдений, не исключена вероятность срабатывания эффекта малой выборки, в этом случае тенденция к росту мозга внутри каждого вида австралопитековых является лишь статистическим артефактом. Во-вторых, вполне возможно происхождение каждого последующего вида австралопитековых от неизвестных форм с малым размером мозга, тогда как виды, достигшие предела объема моз-

га в 550 см³, по каким-то неизвестным причинам вымирали или прирост головного мозга останавливался. Не исключено и совместное действие обоих факторов; так, первый наиболее вероятен для грацильных австралопитеков, второй — для массивных. В целом, принципиальных отличий между разными группами австралопитеков по объему мозга не обнаруживается; для дополнения картины можно упомянуть также череп KNM-WT 40000, классифицированный как *Kenyanthropus platyops*, с датировкой около 3,2-3,5 миллиона лет (Leakey et al., 2001; Lieberman, 2001), объем мозговой коробки которого не выходит за пределы изменчивости грацильных или массивных австралопитеков.

Существенно также, что ширина размаха вариаций как для группы австралопитеков в целом, так и для отдельных их видов примерно соответствует таковой у современных орангутанов и шимпанзе. У горилл и позднейших гоминид ширина размаха изменчивости намного больше, что, очевидно, связано с абсолютно большей величиной мозга.

Возможно несколько объяснений такой стабильности абсолютных размеров и величины размаха изменчивости объема мозга у австралопитековых на протяжении как минимум 1 миллиона лет (время существования групп грацильных и массивных австралопитеков, вошедших в выборку, по отдельности), а как максимум — 5,6 миллионов (от возникновения гоминид до последних "парантропов", вошедших в выборку). Прежде всего, напрашивается предположение о стабильности экологических параметров среды в условиях тропического климата Африки и, как следствие, отсутствии причин усложнения нервной системы. Однако, известно, что климат земного шара за столь большой отрезок времени неоднократно менялся (Potts, 1998); и, хотя в Африке он действительно оставался сравнительно постоянным, тропическим, в целом более влажным, чем сейчас, но на более поздних этапах существования австралопитеков часто отмечаются эпизоды с преобладанием более низких средних температур, чем в настоящее время. С приближением к современности можно проследить уменьшение влажности и, соответственно, изменение ландшафтов в сторону увеличения открытости и аридности. Как в Южной, так и в Восточной Африке при-

мерно со времени 3,6 млн.л.н. происходило уменьшение площади лесов и увеличение – степей; около 3 млн.л. был период резкого увеличения размеров лесов, в дальнейшем опять происходило их постепенное сокращение; от 2,5 до 1,8 млн.л.н., особенно около 2 млн.л.н. произошло значительное увеличение территорий степных ландшафтов и соответственное уменьшение – лесных, причем в это время в Южной Африке было больше буша, чем в Восточной (Reed, 1997). Относительно характера экологических зон, в которых обитали разные виды австралопитеков, существует множество мнений, причем зачастую противоположных (Фоули, 1990; Sikes, 1994; McKee et al., 1995; Peters et Blumenschine, 1995; Reed, 1997; Kuman et Clarke, 2000; Dominguez-Rodrigo et al., 2001). Суммируя эти сведения, можно заключить, что ранние австралопитеки жили в более закрытых местообитаниях, чем поздние; южноафриканские – в более открытых и аридных, чем восточноафриканские. Однако следует учитывать, что реконструированные африканские местообитания времени существования австралопитеков чаще всего чрезвычайно мозаичны и часто на небольшой территории включают в себя элементы от открытых сухих саванн до влажных тропических лесов (Фоули, 1990, с. 244-248; Reed, 1997; Potts, 1998). Хотя такая крайняя мозаичность может быть следствием "наложения" следов разновременных местообитаний в палеонтологической летописи, большое разнообразие вариантов экологических ниш австралопитековых не вызывает больших сомнений. Таким образом, предположение о экологической стабильности как причине отсутствия эволюции объема мозга оказывается маловероятным.

Возможны также биомеханические варианты объяснения рассматриваемого явления. Проблемы, возникающие с увеличением объема и массы головного мозга, общеизвестны; это, прежде всего, увеличивающаяся нагрузка на позвоночник, изменение распределения массы и смещение центра тяжести. Также, немаловажной является возникающая только у бипедальных гоминид проблема рождения детей с крупными размерами головы, либо, в качестве альтернативы, необходимости ускоренного роста мозга после рождения до достижения взрослого состояния. Вполне возможно, что на том уровне нервной органи-

зации, на котором пребывали австралопитеки, для преодоления возникающих проблем, связанных с явлениями окружающей среды, вполне хватало объема головного мозга в пределах 350-550 см³. Усложнение нервной деятельности у австралопитековых происходило не за счет увеличения объема, а за счет усложнения строения, изменения формы и пропорций отделов мозга. Детали этой эволюции были разобраны выше.

Объем мозга непосредственных предков "ранних *Homo*" неизвестен. Сравнивая данные по грацильным австралопитекам и "ранним *Homo*", можно предположить, что в промежутке времени около 2,5-2 миллиона лет назад объем мозга вырос на 50-100 см³. "Ранние *Homo*" не являются монолитной группой по краниологическим данным, отсутствие единства проявляется и по признаку объема мозга: наибольшими значениями обладают, с одной стороны, наиболее древний KNM-ER 1470, а с другой – наиболее поздний южноафриканский SK 80/846/847. Таксономическая принадлежность обеих находок, равно как и других "ранних *Homo*", является причиной многочисленных дискуссий (например: Алексеев, 1978; Clark et al., 1970; Wolpoff, 1971; Clarke et Howell, 1972; Kramer et al., 1995; Lieberman et al., 1996; Strait et al., 1997; Miller, 2000; Collard et Wood, 2001). Датировка KNM-ER 1470 приближается к 2 миллионам лет (Fitch et al., 1996), а ряд специфических краниологических черт – к виду *Kenyanthropus platyops* (Collard et Wood, 2001; Leakey et al., 2001), объем мозга которого, как уже упоминалось выше, не превосходил значений, характерных для других австралопитековых. Остальные "ранние *Homo*" образуют достаточно единую группу, причем гоминиды из Олдувая и Кооби-Фора не отличаются друг от друга. Минимальными значениями объема мозга обладают поздние представители группы ОН 13 и KNM-ER 1813, обладатели очень маленьких черепов, попадающие в пределы изменчивости австралопитековых. Другие "ранние *Homo*" (KNM-ER 1805, ОН 7, ОН 16, ОН 24) имели мозг больших размеров, чем австралопитеки.

Причины резкого увеличения объема мозга при переходе от австралопитеков к "ранним *Homo*" не вполне ясны. После периода в несколько миллионов

лет, в течение которого размеры мозга оставались постоянными, за промежуток не более 500 тысяч лет они заметно выросли. При этом поздние массивные австралопитеки с малым объемом мозга еще в течение следующего миллиона лет существовали примерно в тех же местообитаниях, что и "ранние *Homo*", хотя, возможно, экологическая ниша "ранних *Homo*" отличалась несколько большей открытостью ландшафта (Фоули, 1990; Reed, 1997). В качестве объяснения резкого возрастания объема головного мозга в период около 2,5-2 миллиона лет назад можно предложить следующую гипотезу. В связи с биомеханическими проблемами, возникающими при увеличении объема и массы головного мозга (деторождение, возрастающие нагрузки на позвоночник и смещение центра тяжести) в течение большого временного интервала головной мозг австралопитековых претерпевал только качественные изменения формы и пропорций отдельных долей, несмотря на многочисленные изменения климата, экологических условий и различия экологических ниш разных видов или популяций. Видимо, границей, при которой названные проблемы еще не становились существенными, явился объем мозга около 550 см³ и некая соответствующая масса головы в целом, включая массу черепа и мягких тканей. Около 2 миллионов лет назад или несколько раньше, как уже упоминалось, произошла очередная значительная аридизация климата, приведшая к остепнению ландшафтов и сокращению площади лесов (Reed, 1997). Данные изменения привели к значительному изменению в составе фауны, прежде всего – сокращению разнообразия мегафауны (Фоули, 1990) и, как следствие, вымиранию ряда видов крупных саблезубых кошачьих и крупных гиен (Lewis, 1997). Некоторые наименее специализированные популяции австралопитеков, видимо, имевшие ряд морфофизиологических преадаптаций к питанию животной пищей, возможно, возникших вследствие питания термитами (Длусский, 1980), и использовавшие в связи с этим примитивные орудия (Backwell et d'Errico, 2000, 2001), получили возможность занять освободившуюся экологическую нишу крупных хищников и падальщиков. О кардинальной перестройке типа питания австралопитековых в промежутке между 4,4 и 2,5 миллионами лет свидетельствуют специальные ис-

следования. Жевательный аппарат австралопитеков был адаптирован к питанию самыми разнообразными типами растительной пищи, но не мясом (Teaford et Ungar, 2000).

Увеличение доли легкоусвояемой белковой пищи в рационе привело к нескольким взаимообусловленным последствиям. Во-первых, пережевывание мяса требует меньших затрат энергии и времени в сравнении с растительной пищей, а, как следствие, меньшей массивности жевательного аппарата, что и наблюдается в виде уменьшения размеров челюстей и зубов у "ранних *Номо*" по сравнению с австралопитеками. Ослабление мощности жевательных мышц повлекло также уменьшение механического стресса, приходящегося на кости черепа, с закономерным уменьшением мускульного рельефа и, коррелятивно, толщины стенок свода; поскольку толщина костей мозгового черепа напрямую зависит от механических нагрузок, приходящихся на места прикрепления жевательных мышц в силу сохранения общей прочности конструкции. В результате произошло облегчение черепа и возникла возможность использования освобожденной массы – в пределах прежнего лимита нагрузки на позвоночник – для увеличения размеров головного мозга; причем, поскольку плотность кости (около $2,0 \text{ г/см}^3$ (Воробьева и др., 1981)) вдвое больше плотности мозга (от $1,008 \text{ г/см}^3$ (Кочеткова, 1973) до $1,038\text{-}1,041 \text{ г/см}^3$ (Савельев и Негашева, 2001)), с уменьшением объема кости на единицу объем мозга может возрасти на две единицы с сохранением прежней массы головы в целом. Вторым последствием увеличения в рационе доли белковой пищи явилась необходимость усложнения поведения и социальной организации, поскольку добывание животной пищи требует более активной работы мозга, чем добывание растительной. Полученные экологические преимущества, очевидно, превзошли сложности, связанные с рождением детенышей с увеличенным размером головы, либо при тех все еще небольших размерах головы новорожденных, которые были у "ранних *Номо*", эта проблема еще не была определяющей.

В дальнейшем ход эволюции гоминид принципиально поменялся. Прогрессирующими темпами начали увеличиваться размеры тела, отчего предел

массы головы, который был способен выносить позвоночник, пропорционально возрастал; таким образом были открыты возможности очень быстрого темпа увеличения объема головного мозга. Сравнение графиков эволюции объема мозга, длины тела и массы тела показывает совпадение тенденций изменений первых двух показателей и независимость их от третьего (рис. 346-365). Впрочем, по данным других авторов, масса тела также положительно коррелирует с объемом мозга в эволюции гоминид от австралопитеков до современности (McHenry et Coffing, 2000, p.138).

У ранних архантропов (KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, ОН 9, Сангиран 17) размеры мозга значительно превышали таковые у австралопитековых и "ранних *Homo*" (рис. 348-349); малыми показателями выделяются только три черепа из Дманиси и Моджокерто, но все они принадлежат не взрослым особям. Из находок с датировками около 1 млн.л.н. малыми размерами выделяются также невзрослый ОН 12, Данакиль UA 31, Боури, некоторые Питекантропы Явы (I, II, IV, V, VI) и Гунванлин (Лантьянь 1964 г.). Впрочем, наиболее древний азиатский Сангиран 17 и Питекантроп VII отличается как раз сравнительно вместительной мозговой полостью. Объем мозга архантропов всех континентов постепенно нарастал со временем, причем темпы этого процесса примерно совпадали в разных географических областях. Однако по абсолютным значениям в каждый конкретный период выявляется тенденция к превосходству африканских архантропов над европейскими, а последних – над азиатскими (Брокен-Хилл, Бодо, Салданья, Ндугу, Атлантроп IV – Петралона, Чепрано, Гран Долина – Питекантропы, Синантропы, Лантьянь; рис. 349-350). Те же тенденции соотношений темпов и абсолютных величин сохраняются и в более позднее время, на этапе существования пре-палеоантропов. Так, ранние черепа Самбунгмачан 1, 3, 4 и Нгави имеют меньший объем, чем синхронные европейские Араго XXI и Сванскомб, хотя и схожи с африканским Сале. Более поздние черепа из Нгандонга, Дали и Лонтандун (Гексьян) РА 830 крупнее черепов из Самбунгмачан, но опять меньше большинства синхронных европейских и африканских. Это может быть подтверждением гипотезы о раннем рас-

селении гоминид из Африки и последующей их независимой эволюции в отдаленных географических регионах. Наиболее вероятен такой вариант для Явы, значительно изолированной от остальных областей.

Судя по трем черепам из Сима де лос Уэсос (SH 4, SH 5 и SH 6), индивидуальная изменчивость ранних пре-палеоантропов равна общеевропейской этого времени. Впрочем, в пределы изменчивости указанной группы попадают не только европейские Араго XXI, Сванскомб, Штейнгейм и Вертешселлеш, но также Нгалоба LH 18, Флорисбад и Цзиньнюшан. Среди более поздних пре-палеоантропов (около 200-150 тыс.л.) наибольшими размерами мозга характеризуются Синга, Рейлинген и Эрингсдорф IX, средними Нгандонг V, Нармада и Бише сент Вааст, а наименьшими – остальные черепа из Нгандонга, Дали, Лондун (Гексьян) RA 830 и Ньярасса (1935 г.). Последняя группа имеет меньший объем мозга, чем ранние европейские пре-палеоантропы.

Переход от пре-палеоантропов к палеоантропам происходил с продолжающимся увеличением объема мозга; рост наблюдается и от ранних палеоантропов к поздним, с плавным переходом в ранний верхний палеолит, приблизительно до 25 тысяч лет назад. К сожалению, подавляющее количество находок этого времени происходит только из Европы, так что нет возможности проследить региональные различия. Практически неотличимы от поздних европейских и африканских пре-палеоантропов ранние палеоантропы. Среди них выделяется малыми размерами мозга один череп из Крапины, что может быть следствием неверной реконструкции. Остальные ранние палеоантропы вписываются в пределы изменчивости населения пещеры Схул (I, II, IV, V, VI, VII, IX), хотя оно и не может расцениваться как единая популяция. Малый мозг имели гоминиды из Мапы и Саккопасторе I и II, несколько больший – Элие Спрингс ES-11693, Омо I и II, Джебел Ирхуд I и II, Гановце, Фонтешевад II, Зуттие, Бординер Кэйв 1, люди из Джебел Кафзех (V, VI, IX, XI). Впрочем, указанные различия слишком незначительны и легко объяснимы индивидуальной изменчивостью.

Явной разницы между палеоантропами южной и северной Европы не наблюдается, впечатление о меньшем объеме мозга южных неандертальцев создается за счет более древних, незрелых и женских особей, что было отмечено В.П. Алексеевым (1978, с.63-89; 1984, с.33-74). Вместе с тем, тенденция к увеличению мозга у поздних палеоантропов со временем достаточно отчетлива в последовательности (в порядке увеличения объема мозга): Гибралтар I, Ля Ки-на 5 и 18, Монте-Чирчео 1, Неандерталь 1, Тешик-Таш, Ля Шапель-о-Сен, Спи I и II, Ле Мустье 1, Шанидар I, Ля Феррасси I, Амуд I. Череп Табун I, судя по малому объему мозга, относится, вероятнее, к ранним палеоантропам.

Существенно, что переход от палеоантропов к неоантропам по признаку объема мозга оказывается весьма плавным (рис. 351-352). До времени приблизительно 25 тыс.л.н. рост головного мозга продолжался с прежним темпом (Кро-Маньон, Младеч, Пшедмости, Гримальди, Дольни Вестонице, Брно, Павлов и другие). Однако, после этого момента началось столь же интенсивное уменьшение объема мозга, продолжавшееся до 20-15 тыс.л.н. (Оберкассель, Кап Бланк, Костенки XIV (Маркина Гора), Спрингбок, Фиш Хук и другие). Около 10-8 тыс.л.н. объем мозга вновь несколько возрос (Шанселяд, Лафайе (Бруникель), Чжоукоудянь, Кохуна, Кейлор, Эльментейта и другие), а в дальнейшем опять уменьшился. В целом, тенденция увеличения объема мозга, развивавшаяся в течение почти 2 миллионов лет подряд, сменилась на обратную около 25 тыс.л.н. Не исключено, что это явилось следствием начавшейся общей грацилизации скелета и уменьшения размеров тела; видимо, биомеханические законы, ограничивавшие размеры мозга у первых гоминид, действительны и для современного вида человека. Очевидно, усложнение психической деятельности с момента середины верхнего палеолита происходило исключительно за счет изменения формы, пропорций и клеточного строения долей мозга, как ранее это было отмечено для австралопитеков.

Изменение же размеров тела напрямую коррелирует с изменениями климата (рис. 366). Так, время около 25 тысяч лет назад является временем климатического оптимума; 20 тыс.л.н. — максимум вюрмского похолодания, после

которого климат вновь потеплел (Палеолит СССР, 1984, с.30-31; Europe during...).

Примечательно, что наблюдающаяся в середине верхнего палеолита смена направления вектора эволюционной изменчивости объема мозга наилучшим образом согласуется с предполагаемыми кардинальными изменениями в сфере психики верхнепалеолитического населения (Humphrey, 1998, цит. по: Вишняцкий, 1999). Согласно выдвинутой Н. Хамфри гипотезе, население раннего верхнего палеолита обладало очень низким уровнем абстрагирования и символического мышления, что, вероятно, выражалось в слабом развитии речи и подтверждается художественными особенностями наскальной живописи – большой реалистичности, наличии элементов проекции и сохранении пропорций в рисунке, что находит аналогии в творчестве современных детей, страдающих аутизмом. В противоположность раннему верхнему палеолиту, искусство позднего верхнего палеолита и, тем более, мезолита, характеризуется большой степенью абстракции. Стоит отметить, что между моментами смены направления изменчивости объема мозга и смены реалистичного искусства на символическое имеется очень большой временной разрыв; это, очевидно, говорит о большем функциональном значении тонких перестроек мозга, чем изменении общего размера и формы.

4.4. Посткраниальный скелет

4.4.1. Осевой скелет

4.4.1.1. Позвоночник

Осевой скелет имеет множество таксономически ценных признаков, позволяющих разграничивать человекообразных обезьян, ископаемых гоминидов и современных людей (Хрисанфова, 1978; Sanders, 1998). Однако в филогенетических построениях эти признаки малоприменимы. Особенный интерес представляет строение позвоночника австралопитековых, как первых бипедальных представителей надсемейства. Значительная часть их черт понгидна (Robinson, 1970; Eide et Jungers, 1997; Sanders, 1998). Сюда относится крайняя дорзовентральная вытянутость тел грудных позвонков, что в большей степени похоже на понгидный вариант и совершенно нехарактерно для современного человека. Восточноафриканский австралопитек AL 288-1 отличается от южноафриканских небольшой кранио-каудальной удлиненностью грудных позвонков. У южноафриканских особей Sts 14, Sts 73, Stw-H8/H41 и SK 3981a указанный размер относительно очень большой, чем они отличаются как от человекообразных обезьян, так и от современного человека. Относительная укороченность и наклон остистых отростков туловищных и поясничных позвонков у особей Sts 14 и Stw-H8/H41 больше похожи на вариант современного человека, чем на понгид или массивного австралопитека SK 3981a. У последнего остистый отросток очень длинный и находится почти под прямым углом к вертикальной оси позвонка. Австралопитеки Стеркфонтейна схожи с AL 288-1 длиной остистого отростка, тогда как его горизонтальное расположение у AL 288-1 практически идентично таковому человекообразных обезьян. Таким образом, признаки формы и ориентации остистых отростков у разных австралопитеков весьма мозаичны. Грудной кифоз у AL 288-1 находился на уровне 6-10 грудных позвонков, как и у современного человека.

Поясничные позвонки AL 288-1, AL 333-73, Sts 14, Sts 73, Stw-H8/H41 и SK 3981b сильно вытянуты кранио-каудально, причем в большей степени с

вентральной стороны, что может быть свидетельством выраженности поясничного лордоза. Другие поясничные позвонки (AL 288-1aa/ak/al, Stw-H8/H41 и SK 853) кранио-каудально длиннее с дорзальной стороны. Характерно, что в двух случаях наиболее полной сохранности позвоночника (Sts 14 и Stw 431) число поясничных позвонков равняется шести. Как известно, для шимпанзе типично наличие трех, а для человека – пяти поясничных позвонков. Таким образом, австралопитеки оказываются гипергоминидными по этому признаку. Форма суставной поверхности и отростков поясничных позвонков разных австралопитеков варьирует от варианта, схожего с понгидами до почти человеческого (Дробышевский, 2002).

Относительно позвоночника архантропов сказать почти нечего. У индивида KNM-WT 15000 отмечена большая длина остистых отростков грудных позвонков при их незначительном наклоне, а также специфическая ориентация суставных поверхностей нижних суставных отростков пятого поясничного позвонка. Кроме того, меньше выражены изгибы позвоночного столба, а диаметр позвоночного канала абсолютно и относительно мал (Brown et al., 1985). Позвонки гоминид из Атапуэрки ничем принципиально не отличаются от позвонков современного человека (Carretero et al., 1999).

Характерные черты позвоночника палеоантропов подробно описаны в специальной литературе (Хрисанфова, 1966, 1978; McCown et Keith, 1939; Trinkaus, 1983; Bar Yosef et Vandermeersch, 1991) и нет нужды повторяться. Стоит отметить лишь, что большинство этих признаков у палеоантропов имеют скорее характер специализации, нежели примитивности. Трудно сказать, насколько они важны в таксономическом плане.

Крестцовые кости австралопитеков (AL 288-1, Sts 14 и Stw 431) по количеству позвонков, форме и пропорциям практически полностью соответствуют человеческим. Несколько отличаются только относительные размеры суставной поверхности крестца (Eide et Jungers, 1997). Крестцовые кости более поздних гоминид – от архантропов до современности – практически не отличаются от современного варианта. Вариации пропорций отражают, скорее конституцио-

нальные и эколого-географические закономерности, нежели эволюционные (Булыгина, Хрисанфова, 2000).

4.4.1.2. Грудная клетка

Исследования строения грудной клетки ископаемых гоминид велись в основном в приложении к палеоантропам (Хрисанфова, 1966, 1978; McCown et Keith, 1939; Trinkaus, 1983; Bar Yosef et Vandermeersch, 1991). Сравнивая специфические черты ребер понгид, австралопитеков (AL 288-1, Sts 14), архантропов (KNM-WT 15000), неандертальцев и современных людей, можно предположить, что вариации массивности и формы сечения коррелируют с общими размерами тела и его конституцией, то есть пропорциями. То же можно сказать и о грудице. Имеющиеся данные не позволяют делать выводов таксономического плана на основе строения костей грудной клетки.

4.4.2. Кости верхних конечностей

4.4.2.1. Пояс верхних конечностей

Ключица в эволюционном плане является стабильной костью (рис. 367-368). Индивидуальная изменчивость ее размеров и морфологии часто больше, чем межгрупповая (Хрисанфова, 1978; Carretero et al., 1997; Sankhyan, 1997). Известные особенности пропорций ключицы палеоантропов (Хрисанфова, 1966; Trinkaus, 1983) вряд ли могут способствовать уточнению их филогенетического положения, свидетельствуя лишь о значительном своеобразии и специализации этой группы. Можно отметить лишь находку из Нармады в Индии (Sankhyan, 1997). Очень маленькие размеры этой ключицы свидетельствуют о весьма давнем возникновении пигмеоидных популяций в условиях тропиков. Однако остается неизвестным, как далеко заходила морфологическая дифференциация этих групп. Судя по черепу, найденному ранее в том же районе, индийские гоминиды вполне вписываются в видовые рамки прочих синхронных азиатских гоминид (Sonakia, 1984).

Лопатка имеет более таксономически ценные признаки, чем ключица (рис. 369-370). У восточноафриканского австралопитека AL 288-1 (Larson,

1995) угол между основанием ости лопатки и аксиллярным краем намного меньше, чем у человека и практически идентичен таковому человекообразных обезьян. Соотношение ширины подостной и подлопаточной ямок у хадарского австралопитека оказывается практически аналогичным таковому у шимпанзе и горилл. У южноафриканского грацильного австралопитека Sts 7 суставная ямка лопатки характеризуется очень сильным наклоном относительно латерального края, возможно, даже большим, чем это типично для понгид, в связи с чем было выдвинуто предположение о его брахиаторной специализации (Oxnard, 1968).

У более поздних гоминид вариации строения лопатки сравнительно незначительны. Общеизвестна специфика строения аксиллярного края лопатки и формы суставной впадины классических неандертальцев (Хрисанфова, 1978; McCown et Keith, 1939). Однако как сильное развитие гребней аксиллярного края, так и вытянутая суставная впадина характерны не только для палеоантропов, но и для большинства ископаемых гоминид. По этим признакам палеоантропы не могут быть надежно отдифференцированы от верхнепалеолитического населения.

4.4.2.1. Свободная часть верхней конечности

Плечевая кость намного чаще сохраняется в ископаемом состоянии, чем другие уже рассмотренные составляющие посткраниального скелета. На ней можно выделить несколько признаков, которые можно расценивать как показатель филогенетического положения группы (рис. 371-378). Обращает на себя внимание понгидность австралопитеков по большинству черт плечевой кости. В особенности это касается строения дистального эпифиза (McHenry, 1976) и торзиона кости (Larson, 1996). Для австралопитеков характерно широкое, плоское сечение диафиза непосредственно над дистальным мыщелком, как у человекообразных обезьян, тогда как у человека в этом месте срез диафиза плечевой кости имеет трапециевидную, утолщенную спереди назад форму. Понгидны очень сильное развитие надмыщелковых гребней, высокое положение латерального надмыщелка над головчатым возвышением, очень глубокие срединная бороздка блока и понижение между блоком и головчатым возвышением, а

также выраженная лучевая ямка, слабый торзион. Эти признаки понгидны у BAR 1004'00, ASK-VP-3/78, ARA-VP-7/2, KNM-KP 271, MAK-VP 1/3, AL 137-50, AL 288-1, BOU-VP-35/1, Omo 119-73-2718, Sts 7, Stw 328, Stw 339, Stw 517, KNM-ER 739, KNM-ER 1504, TM 1517, SK 24600, SK 2598, SKW 3774, SKX 19495 и других находок, то есть фактически у всех известных австралопитеков, как ранних, так и поздних, грацильных и массивных. Отличия грацильных австралопитеков и "парантропов" заключаются в основном в абсолютных размерах и степени массивности. С другой стороны, медиальный край блока у австралопитеков сильно выступает, а головчатое возвышение сильно смещено на переднюю поверхность, что больше похоже на строение этой области у современного человека, а не понгид.

Важно, что практически все признаки, по которым австралопитеки оказываются понгидны, у "ранних *Homo*" (SKX 10924, SKX 34805) гоминидны (Susman et al., 2001). При этом "ранние *Homo*" характеризуются общими абсолютными размерами плечевой кости, типичными скорее для австралопитеков, чем для позднейших гоминид. У более поздних гоминид морфология плечевых костей варьирует сравнительно незначительно (Хрисанфова, 1978; Carretero et al., 1997, 1999). Специфика плечевых костей неандертальцев много раз описана в литературе (Хрисанфова, 1966, 1978; McCown et Keith, 1939; Trinkaus, 1983). Однако, признаки, связанные с массивностью, типичны также и для многих (если не большинства) верхнепалеолитических людей (Хрисанфова, 2000) и поэтому не могут расцениваться как таксономически ценные.

Локтевые кости австралопитеков отличаются значительной длиной и массивностью (рис. 379-382). Учитывая небольшие размеры других длинных костей, можно констатировать относительное удлинение предплечья у австралопитеков. Также, для всех австралопитековых, начиная с ARA-VP-7/2, характерна значительная изогнутость диафиза локтевой кости. Наиболее ярко понгиды отличаются от современного человека формой локтевого отростка: он латерально расширен у понгид и высокий, вытянутый у людей (Aiello, 1999). У разных австралопитеков она заметно варьирует: гоминидный у AL 288-1 и KNM-ER

1500f, промежуточный у Stw 113, Stw 380, Stw 398, Stw 399 и Stw 432a, TM 1517e и SKX 8761, понгидный у ALA-VP-2/101, ARA-VP-7/2, Omo L 40-19 и OH 36. Венечный отросток у австралопитеков Стеркфонтейна, Omo L 40-19 и SKX 8761 короткий и узкий. Межкостный гребень у восточноафриканских австралопитеков Omo L 40-19 и OH 36 очень слабый, что соответствует понгидному варианту (Aiello, 1999). Таким образом, австралопитеки оказываются весьма неоднородной группой по строению локтевой кости. При этом хроно-географические группы относительно однородны, что позволяет расценивать указанные признаки как таксономически ценные.

По ряду упомянутых и иных признаков весьма примитивна и даже едва ли не понгидна локтевая кость архантропа из формации Каптурин KNM-BK 66 (Aiello, 1999). Прочие же "эугоминиды" весьма слабо отличаются от современного человека (Хрисанфова, 1978; Carretero et al., 1999). Значительное развитие локтевого отростка в длину у палеоантропов характерно также и для верхнепалеолитических людей (Хрисанфова, 1978, 2000).

Морфология лучевой кости, как и локтевой, заметно отличается у австралопитековых и "эугоминид" (рис. 383-386). У первых она очень длинная, сильно изогнутая, массивная. Особенно понгидны наиболее древние кости KNM-ER 20419 (Heinrich et al., 1993), ARA-VP-7/2 (White et al., 1994) и AL 288-1 (Corruccini et McHenry, 2001). Особенно шимпанзеподобен сильный медиальный изгиб дистального конца и дистальное выступание дорзального края дистального конца (White et al., 1994; Corruccini et McHenry, 2001; Richmond et Strait, 2001; Richmond et al., 2001). Также, понгидны медиальная направленность радиальной шероховатости, большой размер фасетки для ладьевидной кости и значительный угол ладьевидной фасетки к полулунной.

Южноафриканские австралопитеки также понгидны. Так, головка лучевой кости Stw 431a очень большая, цилиндрическая, с утолщенным верхним краем, суставная поверхность головки выпуклая с боков, ямка головки плавно вогнутая, шейка Stw 431a очень сильно сужена. Лучевая бугристость Stw 431a расположена позади межкостного края, подобно шимпанзе, тогда как у пред-

ставителей рода *Homo* она смещена вперед от указанного края. Морфологические и метрические признаки свидетельствуют о значительном сходстве Stw 46 с одной стороны – с гориллой (Corruccini et McHenry, 2001), с другой – с современным человеком (Richmond et Strait, 2001).

Указанные понгидные признаки типичны и для массивных австралопитеков, например, для KNM-ER 1500e, SK 68, SK 24601, SKX 3602 и SKX 3699. Впрочем, массивные дистальные концы лучевых костей SKX 3602 и Stw 46, несмотря на сильную изогнутость, не обнаруживают выступания вниз дорзального края относительно вентрального.

"Ранние *Homo*" (SK 18b, SKX 2045) отличаются от австралопитеков высокой и уплощенной с боков головкой лучевой кости, гоминидным положением лучевой бугристости, толстой, слабонаклонной шейкой, гоминидным типом прикрепления мышц (Susman et al., 2001). Исключением является ОН 62, положение лучевой бугристости у которого понгидно. Этот же гоминид характеризуется очень массивным диафизом и большой длиной лучевой кости (Johanson et al., 1987). Этот факт может использоваться как дополнительный аргумент гетерогенности группы "ранних *Homo*".

Признаки лучевой кости палеоантропов, такие как медиальная ориентация лучевой бугристости и небольшая глубина чашечки лучевой кости, можно расценивать как примитивные признаки. В то же время большой угол шейки к диафизу характерен как для палеоантропов Европы, Ближнего Востока и Африки, так и для верхнепалеолитических неантропов (Grine, 1997).

Строение кисти австралопитековых и "ранних *Homo*" весьма понгидно по большинству черт (Данилова, 1979, 1989; Napier, 1962; Stern et al., 1995; Susman, 1998; Ward et al., 1999, 2001; Haile-Selassie, 2001; Senut et al., 2001). Множество морфологических признаков оказываются промежуточными между понгидным и гоминидным вариантами. Судя по строению кисти, южноафриканские грацильные австралопитеки потенциально могли использовать орудия труда, но не изготавливать их (Hambrich et al., 1997; Marzke et al., 1997). Существенно, что южноафриканские массивные австралопитеки имели кисть, потен-

циально хорошо приспособленную как для использования, так и для изготовления орудий труда (Susman, 1998). В этом они не уступали "ранним *Homo*", кисть которых имела еще множество понгидных черт (Данилова, 1979, 1989). Начиная с пре-архантропов, кисть приобретает пропорции, близкие к современным. Известные силовые адаптации кисти неандертальцев нельзя расценивать как примитивное состояние, они являются скорее специализацией (Хрисанфова, 1978).

Таким образом, по совокупности признаков верхней конечности корректнее сближать австралопитеков с понгидами, но с учетом сдвига в гоминидную сторону. Внутри группы разделяются грацильная и массивная группы. Вместе с тем, по ряду признаков южноафриканские массивные и грацильные австралопитеки обнаруживают значительное сходство в противоположность восточноафриканским. "Ранние *Homo*" оказываются значительно гоминиднее, но у них сохраняется еще ряд понгидных признаков, особенно в строении дистальных отделов руки. Начиная с архантропов, верхняя конечность приобретает практически современное строение. Заметно специализированными выглядят палеоантропы, хотя многие их черты прослеживаются и в верхнем палеолите Европы.

4.4.3. Кости нижних конечностей

4.4.3.1. Пояс нижних конечностей

Кости нижних конечностей в наибольшей степени отражают локомоцию гоминоидов. Ярче всего данная специализация представлена в морфологии тазовых костей (рис. 387-388). У австралопитековых форма таза полностью гоминидна (Якимов, 1966; Endo et Baba, 1982, 1985; Abitbol, 1995). У афарского австралопитека AL 288-1 его пропорции (например, развернутость крыльев подвздошных костей) даже гипергоминидны (Wood et Quinney, 1996; Hausler et Schmid, 1997). У южноафриканских грацильных и массивных австралопитеков MLD 7, MLD 8, MLD 25, Sts 14, Sts 65, Stw 431, Stw 441/465 и SK 50 и SK 3155b отмечены лишь незначительные отклонения прикрепления мышц и слабый

сглаженный рельеф. Специфически австралопитековыми являются следующие вариации формы тазовых костей: слабая изогнутость подвздошного гребня, глубокая и широкая вырезка между передними подвздошными остями, относительно небольшая суставная поверхность для крестца, несколько увеличенное расстояние от седалищного бугра до ацетабулярной впадины, а также сравнительно длинная лобковая кость и уплощенная невыраженная седалищная бугристость небольшого размера (Dart, 1949a,b; Broom et Robinson, 1950b; Abitbol, 1995; Hausler et Berger, 2001). "Парантропы" отличались от грацильных форм в основном большими абсолютными размерами и более выраженным рельефом седалищного бугра (Broom et Robinson, 1950b). Уникальной чертой строения таза австралопитеков является дисперсное расположение костных трабекул, образующих только слабо выраженные пучки, каковая структура ближе к варианту современного человека, чем к варианту человекообразных обезьян (Macchiarelli et al., 1999). Как у AL 288-1, так и у Sts 14 вертлужные впадины были широко разнесены, что, возможно, свидетельствует о некоторой специфике походки, поскольку и у понгид и у человека тазобедренные суставы сравнительно сильнее сближены и несколько наклонены.

У более поздних гоминид тазовые кости принципиально не отличаются от таковых современного человека (Хрисанфова, 1978; Endo et Baba, 1982, 1985). Обращают на себя внимание лишь значительные размеры тазовых костей KNM-ER 3228, OH 28, Сима де лос Уэсос и Араго XLIV (рис. 387-388). Как известно, современные тропические популяции проявляют тенденцию к сужению таза (Алексеева, 1977; Булыгина, Хрисанфова, 2000). Указанные гоминиды обитали в тропических или субтропических условиях (Kappelman et al., 1997; Roebroeks et al., 1992). Следовательно, современные климато-конституциональные закономерности оказываются неприменимыми к ископаемым гоминидам.

4.4.3.2. Свободная часть нижней конечности

Бедренная кость имеет множество важных признаков (рис. 389-401). Австралопитеки характеризуются смесью понгидных и гоминидных черт. В це-

лом, можно сказать, что общие пропорции их костей скорее понгидны, тогда как признаки детальной морфологии гоминидны. Их бедренная кость сравнительно короткая, очень массивная, с маленькой головкой и относительно длинной сплюснутой шейкой. Угол шейки к диафизу слегка понижен. Кроме того, диафиз бедренной кости грацильных и массивных австралопитеков сплюснен спереди-назад, как у человекообразных обезьян и в противоположность варианту "ранних *Homo*" и современного человека (Ruff et al., 1999). С другой стороны, пропорции толщины разных стенок шейки бедренных костей афарских австралопитеков аналогичны современному человеку и несхожи с понгидными (Ohman et al., 1998). Диафизы значительно более прямые, чем, например, у шимпанзе, что обнаруживается уже у древнейших находок BAR 1002'00 и BAR 1003'00. Ягодичная бугристость расположена на задней стороне диафиза, тогда как у африканских человекообразных обезьян она находится латерально. Боковой контур нижнего эпифиза уплощенный снизу и выступающий вперед, почти как у современного человека, лишь несколько более округленный, тогда как у шимпанзе контур очень округлый и скошенный спереди. Кондилodiaфизарный угол и соотношение размеров мыщелков австралопитеков оказывается промежуточным между вариантами человекообразных обезьян и людей.

Большой вертел у австралопитеков не выступает латерально, так же, как у понгид и отлично от современного человека. На костях KNM-ER 736, KNM-ER 1500d, SK 82 и SK 97 такое выступание, хотя и слабое, имеется. Ориентация малого вертела варьирует: у BAR 1002'00 и BAR 1003'00 ось ориентирована дистолатерально, у KNM-ER 1481a, KNM-ER 1500d и KNM-ER1503 дистомедиально, у KNM-ER 1472 вертикально. У понгид ось направлена дистомедиально, у человека дистолатерально. Типичным признаком бедренных костей австралопитеков является отсутствие подвертельной ямки, хотя она выражена на костях BAR 1002'00, BAR 1003'00 и KNM-WT 16002.

Отличия бедренных костей грацильных и массивных австралопитеков заключаются в основном в абсолютных размерах. Также, у "парантропов" шейка кости заметно истончается ближе к головке и изгибается в средней части. Ха-

рактарно, что такая направленность отличий типична как для восточно-, так и для южноафриканских "парантропов" (Дробышевский, 2002).

Бедренные кости, относимые к "ранним *Homo*" имеют такие примитивные признаки, как гиперплатимерия, малый угол наклона шейки к диафизу и уплощенность шейки. Гоминидными выглядят большие размеры костей, латеральное выступание большого вертела у некоторых особей, форма нижнего эпифиза. Отдельные признаки выглядят специфичными, но они заметно варьируют на разных костях (Дробышевский, 2002). По строению бедренной кости группа "ранних *Homo*" выглядит неоднородной.

Более поздние гоминиды имели почти современное строение бедренной кости. Такие признаки, как массивность, опущенная шейка, платимерия интерпретируются как примитивные (Grine et al., 1995; Trinkaus et al., 1999). Стоит отметить, что этот комплекс встречается до верхнего палеолита включительно (Хрисанфова, 1978, 2000). Следовательно, его таксономическая ценность невелика.

Коленная чашечка известна у немногих ископаемых гоминид (рис. 402-403). Древнейшей находкой является SKX 1084 из второй брекчии Сварткрэнса. Она имеет небольшие размеры и, возможно, принадлежит массивному австралопитеку. Коленные чашечки более поздних гоминид имеют фактически современное строение (Carretero et al., 1999; Trinkaus et Rhoads, 1999).

Большая берцовая кость, как и бедренная, обнаруживает множество отличий у понгид и человека (рис. 404-412). Австралопитековые обладают промежуточным комплексом черт. Гоминидной является степень запрокинутости верхнего эпифиза кости KNM-KP 29285A и ряда других находок, вогнутость обоих верхних мыщелков, а также нижняя ориентировка дистальной суставной поверхности KNM-KP 29285B, KNM-ER 1500a,c и OH 6 (Ward et al., 2001). Понгидными признаками всех ранних, грацильных и, возможно, массивных австралопитеков являются малая высота верхнего эпифиза, отделенного от диафиза резким перегибом, отсутствие вырезов на заднем и медиальном краях латерального мыщелка, то есть наличие только одного прикрепления для лате-

рального мениска (Tardieu, 1999), а также четкое понижение в месте дистального прикрепления полуперепончатой мышцы под заднемедиальным краем медиального мыщелка. Отличие восточно- и южноафриканских грацильных австралопитеков заключается в ориентации передней борозды между внутрикапсулярной поверхностью и большеберцовой бугристостью. У первых она горизонтальная, как у человека, у вторых наклонена верхнемедиально, как у шимпанзе. Вообще, большая берцовая кость южноафриканского грацильного австралопитека Stw 514 отличается большим количеством шимпанзоидных особенностей строения, включая выпуклые верхние мыщелки, особенности прикрепления мышц и значительный сагиттальный наклон суставной поверхности нижнего эпифиза (Berger et Tobias, 1996). Своеобразным признаком, по-видимому, является грацильность большой берцовой кости AL 129-1b относительно бедренной AL 129-1a.

Большие берцовые кости "ранних *Homo*" известны плохо. Вероятно, к ним относятся находки OH 6, OH 35 и KNM-ER 1481. По всем вышеуказанным признакам они идентичны современному человеку. У более поздних гоминид существующие вариации строения объясняются, с одной стороны, климатической адаптацией, с другой – развитием "комплекса положения на корточках" (Хрисанфова, 1978). Таксономическое значение признаков большой берцовой кости на поздних этапах антропогенеза невелико.

Малая берцовая кость в ископаемом состоянии известна плохо (рис. 413-416). Для наиболее древних этапов гоминизации ее размеры можно реконструировать по контактными фасеткам больших берцовых костей. Так, у австралопитеков KNM-KP 29285 и Stw 514 малая берцовая кость, в отличие от человекообразных обезьян, была относительно небольшой, что может расцениваться как свидетельство слабого развития связок большого пальца и ограниченной подвижности большого пальца стопы. Начиная с "ранних *Homo*" OH 6, OH 35 и KNM-ER 1481d, малоберцовые кости не отличаются от современного варианта.

Строение стопы австралопитеков, начиная с древнейших представителей, по подавляющему числу черт гоминидно (Дробышевский, 2002; Leakey et Hay,

1979; White, 1980; Ward et al., 1999a; Berillon, 2001). Заметно понгиден лишь значительный изгиб фаланг стопы (Stern et al., 1995), а также комплекс черт древнейшего грацильного австралопитека Южной Африки Stw 573 (Clarke et Tobias, 1995). У "ранних *Homo*" еще сохраняются некоторые понгидные признаки стопы (Данилова, 1989; Day et Napier, 1964, 1966; Day et Wood, 1968; Oxnard, 1972; Oxnard et Lisowski, 1980; Kidd et al., 1996), но у более поздних гоминид они практически исчезают (Данилова, 1966; Хрисанфова, 1978).

Таким образом, по признакам нижней конечности достаточно хорошо различаются грацильные и массивные австралопитеки, а также восточно- и южноафриканская группы. "Ранние *Homo*" проявляют значительную архаичность по многим признакам, а почти полностью современное строение возникает у пре-архантропов. После этого вариации строения нижних конечностей отражают в большей степени приспособление к климату, чем филогенетические взаимоотношения.

4.4.4. Общие размеры и пропорции

Общие размеры и пропорции скелета в основном отражают не таксономические закономерности, а климато-адаптационные (Алексеева, 1977, 1998). Однако в эволюции гоминоидов можно выявить закономерное увеличение линейных размеров тела со временем (рис. 353-358). В пределах этого постепенного увеличения можно выявить периоды временного уменьшения среднего роста. Как показывает рассмотрение климатической кривой, эти этапы совпадают с периодами похолодания (рис. 358, 366).

Колебания веса тела менее показательны (рис. 359-365). Очевидно, это во многом связано со сложностью реконструкции веса тела по скелетным останкам, поскольку корреляции линейных размеров костей и веса тела крайне малы (Дерябин, 2001).

Таксономическое значение общих размеров тела ограничено наиболее ранними стадиями гоминизации – периодами существования австралопитеков и "ранних *Homo*". Ранние и грацильные австралопитеки имели рост и вес, анало-

гичные этим показателям современных шимпанзе. Массивные австралопитеки превосходили грацильных в росте только по средним показателям, но были заметно тяжелее. Примечательно, что вариации размеров тела австралопитеков внутри каждой группы чрезвычайно варьируют. Разница отражает, по-видимому, половой диморфизм, который оказывается равным таковому орангутанов и горилл (McHenry, 1986) и большим, чем у шимпанзе и человека (Lockwood et al., 1996). Предполагается, что мелкие и крупные австралопитеки Хадара представляют два разных вида, однако такое мнение пока не подтверждено морфологическими исследованиями, направленными на изучение разницы между этими размерными группами.

"Ранние *Homo*" проявляют значительное разнообразие по росту и весу. Часть из них имела размеры австралопитеков и те же весо-ростовые соотношения. Однако некоторые "ранние *Homo*", например, KNM-ER 3228, имеющий датировку 1,95 млн.л., вероятно, обладали уже весьма большим ростом при небольшом весе (рис. 355, 362). В дальнейшем, у пре-архантропов, рост увеличился резко, тогда как вес — лишь незначительно. Такое изменение весо-ростовых соотношений связывают с кардинальными изменениями экологии гоминид при переходе из закрытых местообитаний в саванну (Hartwig-Schere, 1993; Ruff, 1993, 1994; McHenry, 1994). У более поздних гоминид абсолютные величины длины тела и веса и весо-ростовые соотношения подчинялись тем же климато-адаптационным закономерностям, что и у современного человека.

Пропорции тела и конечностей также имеют таксономическое значение в основном на стадии австралопитеков и "ранних *Homo*". Пропорции ранних австралопитеков устанавливаются только косвенным путем. Очень крупные размеры лучевой кости KNM-ER 20419, в совокупности с предположением о сходстве его общих размеров с другими австралопитеками, приводят к мысли об относительном удлинении верхних конечностей. Руки восточноафриканских грацильных австралопитеков были несколько удлинены относительно ног, соответствующий индекс имеет значение, промежуточное между значениями, известными для человекообразных обезьян и современного человека. Ноги отно-

сительно роста у афарских австралопитеков были несколько короче, чем у современного человека (McHenry et Berger, 1998). У позднего грацильного австралопитека Восточной Африки BOU-VP-12/1 плече-бедренный индекс сходен с человеческим, однако реконструируемый интермембральный индекс скорее понгидный (Hens et al., 2000).

Пропорции грацильных австралопитеков Стеркфонтейна, видимо, были промежуточными между пропорциями бонобо и современного человека, обращает на себя внимание большое количество крупных костей верхних конечностей, тогда как практически все кости нижних имеют небольшие размеры (McHenry et Berger, 1998). Индивидуально увеличенные пропорции рук относительно длины ног можно наблюдать на скелете Stw 431. Сравнение также можно проводить со скелетом AL 288-1: в то время как кости верхних конечностей австралопитеков Стеркфонтейна во всех случаях крупнее, кости нижних в большинстве либо равны по размерам таковым AL 288-1, либо даже грацильнее. Возможно, тут сказывается индивидуальная изменчивость, но, очевидно, частично отражены и более примитивные пропорции южноафриканских грацильных австралопитеков.

Для "ранних *Homo*" прямые расчеты пропорций возможны только в двух случаях – ОН 62 и KNM-ER 3735. Оба гоминида обнаруживают при очень низком росте чрезвычайно примитивные соотношения сегментов конечностей, близкие скорее к человекообразным обезьянам, чем к человеку (Johanson et al., 1987). Руки относительно ног у них относительно длиннее, чем даже у хадарского AL 288-1.

У более поздних гоминид, включая пре-архантропов, пропорции тела и конечностей принципиально не отличаются от современных (Ruff, 1993, 1994). Имеющиеся вариации укладываются в рамки современной изменчивости и в целом соответствуют современным климато-адаптационным закономерностям. Можно отметить лишь специфику тазо-ростового соотношения у пре-архантропов и ранних архантропов. Несмотря на тропические и субтропические условия, ширина таза индивидов KNM-ER 3228, ОН 28, Сима де лос Уэсос и

Араго XLIV очень большая, соответствующая скорее группам умеренного климата, даже с учетом большого роста. Следовательно, пропорции тела этих гоминид отличались от современных.

Брахиморфные пропорции европейских палеоантропов много раз обсуждались в литературе (Хрисанфова, 1978). Можно констатировать, что специфика их телосложения отражает адаптацию к субарктическому климату (Hooliday, 1997, 1998, 1999). У синхронных европейским неандертальцам популяций, живших в субтропических и тропических районах, пропорции оказываются соответствующими пропорциям современных групп из аналогичных климатических поясов (Алексеев, 1978; Булыгина, Хрисанфова, 2000; McCown et Keith, 1939). Отличия верхнепалеолитического населения Европы от неандертальцев ясно указывают на тропическое происхождение первых (Hooliday, 1997, 1998, 1999). Характерно, что в двух случаях вероятной метисации европейских палеоантропов с неоантропами – Абриго до Лагар Вельго 1 (Duarte et al., 1999; Tattersall et Schwartz, 1999) и Сен Сезер (Trinkaus et al., 1998) – прогрессивные признаки обнаруживаются в строении черепа, тогда как пропорции скелета типично неандертальские. Напротив, вероятные метисы с Ближнего Востока, из пещеры Схул проявляют неоднородность в пропорциях скелета (McCown et Keith, 1939). Тогда как широтно-высотные их пропорции типично тропические, соотношения сегментов конечностей совпадают с размахом изменчивости у неандертальцев и неоантропов. У ряда верхнепалеолитических неоантропов Европы, живших в периоды похолоданий, пропорции тела также оказываются гиперарктическими, хотя и не идентичными неандертальским (Хрисанфова, 2000).

Известные широкие индивидуальные и групповые вариации пропорций современного населения Земли заставляют признать невысокую таксономическую ценность пропорций тела и с осторожностью использовать эти признаки при определении систематического положения ископаемых гоминид.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Филогенетическое значение краниологических признаков

Краниологические признаки являются очень ценным источником сведений о филогенетическом положении разных групп гоминоидов (рис. 299).

Положение австралопитековых относительно понгид и "эугоминид" по разным системам признаков очень варьирует (табл. 82). По ряду признаков австралопитековые отличаются от понгид и сближаются с гоминидами (сильная выпуклость теменной кости, широкие носовые кости, широкие и низкие пропорции сечения тела нижней челюсти, сравнительно вертикальное положение симфиза челюсти), по ряду – напротив (пропорции и рельеф мозговой коробки, общая форма лобной кости, преобладание длины $ba-n$ над длиной $ba-rhi$, угол выступания носа), часть же признаков нейтральная или специализирована (слабая горизонтальная профилировка средней части лица, большая ширина лица).

Ранние австралопитеки могут быть наиболее полно охарактеризованы по черепу ТМ 266-01-060-1. По целому ряду признаков он сближается с гориллами (общий рельеф, признаки затылочной кости, узкие носовые кости), по некоторым – к ранним миоценовым гоминоидам (общая форма лицевого скелета, строение неба), по другим – близок к "парантропам" (по соотношениям мозговой коробки; по форме лобной кости близок к восточноафриканским "парантропам", по форме теменной – к южноафриканским). Другие ранние австралопитеки либо близки к крупным понгидам (форма альвеолярной дуги нижней челюсти), либо неотличимы от восточноафриканских грацильных (по строению неба), либо примитивны и недифференцированы (низкий симфиз, умеренные пропорции тела нижней челюсти).

Грацильные австралопитеки отличаются от ранних крупными размерами, меньшим рельефом черепа, высоким симфизом нижней челюсти. Грацильные австралопитеки Южной и Восточной Африки неотличимы по одним признакам (например, размеры по Р. Мартину №№9, 29(1), 29(2) и по альвеолярной дуге верхней челюсти) и резко различаются по целому ряду других (например, раз-

меры по Р. Мартину №№10, 29, 43, 43(1), размеры и пропорции височной кости, размеры скуловой кости). Большая прогрессивность южноафриканских фиксируется по меньшему количеству черт (общий рельеф черепа, строение основания черепа), чем восточноафриканских (по лобной и затылочной костям, нижней челюсти). Черты специализации обнаруживаются как у южноафриканских (низкий симфиз и значительная массивность тела нижней челюсти,), так и у восточноафриканских (рельеф лобной кости, массивность скулового отростка височной кости, скуловая кость, верхняя челюсть, альвеолярная дуга нижней челюсти) грацильных австралопитеков. Указанные черты специализации придают и тем и другим сходство с "парантропами".

Череп KNM-WT 40000 и BOU-VP-12/130 представляют, видимо, крайние полюсы для группы грацильных австралопитеков. KNM-WT 40000 ближе к южноафриканским грацильным австралопитекам по целому комплексу признаков (из них не связаны с деформацией малые размеры скуловой кости, форма и профилировка лица).

Наиболее яркие черты отличия географических групп грацильных австралопитеков следующие. У южноафриканских и KNM-WT 40000 череп меньше, рельеф слабее, височная кость маленькая с большой чешуей, скуловой отросток короткий, сосцевидный низкий, лицо в целом, скуловая и верхнечелюстная кости маленькие, общий прогнатизм сильный, но альвеолярная часть верхней челюсти слабо выступает вперед относительно линии высоты носа. У хадарских и BOU-VP-12/130 череп крупнее, рельеф сильнее, височная кость большая с маленькой чешуей, скуловой отросток массивный, сосцевидный высокий, лицо в целом, скуловая кость и верхняя челюсть большие, общий прогнатизм меньше, а альвеолярный сильный, с наличием отчетливого перегиба между носовой и альвеолярной частями верхней челюсти.

По самым существенным признакам на роль предков "эугоминид" лучше подходят хадарские австралопитеки.

Хотя многие признаки могут быть расценены как общие для грацильных и массивных австралопитеков (указаны выше как специализированные у гра-

цильных форм), "парантропы" были резко специализированной группой (низкий мозговой череп, лицевая морфология, общая гипертрофия челюстного аппарата уже около 2,5 млн.л.н.). Вопрос о их непосредственных предках остается открытым. С одной стороны, уже были указаны черты сходства с древнейшим черепом TM 266-01-060-1. Также, ряд признаков черепа KNM-WT 17000 схож с таковыми хадарских австралопитеков (признаки мозговой коробки в целом и височной кости в частности, строение орбит). Однако, индивид KNM-WT 17000 не может быть потомком известных грацильных австралопитеков, поскольку резко отличается от них целым комплексом специализированных черт (пропорции мозговой коробки, крайняя степень прогнатизма при минимальной горизонтальной профилировке). Этими же чертами он отличается и от позднейших "парантропов". Переходные варианты от грацильных австралопитеков в плане размеров челюстей и зубов практически неизвестны (вероятный кандидат – Stw 252, см. Clarke, 1988).

Различия географических групп "парантропов" весьма существенны. По одним признакам специализированнее южноафриканские (лобная кость), по другим – восточноафриканские (размеры жевательного аппарата). В целом, южноафриканские выглядят примитивнее (малые размеры и слабая выпуклость теменной кости, узкая затылочная кость, общая форма затылочной кости). Судя по множеству признаков и тенденциям развития их комплексов, две географические группы "парантропов" возникли независимо (общий рельеф, затылочная кость, височная кость, строение орбит, тенденции эволюции тела нижней челюсти). Многие комплексы южноафриканских "парантропов" повторяют таковые южноафриканских грацильных австралопитеков (слабый рельеф, височная кость короткая с длинной чешуей), а восточноафриканских – хадарских (сильный рельеф, височная кость длинная с короткой, скуловой отросток массивный).

В пользу монофилетичности группы имеется меньшее количество доказательств (зачастую нейтральная морфология черепа KNM-WT 17000 относительно позднейших географических вариантов).

Среди восточноафриканских "парантропов" можно выделить два варианта, отличающихся в основном лицевой морфологией: Олдувай с Каитио и Коби-Фора с Консо.

"Эугоминиды" с наибольшей вероятностью возникли от восточноафриканских грацильных австралопитеков (наиболее отчетливо по признакам затылочной кости, орбитной области, нижней челюсти). Отнесение к "эугоминидам" "ранних *Homo*" по разным системам либо подтверждается, либо опровергается, но количество австралопитекоидных признаков в морфологии "ранних *Homo*" слишком велико (практически по всем костям черепа; все "ранние *Homo*" отличаются от австралопитеков лишь узким носом, строением орбитной области – только от грацильных австралопитеков). С другой стороны, сходство с преархантропами также велико (наиболее кардинальные отличия в строении затылочной кости и нижней челюсти).

"Ранние *Homo*" являются гетерогенной группой, состоящей как минимум из двух близких вариантов. Древние массивные "ранние *Homo*" ближе к архантропам, более молодые грацильные "ранние *Homo*" ближе к австралопитекам (по строению лобной, теменной, височной, скуловой костей, лицевому скелету). Напротив, по иным признакам грацильные "ранние *Homo*" прогрессивны, а массивные примитивны (по строению верхней челюсти, низкий симфиз и узкое тело нижней челюсти у мелких особей и тяжелая "парантропоидная" челюсть у крупных). Специализация и конвергенция с современным человеком (в случае признания верной реконструкции) наблюдается на черепе KNM-ER 1470 (по форме мозговой коробки, строению носовой области и верхней челюсти). Часть находок, приписываемых "ранним *Homo*", более соответствуют вариативности "парантропов".

Преархантропы являются истинными "эугоминидами" почти по всем системам скелета (будучи более близки к австралопитекам лишь по строению орбитной области и верхней челюсти). По признакам тела нижней челюсти специализированными или архаичными являются преархантропы Дманиси.

Архантропы представляются весьма гетерогенной группой. Размахи изменчивости многих их признаков и комплексов черт не пересекаются с современным человеком (строение лобной кости, надбровье, длина скуловой дуги). Ранние архантропы отличаются рядом черт от подавляющего большинства других гоминид (наиболее преломленная затылочная кость и максимальная ширина неба, нижняя челюсть архантропов очень большая, относительно укорочена, сильно расширена вверх). Судя по отсутствию иных гоминид в хронологическом отрезке 1,4-0,8 млн.л., предки человека прошли стадию резкого повышения массивности. Часть этих признаков сохраняла гипертрофию до ранних и даже поздних палеоантропов (например, огромная биорбитальная и межглазничная ширина при размерах глазниц, аналогичных размерам современных людей, ширина носа и размеры неба вне размаха современных людей, ветвь нижней челюсти большая, широкая, с широкой мелкой вырезкой). Тогда же, видимо, возникали тупиковые ветви. Наиболее ранние специализированные архантропы известны из Сангирана (по признакам орбитной области и тела нижней челюсти). Специализированы также некоторые поздние группы Европы и Передней и Средней Азии (по орбитной области), поздние азиатские пре-палеоантропы (Нгандонг: по затылочной и височной костям, межглазничной ширине, Дали, Цзиньнюшан: по межглазничной ширине). Последние могли возникнуть как от местных, так и от мигрантных гоминид. С другой стороны, по признакам ветви нижней челюсти афро-европейские архантропы архаичны, тогда как азиатские прогрессивны.

Среди пре-палеоантропов и палеоантропов, кроме вышеуказанных специализированных групп, выделяются более прогрессивные, чаще в Африке и на Ближнем Востоке. Однако, большая их близость к современному человеку является лишь по отдельным признакам (например, сапиентны по межглазничной ширине Джебел Ирхуд, Джебел Кафзех, Бордер Кэйв, Крапина С, Галилея (Зуттие), Схул V, по высоте глазниц Омо I, Синга, Схул IV, V и VII, Кафзех, Табун I, Сен Сезер, тогда как остальные синхронные гоминиды оказываются вне современного размаха изменчивости). Наиболее сапиентными выглядят на-

ходки из пещеры Джебел Кафзех. Напротив, африканские пре-палеоантропы не сапиентнее синхронных европейских и азиатских по признакам мозгового отдела и височной кости. Множество других признаков пре-палеоантропов не проявляют географической или хронологической изменчивости (например, верхняя челюсть, нижняя челюсть относительно длинная, слабо расширена вверх).

Среди палеоантропов, кроме географической, выявляется четкая хронологическая изменчивость (так, у ранних палеоантропов широтные размеры затылочной кости намного меньше, чем у поздних, ранние ближе к современному человеку). Наиболее выделяющимися являются "классические" неандертальцы Европы времени 60-50 тыс.л.н. Как более ранние, так и более поздние палеоантропы по целым системам признаков очень близки к современному человеку. Некоторые черты выглядят плавно эволюционирующими от наиболее поздних европейских неандертальцев (Амуд I, Табун I, Сен Сезер, Ле Мустье I) в самых ранних неантропов (мозговая коробка в целом, лобная, теменная, затылочная кость), даже если нет их трансгрессии с современным человеком (мозговая коробка в целом и теменная кость). С другой стороны, есть признаки, по которым преемственность между европейскими палеоантропами и неантропами практически исключается (длина церебральной части лобной кости, длина основания черепа, орбитная и носовая области в целом, высота носа, альвеолярная дуга нижней челюсти). Палеоантропы отличаются от современных людей очень большой биорбитальной и межглазничной шириной, крупными высокими глазами, крайне специфичными для палеоантропов являются очень высокое лицо, широкое в верхней части и узкое в средней, слабый прогнатизм, резкая профилировка среднего этажа лица, огромная альвеолярная часть, относительно узкое небо, нижняя челюсть большая, со скошенным симфизом, относительно укорочена, сильно расширена вверх.

Наиболее вероятными предками неантропов являлись гоминиды Африки и Ближнего Востока (наиболее отчетливо: по строению затылочной области и орбит; проявление экваториальных черт у людей раннего верхнего палеолита в

форме лица и неба). С другой стороны, по множеству других признаков они не сапиентнее, а часто даже архаичнее синхронных европейских гоминид (например, по скуловой области).

Наиболее ранние верхнепалеолитические неантропы – до 25-24 тыс.л.н. – по ряду черт резко отличны от современных, иногда даже без трансгрессии значений (форма и массивность мозговой коробки, массивность лобной кости, форма теменной кости). Вполне вероятно возникновение уклоняющихся или специализированных популяций среди верхнепалеолитических неантропов (например, по морфологии орбитной области). Окончательно современная морфология черепа сложилась лишь около 4 тыс.л.н. (восходящая ветвь нижней челюсти).

5.2. Филогенетическое значение признаков мозга гоминид

5.2.1. Филогенетическое значение признаков мозга гоминид

Австралопитековые в целом по подавляющему большинству признаков головного мозга оказываются ближе к человекообразным обезьянам, чем к более поздним гоминидам. Это отражается, прежде всего, в величине объема их мозга, лишь ненамного превышающей по средним величинам таковой понгид; увеличение это имеет своей причиной биомеханические закономерности. Величина размаха изменчивости объема головного мозга различных австралопитековых равна таковой понгид схожих размеров, а абсолютные границы пределов вариаций в различных группах австралопитековых практически совпадают и составляют 350-550 см³. Вместе с тем, детали строения позволяют достоверно различать мозг грацильных и массивных форм.

Грацильные австралопитеки в среднем обладали более длинным и низким головным мозгом, чем понгиды (при одинаковой ширине), и более длинным, узким и низким, чем массивные. Лобная доля при той же длине была шире, чем у понгид и "парантропов" с закономерным превосходством в длине размера нижнелобной области; также, у грацильных австралопитеков выявляется намного большее развитие орбитной части. Кроме того, отличие от массивных форм проявляется в большей расширенности лобной доли в передней части и меньшей заостренности "лобного клюва". Теменная доля грацильных австралопитеков, по сравнению с человекообразными обезьянами, была очень длинной и, возможно, уменьшена в области угловой извилины (при той же супрамаргинальной ширине), по развитию этой части она очень сильно отставала от варианта "ранних *Ното*". Теменная доля также была несколько короче в целом и более узкой в области супрамаргинальной извилины, чем у массивных австралопитеков. Затылочная доля грацильных австралопитеков была в целом понгидного типа, хотя и меньшей ширины, чем одновременно резко отличалась от более поздних гоминид. Мозжечок грацильных австралопитеков также был почти полностью понгидный. Пропорции височной доли являются диагности-

чески ценным признаком, различающим грацильных австралопитеков от массивных: у первых доля была очень широкой в задней части, сильно сужаясь кпереди, и очень длинной по нижнему краю при небольшой верхней длине. Височные полюсы у грацильных форм выступали слабо, а височная ямка была более узкой, чем у понгид при равной глубине. Височная ямка была заметно более отчетливо выражена, чем у массивных австралопитеков. Височные полюсы стояли друг от друга дальше, чем это наблюдается у человекообразных обезьян и "парантропов". Ширина мозга в области переднего края височной доли у грацильных австралопитеков могла даже достигать нижних пределов изменчивости современного человека.

Мозг массивных австралопитеков был несколько длиннее и выше, чем в среднем у понгид, а также выше, шире и относительно короче (в итоге – сферичнее) средней грацильных австралопитеков, хотя объем мозга тот же. Специфическим признаком мозга "парантропов" было строение лобной доли: сильно суженной спереди (в задней части ширина была больше, чем в среднем у понгид), с острым "лобным клювом" и невыраженной орбитной частью. Теменная доля массивных австралопитеков, по сравнению с понгидами, была несколько сужена в области угловой извилины и расширена в области надкраевой, будучи, таким образом, прогрессивнее варианта, типичного для грацильных австралопитеков. Длина теменной доли "парантропов" намного превосходила таковую понгид и несколько – грацильных австралопитеков. Затылочная доля была понгидного типа, очень отличаясь по размерам от более поздних гоминид, особенно малыми размерами верхней части. Ширина затылочной доли была несколько больше, чем у понгид, приближаясь к типу "ранних *Homo*". Мозжечок массивных австралопитеков характеризуется меньшей, чем у понгид, общей шириной, сильно наклонными широкими полушариями, а также расширением и уплощением ямки червя мозжечка в сравнении с грацильными формами. Височная доля массивных австралопитеков была более широкой сзади и длинной снизу, чем у понгид, но менее – при сопоставлении с грацильными австралопитеками; существовали также внутригрупповые вариации по этим про-

порциям. Ширина височной ямки была меньше, чем у человекообразных обезьян при равной глубине, отчего пропорции оказывались более гоминидными; в целом, выступание височного полюса "парантропов" крайне слабое, минимальное для высших гоминоидов. За счет увеличенной сильвиевой ширины с сохранением передневисочной (по сравнению с понгидами) относительное схождение височных полюсов массивных австралопитеков оказывалось значительным.

Относительно строения мозга "ранних *Homo*" с достоверностью можно сказать немного; в значительной степени морфология реконструируется с учетом более ранних и более поздних форм гоминид. С наибольшей достоверностью можно говорить об изменениях объема мозга на этом этапе эволюции. Переход от австралопитековых к "ранним *Homo*" ознаменовался резким ростом объема мозга, обусловленным, по-видимому, изменением типа питания посредством грацилизации черепа. При этом большинство признаков мозга оставалось на прежнем уровне развития, с поправкой на большие размеры. Из тотальных размеров прежде всего увеличился, возможно, высотный диаметр, после – широтный; в дальнейшем темпы увеличения первого резко замедлились, тогда как второго – остались приблизительно на прежнем уровне. Возможно, несколько увеличилась орбитная часть лобной доли. Заметные изменения произошли в зоне угловой извилины теменной доли – значительное расширение мозга на этом уровне, что особенно заметно на фоне отсутствия прогресса в зоне надкраевой извилины. Также, происходил активный рост теменной доли в длину. Затылочная доля увеличивалась преимущественно в ширину; ее продольные размеры, возросшие при появлении "ранних *Homo*", далее изменялись слабо; вследствие этого, размеры затылочной доли "ранних *Homo*" были ближе к таковым архантропов, чем австралопитековых. Строение височной доли было еще довольно примитивным, приближаясь более к варианту, характерному для понгид и австралопитековых, хотя и намного прогрессивнее, чем у ранних грацильных австралопитеков. Стоит отметить, что в трех наиболее достоверных случаях наблюдений – KNM-ER 1470, KNM-ER 1805 и KNM-ER 1813 – обнаруживаются разные комбинации примитивных и прогрессивных признаков. В

целом, мозг гоминида KNM-ER 1470 имел очень примитивное строение, приближаясь по большинству признаков к варианту массивных австралопитеков, за исключением размеров и пропорций височной ямки и, возможно, размеров височной доли. KNM-ER 1805, напротив, по большинству черт строения мозга наиболее похож на грацильных австралопитеков. "Ранний *Homo*" KNM-ER 1813, видимо, занимает промежуточное положение: общие пропорции, возможно, несколько уклоняются в сторону "парантропов" (впрочем, вероятно, такое сходство лишь конвергентно, в силу увеличения высоты мозга именно на этом этапе эволюции), тогда как строение височной доли – в сторону грацильных австралопитеков.

Архантропы, начиная с ранних форм, явились первыми гоминидами, у которых понгидные признаки мозга окончательно были вытеснены специфически гоминидными чертами. Переход от пре-архантропов к архантропам верхнего эоплейстоцена происходил с преимущественным увеличением ширины мозга, в меньшей степени – длины; высота мозга росла крайне медленно; те же темпы сохранялись все последующее время существования архантропов. Общие пропорции в отдельных популяциях (например, у гоминида из Брокен Хилл) уже были такими же, как у намного более поздних палеоантропов и даже современных людей; у других же (архантропы Китая и Явы) размеры и пропорции были вне размаха более поздних гоминид. Типичным признаком архантропов является малая высота лобной доли, ее отодвинутость назад относительно глабеллы и подъем передней части доли относительно задней. Лобная доля архантропов отличалась от таковой последующих гоминид также малой шириной при той же длине, причем длина на этом этапе уже достигла нижних пределов размаха признака у современных людей. Нижнелобная область у архантропов была развита очень сильно, особенно удлинена была орбитная часть. Размеры теменной области архантропов значительно больше, чем у более ранних и меньше, чем у более поздних гоминид, причем облака значений не пересекаются. Наиболее важным процессом эволюции теменной доли архантропов является расширение в области надкраевой извилины; темп расширения был выше,

чем удлинения, а последний – значительнее темпа увеличения высоты, отчего величины длины и высоты теменной доли архантропов были очень близки к таковым австралопитековых. Однако, лучший результат в плане диагностики группы получается при использовании всех трех диаметров. Размеры затылочной доли архантропов также промежуточны между австралопитековыми и пре-палеоантропами. До архантропов увеличивалась преимущественно ширина затылочной доли, при переходе к пре-палеоантропам рост в ширину замедлился и тенденция сменилась на преобладающее увеличение длины; при этом рост был весьма плавный, с постепенным усилением доминирования верхней части доли над нижней. В целом, в силу дальнейшего замедления эволюции затылочной доли, ее общие размеры у архантропов были похожи на таковые современных людей. Мозжечок в абсолютном измерении был заметно больше, чем у более ранних гоминид, но ширина полушарий относительно несколько уменьшилась. Ямка червя мозжечка архантропов имела примитивное строение, будучи широкой и плоской. По размерам и пропорциям височной доли архантропы оказываются весьма гетерогенной группой. Важно отметить, что яванские формы оказываются наиболее примитивными; Синантропы, видимо, были потомками эндемичных азиатских форм (древность которых не вполне ясна, но должна быть больше по крайней мере 1 миллиона лет); африканские архантропы оказываются наиболее прогрессивными, а Брокен Хилл входит в пределы изменчивости современного человека. Пропорции височной доли отличаются от таковых австралопитековых, доля была расширена в передней части и удлинена по верхнему краю. Типичным признаком архантропов является очень узкая и глубокая височная ямка. Степень сдвинутости височных полюсов в группе архантропов варьирует в весьма широких пределах, можно отметить, что в дальнейшем – вплоть до верхнего палеолита – наметилась тенденция к уменьшению расстояния между полюсами. Брокен Хилл опять оказывается носителем пропорций, свойственных современным людям.

Объем мозга ранних архантропов уже значительно превосходил этот показатель "ранних *Homo*", несмотря на частичное совпадение хронологических

интервалов и местообитаний. Прослеживается тенденция к наименьшему объему мозга у восточноазиатских и яванских архантропов (тенденция продолжается и у пре-палеоантропов), среднему – у европейских и максимальному – у африканских на каждом отдельном временном этапе; при этом темпы увеличения мозга в разных регионах приблизительно совпадают. Такое распределение признака может быть использовано как довод в пользу долгой независимой эволюции как минимум африканских и азиатских архантропов и пре-палеоантропов.

Пре-палеоантропы, несмотря на устоявшееся отношение к ним как к варианту архантропов или палеоантропов, обладают рядом специфических особенностей строения мозга. Кроме того, группа оказывается достаточно неоднородной; так, практически по всем признакам яванские пре-палеоантропы оказываются более архаичными, чем европейские и африканские. По величине объема мозга, в продолжение тенденции, наблюдавшейся у архантропов, отчетливо различаются линии азиатских, европейских и африканских пре-палеоантропов с сохранением указанных выше соотношений. Тотальные размеры мозга, по сравнению с архантропами, увеличивались с неодинаковыми темпами; часть пре-палеоантропов характеризовалась увеличением высотных размеров, часть – широтных; длина мозга не превышала верхних пределов вариаций архантропов. Самбунгмачан 3 по общим пропорциям мозга оказывается почти идентичным более древним яванским Питекантропам. Отличие пре-палеоантропов от архантропов отчетливо проявляется в большей высоте лобной доли у первых. Существенно, что прирастание высоты при переходе от архантропов к пре-палеоантропам происходило с нижней стороны доли, отчего ее основание оказывается у пре-палеоантропов более горизонтальным, а наклон лба может оставаться прежним. Также, лобная доля у пре-палеоантропов сместилась несколько вперед, что было вызвано уменьшением надбровного рельефа. Размеры и пропорции лобной доли являются хорошими признаками для разделения азиатских и европейских пре-палеоантропов: первые характеризуются архаичным набором черт, вторые попадают в верхние пределы вариаций архантропов и палеоантропов по причине увеличенной длины и, особенно, ши-

рины. Нижнелобная область европейских пре-палеоантропов была аналогична таковой архантропов и более примитивна, чем у палеоантропов; развитие орбитной части находилось в нижних пределах вариаций палеоантропов, но, возможно, превосходило современную среднюю. Теменная доля пре-палеоантропов была заметно больше, чем у архантропов (без пересечения облаков значений), и несколько больше, чем в среднем у палеоантропов, особенно за счет активного расширения в области угловой извилины. Затылочная доля в целом резко превышала по размерам таковую архантропов; с возникновением пре-палеоантропов особенно активно увеличивались продольные размеры затылочной доли, причем преимущественно в верхней части. При переходе к палеоантропам затылочная доля почти не меняла своих общих размеров, хотя ее ширина и высота проявляли тенденцию к уменьшению. Общая ширина мозжечка пре-палеоантропов была такой же, как у архантропов и палеоантропов, тогда как длина отдельного полушария мозжечка превосходила значения, характерные для архантропов, а относительная ширина полушария уступала им. Таким образом, выявившаяся ранее тенденция у удлинению и относительному сужению полушария мозжечка продолжала развиваться. Височная доля, в отличие от большинства архантропов, у пре-палеоантропов уже имела вполне современные пропорции, хотя ее размеры находились на краю облака распределения более поздних гоминид. Височная ямка, видимо, была широкой, а глубина менялась от весьма мелкой у Самбунгмачан 3 до глубокой у Сима де лос Уэсос. Пропорции височной ямки кардинально отличаются у яванских пре-палеоантропов от яванских архантропов, являясь одним из проявлений их эндемичной эволюции. В то же время по степени сдвинутости височных полюсов Самбунгмачан 3 оказывается вне размаха более поздних гоминид, сближаясь с намного более древним Питекантропом II.

Часть признаков мозга палеоантропов оказывается удивительно схожей у представителей разных хронологических и географических групп, другие же черты надежно разделяют эти группы. Объем мозга продолжал увеличиваться с возникновением палеоантропов, во время их существования и далее, при пере-

ходе к верхнему палеолиту. По общим пропорциям все палеоантропы, ранние и поздние, европейские и ближневосточные, за исключением ребенка Схул I, оказываются единой группой. Размах изменчивости тотальных размеров группы в целом оказывается очень суженным, причины этого явления неясны. Отличительной особенностью палеоантропов является очень большая ширина их мозга, превосходящая средние значения всех других групп гоминид. Длина и высота была в среднем несколько больше, чем у пре-палеоантропов и меньше, чем во время верхнего палеолита. Характерной особенностью палеоантропов являлись малые размеры лобной и теменной долей при очень больших параметрах затылочной доли. Длина лобной доли в среднем не превышала значений архантропов и даже, возможно, была несколько меньше, чем у пре-палеоантропов; характерно, что наибольшим значением обладал ранний ближневосточный палеоантроп Схул V. Ширина лобной доли, напротив, была очень большой, превосходящей средние архантропов и современных людей, хотя столь большие размеры были достигнуты уже во время пре-палеоантропов. Строение нижнелобной области, возможно, было очень архаичным (на уровне архантропов) еще во время ранних палеоантропов, тогда как у поздних достигло значений современного человека (при абсолютно большей ширине мозга относительное развитие переднего подъема нижнелобного края палеоантропов оказывается равнозначным современному варианту). Бурный рост в орбитной области привел к образованию здесь рельефных бугров, очень характерных для палеоантропов. Как уже упоминалось, теменная доля палеоантропов была сравнительно слабо развита, ее длина колебалась в нижних пределах современных вариаций. Однако, ширина в области теменной доли равнялась значениям верхнепалеолитических неантропов, а размах вариаций ширины теменной доли превосходил размах вариаций длины. Затылочная доля по абсолютным общим размерам почти не отличалась от таковой пре-палеоантропов и людей верхнего палеолита, но ее относительное развитие было весьма значительным. Длина затылочной доли не изменилась со времени пре-палеоантропов, но несколько уменьшилась при переходе к верхнему палеолиту. Ширина и высота доли, на-

против, несколько уменьшились при появлении палеоантропов и остались почти неизменными с возникновением неоантропов, хотя наибольший широтный диаметр со временем поднимался в верхнюю часть доли. Размеры мозжечка слабо выросли от пре-палеоантропов к палеоантропам, тенденции изменения формы оставались прежними (удлинение и относительное сужение полушария), в дальнейшем размеры еще несколько увеличились с сохранением пропорций. Одним из архаичных признаков европейских палеоантропов является плоская и широкая ямка червя мозжечка. Височная доля палеоантропов в целом имела почти современные размеры и пропорции; наблюдается тенденция к увеличению расширенности доли в задней части и удлинению по нижнему краю (особенно у раннего палеоантропа из Гановце и, в меньшей степени, у Ля Шапель-о-Сен) по сравнению с верхнепалеолитическими неоантропами. Характерно, что Схул V оказывается по этим пропорциям весьма близок к людям верхнего палеолита, хотя это же можно сказать и о палеоантропах Ля Кина V и Табун I. Абсолютные размеры височной ямки оказываются одинаковыми у палеоантропов и современных людей (кроме раннего палеоантропа из Гановце, схожего скорее с пре-палеоантропами), однако ее пропорции четко разделяют ближневосточных (глубокая и узкая ямка) и европейских (широкая и мелкая) палеоантропов, причем первые оказываются в пределах изменчивости верхнепалеолитических неоантропов, несмотря на большую датировку. Очевидно, в Европе долгое время сохранялись архаичные пропорции височной ямки. Расстояние между височными полюсами с переходом от пре-палеоантропов к палеоантропам в абсолютном выражении увеличилось, но в относительном – еще несколько уменьшилось, эта тенденция продолжалась и далее, с возникновением первых неоантропов. По соотношению передневисочной и сильвиевой ширины ближневосточные палеоантропы больше подходят на роль предков неоантропов, чем европейские.

В строении мозга верхнепалеолитических неоантропов обнаруживается большое количество архаичных черт. Возможно, еще важнее, что смена ряда долго продолжавшихся тенденций изменения формы произошла не с появлением

ем неолитов, а несколько позже, возможно даже — с окончанием верхнего палеолита. Относительно объема мозга такая смена может быть зафиксирована для времени около 25 тысяч лет назад; до этого момента объем мозга увеличивался в течение около 2 миллионов лет, после началось его уменьшение. Соответственно, с момента верхнего палеолита до современности уменьшились и большинство остальных размеров мозга. Из тотальных размеров со времени палеолита увеличилась длина и, в меньшей степени, высота мозга, тогда как ширина несколько уменьшилась; к современности резко уменьшились все три размера, так что общие пропорции мозга сохранились прежними. Лобная доля верхнепалеолитических неолитов характеризовалась очень большими абсолютными размерами, что является хорошим отличительным признаком от палеолитов, особенно, учитывая относительно более узкие пропорции доли у ранних неолитов. С переходом к современности пропорции лобной доли остались в целом прежними, но линейные размеры заметно уменьшились. Строение нижнелобного края ранних неолитов было чрезвычайно разнообразным, у большинства оно соответствовало современному варианту, иногда отличаясь большими размерами; орбитная часть чаще выступала умеренно. Теменная доля в целом имела современные размеры и пропорции, ширина оставалась прежней со времени палеолита и не менялась к современности, но ее длина и выпуклость (особенно, боковая) несколько превышала значения палеолитов и современную среднюю. Таким образом, относительное широтное развитие теменной доли имело тенденцию к усилению со времени верхнего палеолита до настоящего времени. Очень большие общие размеры затылочной доли, совпадающие с их значениями у палеолитов и превышающие современный размах (без пересечения облаков изменчивости), представляют ярко выраженную архаичную черту верхнепалеолитических неолитов. Тогда как длина затылочной доли несколько уменьшилась со времени среднего палеолита, ее наибольшая ширина осталась прежней, сместившись, однако, в верхнюю часть доли. Аналогично ширине изменялась и высота доли. С переходом к современности ширина затылочной доли уменьшалась быстрее, чем длина. Мозжечок про-

должал изменяться от палеоантропов к верхнему палеолиту в направлении увеличения всех абсолютных размеров и относительного удлинения и сужения полушария; с переходом к современности тенденции сменились на противоположные, общая ширина и длина полушария уменьшились, а полушарие мозжечка стало относительно более широким, не изменившись в ширине. Височная доля ранних неантропов в целом соответствует таковой современных людей, но у первых усилена тенденция к увеличенности передней ширины и верхней длины, чем они также отличаются от европейских палеоантропов и схожи с ближневосточными. Также, височная ямка проявляет тенденцию к относительно углублению и сужению, чем сильно отличается от таковой европейских неандертальцев и близка к типу ранних ближневосточных палеоантропов. Соответственно, височный полюс выступал у сапиенсов верхнего палеолита несколько больше, чем у современных людей. Степень разведенности височных полюсов уменьшалась при переходе от палеоантропов к верхнему палеолиту, но ближе к современности тенденция поменялась, и височные полюсы опять проявили тенденцию к расхождению. Таким образом, несмотря на некоторую гиперсапиентность строения височной доли верхнепалеолитических неантропов, смена тенденций развития в течение или после эпохи верхнего палеолита заметно отдаляет ранних сапиенсов от современного человека.

5.2.2. Краткий обзор тенденций эволюции мозга гоминид

Общие размеры мозга резко менялись дважды: во-первых, бурный рост мозга происходил при переходе от австралопитековых к архантропам, с промежуточной ступенью в виде "ранних *Homo*", имевших в целом примитивное строение мозга, но увеличенные размеры; во-вторых, общая тенденция увеличения объема мозга сменилась на обратную около 25 тысяч лет назад. На самом начальном этапе – от австралопитековых до "ранних *Homo*" – наиболее важным был вектор увеличения высоты мозга, далее абсолютные высотные размеры изменялись намного медленнее, чем длиннотные и широтные. Длина увеличивалась вплоть до времени верхнего палеолита, ширина начала уменьшаться ранее, с возникновением верхнепалеолитических неантропов.

Длина лобной доли в эволюции гоминид резко изменялась два раза: при переходе от австралопитековых к архантропам и от палеоантропов к верхнему палеолиту. Ширина достигла максимума у палеоантропов, после чего начала уменьшаться. Важной зоной эволюции лобной доли была нижнелобная область, в наибольшей степени увеличившаяся в промежуток времени от австралопитековых до архантропов (возможно, до "ранних *Homo*", среди малой выборки которых имеются все варианты строения этой доли). В пределах нижнелобной области активно изменялась орбитная часть, достигшая максимальной выраженности у палеоантропов в виде бугров, сгладившихся в дальнейшем за счет роста соседних областей.

В эволюции теменной доли наиболее важным кажется процесс неуклонного расширения (абсолютного или относительного) в области надкраевой извилины; темпы изменения ширины превосходили таковые длины и, тем более, высоты. Процессы преимущественного роста в длину и ширину сменяли друг друга. Также стоит отметить переменное преобладание темпов эволюции то лобной, то теменной доли – процесс, в подробностях разобранный выше.

Несмотря на малую значимость эволюции затылочной доли, сравнительно с лобной и теменной, на ее примере хорошо видна неравномерность изменения отдельных признаков. Размеры затылочной доли эволюционировали несинхронно: от австралопитековых до "ранних *Homo*" резко увеличилась ширина при сохранении длины; далее, длина стала плавно увеличиваться, но вплоть до архантропов рост в ширину преобладал; после начали превалировать темпы увеличения длины, но от пре-палеоантропов к палеоантропам и, далее, к верхнему палеолиту длина начала уменьшаться. С верхнего палеолита до современности опять темпы изменения ширины, но теперь – уменьшения, получили превосходство над темпами укорочения доли. При всех этих изменениях неуклонно увеличивалось преобладание верхней части доли над нижней.

Мозжечок с самых ранних этапов вплоть до верхнего палеолита увеличивался, причем полушарие становилось относительно все длиннее и уже. С

верхнего палеолита тенденция принципиально изменилась и к современности все размеры уменьшились, а полушарие относительно расширилось.

Височная доля, как и остальные, эволюционировала неравномерно; в процессе эволюции возникали два основных варианта ее пропорций: расширенный в задней части и удлинённый снизу (австралопитеки, некоторые "ранние *Homo*", европейские неандертальцы) и расширенный в передней части и удлинённый сверху (некоторые "ранние *Homo*", пре-палеоантропы, ранние ближневосточные палеоантропы, верхнепалеолитические и современные люди). Также, заметно менялись размеры и пропорции височной ямки, очень широкой и мелкой у одних групп (массивные австралопитеки, часть "ранних *Homo*", яванские пре-палеоантропы, европейские неандертальцы) и глубокой и узкой у других (архантропы, ранние ближневосточные палеоантропы, верхнепалеолитические сапиенсы).

5.3. Филогенетическое значение признаков посткраниального скелета

Филогенетическое значение признаков посткраниального скелета сравнительно с признаками черепа и эндокрана невелико. Это объясняется как значительной внутригрупповой изменчивостью этих параметров, с одной стороны, так и их эволюционной стабильностью, с другой. Наибольшее значение признаки посткраниального скелета имеют при изучении австралопитековых и "ранних *Номо*". Начиная с пре-архантропов строение скелета оказывается по подавляющему большинству черт полностью современным, а имеющиеся вариации отражают скорее климато-адаптационные закономерности, общие для гоминид разных временных отрезков.

Австралопитековые характеризуются мозаикой признаков человекообразных обезьян и современного человека. При этом далеко не всегда можно доказать, что более древние из известных форм прогрессивнее более молодых. Наиболее прогрессивной частью посткраниального скелета австралопитековых является таз. Его строение уже почти не отличается от строения у современного человека и даже проявляет черты гипергоминидности.

Грацильные австралопитеки имели в целом больше понгидных признаков в строении конечностей, чем массивные. Особенно важными являются различия в строении стопы и кисти, свидетельствующие о сохранении у грацильных австралопитеков элементов локомоции, отличной от бипедии, и отсутствии морфологических адаптаций кисти к изготовлению орудий. "Парантропы" оказываются прогрессивнее по этим параметрам. По ряду признаков южноафриканские грацильные австралопитеки заметно понгиднее восточноафриканских. В особенности это проявляется в строении локтевой и большой берцовой костей, стопы и пропорций конечностей. Существенно, что прослеживается преемственность южноафриканских грацильных и массивных форм, например, в строении локтевой кости. С другой стороны, общие черты бедренной кости южно- и восточноафриканских "парантропов" также могут расцениваться как свидетельство общего происхождения.

"Ранние *Homo*" сохраняют множество понгидных признаков, особенно в строении кисти, стопы и пропорциях тела. Прогрессивные признаки выражены в основном на плечевой, лучевой и берцовых костях. По строению бедренной кости "ранние *Homo*" оказываются неоднородной группой. Возможно, это разнообразие отражает переходный филогенетический характер группы, но вероятнее, свидетельствует о таксономической ее смешанности. Поскольку ассоциация костей конечностей с черепными остатками крайне редка, практически невозможно связать варианты, выделяющиеся по краниологическим и остеологическим материалам. Можно лишь констатировать, что отнесение челюсти ОН 62 к позднему виду грацильных австралопитеков полностью согласуется со строением его посткраниального скелета.

Пре-архантропы имели посткраниальный скелет, почти неотличимый от скелета современного человека. Отличия заключались в основном в деталях строения позвоночника, тазовых и бедренных костей. Позднее некоторые архаичные признаки сохранялись в отдельных популяциях, о чем свидетельствует локтевая кость KNM-ВК 66. Однако, подавляющая часть изменчивости позднейших гоминид носит адаптационный характер и вписывается в пределы вариаций современного человека.

Отдельно стоит отметить, что широкоизвестные особенности посткраниального скелета классических неандертальцев не могут использоваться в качестве аргумента их видовой специфичности. Схожие комплексы признаков возникали у населения верхнего палеолита спустя около 10 тысяч лет после исчезновения неандертальцев. Многие признаки скелета, особенно связанные с массивностью, приобретают современное выражение лишь в голоцене.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

6.1. Филогения ископаемых гоминоидов

Очень важным явлением в эволюции гоминид является неравномерность изменения практически всех исследованных признаков. Это обуславливает их неодинаковую значимость на разных временных этапах антропогенеза, равно как и их неравноценность для разделения синхронных географических групп. Практически это приводит к тому, что невозможно одинаково успешно использовать какой-либо один признак для дифференциации гоминид всех хронологических этапов, а внутри одного этапа признак может работать при разделении не всех географических групп, тогда как на другом этапе он будет лучше работать при разделении уже других географических групп гоминид. Признаки некоторых областей черепа, эндокрана и посткраниального скелета чаще имеют большое филогенетическое значение, чем признаки других областей. Для черепа это признаки мозговой коробки в целом, лобной и височной костей, лицевого скелета в целом, челюстного аппарата; для мозга – изменения тотальных размеров, орбитной части лобной доли, надкраевой извилины теменной доли и формы височной доли мозга; для посткраниального скелета – признаки, связанные с бипедией: строение таза, стопы и кисти.

Обобщая данные по эволюции скелетных систем и мозга плио-плейстоценовых гоминоидов, филогения группы представляется в следующем виде (табл. 83 и 84).

В конце миоцена – около 10 млн.л.н. – у ряда дриопитековых приматов произошли изменения в образе жизни. Сначала это выразилось в смене типа питания, что повлекло за собой изменение конфигурации тела нижней челюсти. Позже – как минимум 6,5 млн.л.н. – у представителей этой линии изменилась локомоция, а следовательно – морфология основания черепа и посткраниального скелета. Этот рубеж является моментом возникновения нового семейства – *Australopithecidae*. Первые представители жили в Северной и Восточной Африке, а позже заселили южную оконечность материка. Две основные географиче-

ские группы грацильных австралопитеков возникли примерно одновременно – около 4 млн.л.н. (Gibbons, 2003; Partridge et al., 2003). В последующем дифференциация пошла в основном по строению жевательного аппарата. Известно два основных ее центра – Восточная и Южная Африка. В Восточной Африке существовали две разновидности, одна из которых строением лицевой части черепа напоминала южноафриканских грацильных австралопитеков. Австралопитеки Южной Африки были мельче и в целом более примитивны.

Более чем 2,5 млн.л.н. из неизвестных австралопитеков Восточной Африки, вероятно, близких ранним австралопитекам, выделилась ветвь "парантропов", характеризующихся крайней гипертрофией жевательного аппарата. Один вид поздних восточноафриканских "парантропов" имел две разновидности – высоко- и низколищью. Часть поздних представителей, обладавших прогнатным лицом и большим объемом мозга, конвергентно напоминала "ранних *Homo*". В Южной Африке независимо шли сходные процессы увеличения массивности австралопитеков, начавшиеся, вероятно, несколько позже – 2,6-2,4 млн.л.н. (Clarke, 1988), но там специализация "парантропов" не достигла такой степени, как на севере материка.

Часть грацильных австралопитеков продолжала существовать еще очень долгое время после возникновения "парантропов", эти австралопитеки часто рассматриваются как "ранние *Homo*", однако отличаются от них примитивным строением черепа, маленьким мозгом и примитивным строением посткраниального скелета.

Приблизительно 2,5 (Heinzelin et al., 1999) – 2,3 млн.л.н. (Kimbel et al., 1996) часть поздних восточноафриканских грацильных австралопитеков сменила образ жизни, перейдя к всеядности. Это повлекло уменьшение жевательного аппарата и резкую грацилизацию черепа, что открыло пути значительного увеличения объема мозга. Данный рубеж является моментом возникновения семейства Hominidae.

Первые гоминиды представлены в Восточной Африке в двух разновидностях. Одна из них конвергировала с "парантропами" по пути увеличения жева-

тельного аппарата, однако ее представители имели одновременно очень большой мозг и весьма прогрессивную морфологию мозговой коробки. Вторая разновидность имела более умеренные пропорции. Потомки этих первых гоминид (около 1,7-1,4 млн.л.н.) отличались крупными размерами в целом и, что важно, высоким ростом. Этот новый вид был первым, вышедшим за пределы Африки. Впрочем, первые популяции вне африканского континента специализировались и долго сохраняли примитивные черты морфологии.

В период около 1,4-1 млн.л.н. происходило расселение гоминид в Европу (Ascenzi et al., 1996; Arsuaga et al., 1999; Clarke, 2000) и Азию (Hyodo et al., 2002). Все известные гоминиды времени около 1-0,5 млн.л.н. гипермассивны, особенно по признакам рельефа мозговой коробки и размерам жевательного аппарата. Тогда же отдельные изолированные популяции, например, питекантропы Явы, специализировались. Однако, эволюция в этих изолятах протекала в том же направлении, что и в основной массе популяций. Вероятно, это объясняется периодическим притоком населения извне; для Явы такая миграция возможна в период около 800-400 тыс.л. Специфичность указанных изолятов, очевидно, не доходила до видового уровня.

В период около 780-580 тыс.л.н. население материковой Азии почти не отличалось от населения Европы и Африки, однако около 420-400 тыс.л.н. оно уже имело специфические черты. В период 210-132 тыс.л.н. гоминиды материковой Азии вновь почти неотличимы от европейских и африканских (дифференциация на уровне расы). Это может быть расценено как следствие новой миграции между Западом и Востоком. В начале верхнего неоплейстоцена население Дальнего Востока, по-видимому, вымерло. В Африке и Европе прослеживается преемственность населения нижнего и среднего неоплейстоцена.

В Европе и Африке с началом верхнего неоплейстоцена связано возникновение нового, более прогрессивного вида гоминид, распространившегося через Ближний Восток до Центральной Азии. В отдельных популяциях Ближнего Востока и Африки возникали отдельные сапиентные признаки, проявлявшиеся чаще в строении мозговой коробки, орбитной и носовой областей, нижней че-

люсти. Однако, полностью современный комплекс признаков неизвестен ни у одной находки этого времени. Большинство поздних палеоантропов, особенно в Европе и Центральной Азии в период 60-50 тыс.л.н., были специализированными формами. Специализация больше всего проявляется в строении лицевой части черепа и посткраниального скелета. Однако, их потомки в период 40-35 тыс.л.н. морфологически заметно уклоняются в сапиентную сторону. Вероятно, это является отражением метисации с мигрантным населением с Ближнего Востока. Таким образом, "классические" неандертальцы могли принять некоторое участие в возникновении современного человека.

Современный вид человека достоверно известен только со времени около 40 тыс.л.н. Однако, еще не менее 15 тысяч лет в морфологии сохранялись весьма примитивные черты, особенно в строении мозгового отдела черепа, челюстей и мозга. Полностью современный морфологический комплекс сложился только в период около 25-4 тыс.л.н.

6.2. Систематика ископаемых гоминоидов

Учитывая все вышесказанное, можно представить систематику гоминоидов в следующем виде (табл. 85).

Своеобразие австралопитековых в наилучшей степени можно подчеркнуть, придав им ранг самостоятельного семейства, равного семействам понгид и гоминид. Внутри семейства выделяются два подсемейства. Первое включает самых древних и примитивных представителей. На основании имеющихся краиниологических данных все они вписываются в рамки одного рода и, возможно, вида. Получение новых данных может изменить эту картину.

Второе подсемейство австралопитецин включает два рода, каждый из которых делится на два подрода. Первый род – "парантропы"; вероятно, два выделяемых подрода заслуживают статуса самостоятельных родов в силу полифилетичности группы. Первый подрод включает три вида: наиболее ранних представителей массивных австралопитеков, восточноафриканских "парантропов" с двумя подвидами (высоко- и низколицым) и новый вид, схожий с "ранними *Homo*". Второй подрод "парантропов" включает южноафриканских массивных австралопитеков.

Второй род австралопитецин – грацильные австралопитеки. Его первый подрод включает два вида: восточноафриканских грацильных австралопитеков с двумя подвидами и южноафриканских грацильных австралопитеков. Второй подрод монотипичен, к нему относятся грацильные "ранние *Homo*".

Семейство гоминид подразделяется на два подсемейства. Первое монотипично, включает наиболее примитивных представителей "эугоминид". К первому виду относятся большинство "ранних *Homo*", подразделенных на два подвида – древний массивный и молодой грацильный. Ко второму виду относятся "пре-архантропы" с двумя расами – прогрессивной африканской и архаичной дманисской.

Собственно гоминины включают два рода. Первый – питекантропы – наиболее разнообразен, подразделяется на три вида. Первый вид – архантропы

– делится на два географических подвида: ранний яванский и ранний афро-евро-азиатский. Второй вид – пре-палеоантропы – содержит три географических подвида: поздний материковый азиатский, яванский и афро-евро-азиатский с двумя расами – афро-европейской и материковой азиатской. Третий вид – палеоантропы – разделяется на два хроноподвида, практически соответствующих понятиям "атипичных" и "классических" неандертальцев, последний из которых специализирован.

Второй род гоминин монотипичен, единственный вид включает два хроноподвида – архаичный и современный.

Эволюционная морфологическая изменчивость гоминид практически непрерывна, значительно отличаются лишь наиболее удаленные группы. По этой причине границы родов и видов проходят между родственными группами, что неизбежно в силу дискретности таксономических единиц.

Несомненно, настоящий опыт построения таксономической схемы гоминоидов ни в коей мере не исключает других возможных схем. Как уже говорилось выше, при принятии за исходный иного таксономического масштаба, результат получился бы иным. Однако в целом, полученная картина филогенетических взаимоотношений, видимо, близка к реальной. Она, очевидно, дополнится в будущем с появлением новых находок, которые заполнят остающиеся "белые пятна" родословной человека.

Наиболее важными, на взгляд автора, представляются следующие особенности использованного подхода. 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 географиче-

ские 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.

7. ВЫВОДЫ

7.1. Признаки

7.1.1. Общие замечания

1) а) Размах изменчивости многих признаков более древних групп меньше, чем у более молодых, даже несмотря на большие хронологические отрезки, объединяющие эти группы. Этот факт является следствием уменьшения представленности материала обратно пропорционально его геологической датировке;

б) величина размаха изменчивости обычно пропорциональна абсолютно-му размеру признака (большинство исследованных признаков с ходом времени увеличивалось);

в) Сужение размаха изменчивости при наличии даже небольшой выборки позволяет надеяться, что представленная выборка является типичной и близкой к средней неизвестной нам реальной совокупности, а не случайным набором ненаправленно отклоняющихся особей.

2) Морфологические признаки эволюционировали неравномерно, следствием неравномерности является изменение формы и смена направлений изменений анатомических структур.

3) 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 одним признакам.

4) Некоторые внешне значительные эволюционные преобразования достигались за счет изменения лишь немногих признаков в очень быстрые сроки.

5) Важное таксономическое значение (на уровне таксонов от подвида и выше) имеют не только значения морфологических признаков в группе в конкретный хронологический момент, но также темпы и направления тенденций изменения этих признаков в течение определенного временного отрезка.

7.1.2. Череп

1) Понгиды наиболее достоверно отличаются от австралопитеков и гоминид по признакам носовой области и тела нижней челюсти.

2) Наиболее таксономически ценными для гоминид являются признаки мозговой коробки в целом, лобной и височной костей, лицевого скелета в целом, челюстного аппарата.

7.1.3. Эндокран

1) Согласно рассмотренным данным, выявляются три фактора увеличения объема мозга у гоминид:

а) вертикальное положение позвоночника дает возможность обладания большим объемом мозга, чем горизонтальное или наклонное при равных размерах тела;

б) при изменении типа питания от растительной пищи к всеядности произошла грацилизация черепа, а при уменьшении объема кости на единицу объема мозга увеличивается на две единицы;

в) масса головы и, следовательно, объем мозга в пределах крупных таксономических, географических и хронологических групп прямо пропорциональна росту и независима от массы тела.

2) В пределах одного объема функции мозга могут значительно варьировать в зависимости от строения, формы и пропорций.

3) Наиболее важными в процессе сапиентации были изменения тотальных размеров, орбитной части лобной доли, надкраевой извилины теменной доли и формы височной доли мозга.

7.1.4. Посткраниальный скелет

1) Наибольшее филогенетическое и таксономическое значение признаки посткраниального скелета приобретают в группах австралопитековых и "ранних *Homo*".

2) Начиная с пре-архантропов, изменчивость посткраниального скелета почти полностью вписывается в рамки изменчивости современного человека и

отражает в основном климато-адаптационные закономерности, а не филогенетические связи групп.

3) Быстрее всего эволюционировали тазовые кости, медленнее всего — кости кисти и стопы.

7.2. Таксономия и систематика

1) Различия крупных хронологических групп ископаемых гоминоидов превышают географические. При построении таксономических схем для выделения таксонов ранга вида и выше хронологический критерий палеонтологических видов гоминоидов должен иметь приоритет над географическим. Напротив, при рассмотрении непродолжительных временных отрезков географический критерий приобретает важнейшее значение, поскольку в эволюции гоминоид широко были распространены явления изоляции и смешения.

2) По краниологическим и макроневрологическим данным более оправдано выделение в составе надсемейства гоминоидов трех современных семейств: Hylobatidae, Pongidae и Hominidae, с включением африканских человекообразных обезьян во второе из них.

3) По краниологическим и макроневрологическим данным неоправдано разделение орангутанов и африканских человекообразных обезьян на два подсемейства.

4) Австралопитековые составляют самостоятельное семейство Australopithecidae, состоящее как минимум из двух подсемейств и семи видов.

5) Группа, описываемая обычно как "ранние *Homo*", является сборной из трех видов, один из которых является вариантом "парантропов", другой — поздних грацильных австралопитеков, а третий относится к примитивным гоминидам.

6) а) Наиболее примитивные гоминиды составляют собственное подсемейство *Protopithecantropinae* с двумя видами;

б) подсемейство *Homininae* состоит из двух хронологических родов и четырех хронологических видов;

в) гоминиды нижнего неоплейстоцена являются гетерогенной группой, включающей представителей двух последовательных видов;

г) гоминиды среднего неоплейстоцена представлены двумя географическими подвидами одного вида *Pithecanthropus steinheimensis*;

д) гоминиды начала и середины позднего неоплейстоцена представлены двумя хронологическими подвидами одного вида *Pithecanthropus neanderthalensis*.

е) современный вид *Homo sapiens* представлен двумя хронологическими подвидами.

7.3. Филогения

1) Явления специализации и конвергенции были широко распространены среди гоминид на всех этапах их эволюции.

2) а) Австралопитековые возникли из среднемиоценовых гоминоидов; прослеживается последовательность изменения признаков от ранних групп к поздним;

б) южноафриканские австралопитеки являются тупиковой ветвью эволюции;

в) восточноафриканские грацильные австралопитеки с наибольшей вероятностью являются предками гоминид;

г) массивные австралопитеки являются группой, полифилетичной на уровне видов; "парантропы" Восточной Африки возникли от неизвестных ранних австралопитеков более 2,5 млн.л.н., "парантропы" Южной Африки – от местных грацильных форм.

3) а) Гоминиды возникли от восточноафриканских поздних грацильных австралопитеков около 2,5-2 млн.л.н., существовала как минимум одна группа ранних гоминид (*Protopithecantropus habilis rudolfensis*), конвергентная по лицевой морфологии "парантропам", а по мозговому черепу – современным людям;

б) распространение гоминид за пределы Африки произошло спустя примерно 1 миллион лет после возникновения семейства (*Protopithecanthropus capensis*).

в) около 1-0,5 млн.л.н. гоминиды Африки и Европы прошли стадию гипермассивности, однако не специализировались;

г) гоминиды Явы времени 1-0,8 млн.л. являются специализированной группой, эволюционировавшей в эндемичный подвид следующего хроновида; в период 800-400 тыс.л. возможна миграция населения с материковой Азии на Яву.

д) наиболее древние гоминиды материковой Азии (780-580 тыс.л.н.) близки к синхронным гоминидам Европы и Африки, специализация группы произошла только около 420-400 тыс.л.н.

е) гоминиды материковой Азии времени 210-132 тыс.л.н. с наибольшей вероятностью являются вновь мигрировавшим из Европы или Африки населением.

ё) палеоантропы возникли в Африке и Европе и распространились до Центральной Азии; на Дальнем Востоке они отсутствуют;

ж) предками неантропов были отдельные популяции ранних палеоантропов Африки и Ближнего Востока, однако полностью современный комплекс признаков неизвестен ни у одной находки этого времени;

з) большинство поздних палеоантропов были специализированными формами, однако могли принять некоторое участие в возникновении современного человека;

и) полностью современный морфологический комплекс сложился только около 25-4 тыс.л.н.

8. ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев В.П. Палеоантропология земного шара и формирование человеческих рас. Палеолит. М., Наука, 1978, 284 с.
2. Алексеев В.П. Мезолитический череп из пещеры Эль Вад // Вопросы антропологии, 1983, вып.71. с.64-71.
3. Алексеев В.П. Становление человечества. М., Политиздат, 462 с.
4. Алексеев В.П. Человек: эволюция и таксономия (некоторые теоретические вопросы). М., Наука, 1985, 286 с.
5. Алексеев В.П., Дебец Г.Ф. Краниометрия. Методика антропологических исследований. М., Наука, 1964.
6. Алексеев В.П. Очерки экологии человека. М., Наука, 1993, 192 с.
7. Алексеева Т.И. Географическая среда и биология человека. М., Мысль, 1977, 302 с.
8. Алексеева Т.И. Адаптация человека в различных экологических нишах земли (биологические аспекты). М., МНЭПУ, 1998.
9. Археология СССР. Палеолит СССР. М., Наука, 1984, 384 с.
10. Бадер О.Н., Никитюк Б.А., Харитонов В.М. Посткраниальный скелет детей позднепалеолитического человека из погребений на Сунгирской стоянке (предварительное сообщение) // Вопросы антропологии, 1979, вып.60.
11. Бонч-Осмоловский Г.А. Скелет стопы и голени ископаемого человека из грота Киик-Коба // Палеолит Крыма, М.-Л., изд-во АН СССР, 1954, вып.III, 398 с.
12. Булыгина Е.Ю., Хрисанфова Е.Н. Сравнительный анализ скелета гоминида из Брокен-Хилл (Замбия) в свете концепции Афро-Европейской прародины сапиенса // Вопросы антропологии, 2000, вып.90, стр.171-188.
13. Бунак В.В. Краткий обзор таксономических и филетических схем гоминид // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т.92, М., Наука, 1966а, с.273-284.

14. Бунак В.В. Речь и интеллект, стадии их развития в антропогенезе // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т.92, М., Наука, 1966, с.497-555.
15. Бунак В.В. Род *Ното*, его возникновение и последующая эволюция. М., Наука, 1980.
16. Васильев С.В. Дифференциация плейстоценовых гоминид. М., УРАО, 1999, 152 с.
17. Вишняцкий Л.Б. Новое объяснение натурализма пещерной живописи // Природа, 1999, №5.
18. Воробьева Е.А., Губарь А.В., Сафьянникова Е.Б. Анатомия и физиология. М., Медицина, 1981, 415 с.
19. Габуния Л., Векуа А., Лордкипанидзе Д. Новые находки костных остатков ископаемого человека в Дманиси (Восточная Грузия) // Археология, этнография и антропология Евразии, 2001, №2(6). с.128-139.
20. Габуния Л.К., Векуа А.К., де Люмлей М.-А., Лордкипанидзе Д.О. Новый вид *Ното*, представленный находкой из низов плейстоценового горизонта Дманиси (Грузия) // Археология, этнография и антропология Евразии, 2002, №4(12), с.145-153.
21. Гремяцкий М.А. Анатомия человека (для биологов). М., 1950.
22. Гремяцкий М.А. Принципы систематики ископаемых гоминид // Доклады на VII Международном Конгрессе антропологических и этнографических наук. М., Наука, 1964.
23. Данилова Е.И. Кисть и стопа гоминид и близких им форм // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т.92, М., Наука, 1966, с.424-456.
24. Данилова Е.И. Эволюция руки. Киев, Вища школа, 1979, 369 с.
25. Данилова Е.И. Элементы гоминизации и дегоминизации в конечностях ископаемых и современных высших приматов // Биологическая эволюция и человек. М., МГУ, 1989, с.104-124.

26. Дебец Г.Ф. О систематике и номенклатуре ископаемых форм человека // Краткие сообщения Ин-та истории материальной культуры АН СССР, вып. XXIII, 1948а, с.13-41.
27. Дебец Г.Ф. Палеоантропология СССР // Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т.IV, М., Наука, 1948б.
28. Дерябин В.Е. Многомерные биометрические методы для антропологов. М., рук. деп. в ВИНТИ, 2001, 312 с.
29. Длусский Г.М. Некоторые соображения о начальных этапах антропогенеза // Вопросы Антропологии, 1980, вып. 66, стр. 85-90.
30. Дополнения к стратиграфическому кодексу России. СПб, ВСЕГЕИ, 2000.
31. Дробышевский С.В. Создание пространственной модели черепа // Гуманитарный вектор. Вестник Забайкальского отделения Академии гуманитарных наук. Чита, Забайкальский государственный педагогический университет им. Н.Г. Чернышевского, 2000а, с. 93-97.
32. Дробышевский С.В. Эволюция краниометрических признаков гоминид (канонический анализ). Москва-Чита, ЗИП Сиб. УПК, 2000б, 141 с.
33. Дробышевский С.В. Предшественники. Предки? Москва-Чита, изд-во Читинского государственного технического института, 2002, 174 с.
34. Зубов А.А. О систематике австралопитековых // Вопросы антропологии, 1964, вып.17, с.99-105.
35. Зубов А.А. Систематические критерии рода *Номо* и его эволюция // Вопросы антропологии, 1972, вып.41, с.148-150.
36. Зубов А.А. Систематические критерии рода *Номо* и его эволюция // Вопросы антропологии, 1973, вып.43, с.92-106.
37. Зубов А.А. Эволюция рода *Номо* от архантропа до современного человека // Итоги науки и техники, серия Антропология, Т.2, Становление и эволюция человека, М., ВИНТИ, 1987, с.93-143.
38. Зубов А.А. Динамика процесса сапиентации на территории Евразии // Вестник антропологии, 1997, вып. 3, с.7-17.

39. Иванова И.К. Геологический возраст ископаемого человека. М., Наука, 1965, 195 с.
40. Колосов Ю.Г., Харитонов В.М., Якимов В.П. Открытие скелетных остатков палеоантропа на стоянке Заскальная VI в Крыму // Вопросы антропологии, 1974, вып. 46, с.79-88.
41. Кочеткова В.И. Сравнительная характеристика эндокранов гоминид в палеоневрологическом аспекте // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т. 92, М., Наука, 1966, с.457-496.
42. Кочеткова В.И. Палеоневрология. М., МГУ, 1973, 244 с.
43. Кравченко Г.С. К вопросу об эволюционных преобразованиях нижнечелюстной дольки и ее интеркортикальных систем связей // Вопросы антропологии, 1989, вып.83, с.76-89.
44. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т.1. М., Мир, 1992, 280 с.
45. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т.3. М., Мир, 1993, 310 с.
46. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., Мир, 1974.
47. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., Мир, 1971.
48. Медникова М.Б. Древние скотоводы Южной Сибири: палеоэкологическая реконструкция по данным антропологии. М., Российский Гуманитарный Научный Фонд, 1995, 216 с.
49. Нестурх М.Ф. Антропогенез // Бунак В.В., Нестурх М.Ф., Рогинский Я.Я. Антропология. Краткий курс. М., Учпедгиз, 1941, с.13-131.
50. Никитюк Б.А. Нижняя челюсть // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т. 92, М., Наука, 1966, с.340-359.
51. Палеолит СССР. Ред.: Б.А. Рыбаков. М., Наука, 1984, 383 с.
52. Рогинский Я.Я. Проблемы антропогенеза. М., Высшая школа, 1977, 263 с.

53. Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М., Высшая школа, 1963, 488 с.
54. Савельев С.В., Негашева М.А. Практикум по анатомии мозга человека. М., Веди, 2001, 191 с.
55. Семенов Ю.И. На заре человеческой истории. М., Мысль, 1989, 320 с.
56. Урысон М.И. Питекантропы, синантропы и близкие им формы гоминид // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т. 92, М., Наука, 1966, с.90-120.
57. Фоули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. М., Мир, 1990.
58. Харитонов В.М. О сравнительно-систематическом изучении ископаемых гоминид // Вопросы антропологии, 1973а, вып.39, с.95-100.
59. Харитонов В.М. Сравнение масштабов различия между черепами ископаемых гоминид и современных млекопитающих // Вопросы антропологии. 1973б, вып. 44, с. 142-148.
60. Харитонов В.М. Сравнение масштабов отличия между черепами ископаемых гоминид и современных млекопитающих. Автореф. канд. дисс. М., 1974.
61. Харитонов В.М. Введение в теорию антропогенеза и археологию палеолита. М., МГУ, 1998, 149 с.
62. Харитонов В.М., Романова Г.П. Антропологический анализ костей скелета ископаемого гоминида из мустьерского слоя Мезмайской пещеры (Северный Кавказ) // Вопросы антропологии, 1999, вып.90, с.158-170.
63. Хрисанфова Е.Н. Внутригрупповая и межгрупповая изменчивость основных размеров черепа узконосых обезьян и людей // Вестник МГУ, 1965, №2.
64. Хрисанфова Е.Н. Скелет туловища и конечностей (длинные кости) // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т. 92, М., Наука, 1966, с.383-423.

65. Хрисанфова Е.Н. Эволюционная морфология скелета человека. М., МГУ, 1978, 216 с.
66. Хрисанфова Е.Н. Древнейшие этапы гоминизации // Итоги науки и техники, серия Антропология, Т.2, Становление и эволюция человека, М., ВИНТИ, 1987, с.5-92.
67. Хрисанфова Е.Н. Неандертальская проблема: новые аспекты и интерпретации // Вестник антропологии, 1997, вып. 3, с.18-34.
68. Хрисанфова Е.Н. Посткраниальный скелет взрослого мужчины Сунгирь I // *Homo sungirensis*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М., Научный Мир, 2000, с.193-217.
69. Хрисанфова Е.Н., Момот И.А. Новая находка остатков ископаемого человека из бассейна Днепра (р. Самара) // Вопросы антропологии, 1987, вып.78, с.14-20.
70. Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В. Антропология. М., МГУ, 1999, 400 с.
71. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М., Наука, 1966.
72. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М., Высшая школа, 1998.
73. Якимов В.П. Австралопитековые (*Australopithecinae*) // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. Тр. ин-та этнографии АН СССР, нов. сер., т. 92, М., Наука, 1966, с.43-89.
74. *Homo sungirensis*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М., "Научный мир", 2000.
75. Abbate E., Albianelli A., Azzaroli A., Benvenuti M., Tesfamariam B., Bruni P. et al. A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) depression of Eritrea // *Nature*, 1998, V.393, pp.458-460.
76. Abitbol M.M. Reconstruction of the STS 14 (*Australopithecus africanus*) pelvis // *American Journal of Physical Anthropology*, 1995, V.96, №2, pp.143-158.

77. Agusti J., Kohler M., Moya-Sola S., Cabrera L., Garces M. et Pares J.M. Can Llobateres: the pattern and timing of the Vallesian hominoid radiation reconsidered // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, №2, pp.143-155.
78. Aiello L.C., Wood B., Key C., Lewis M. Morphological and taxonomic affinities of the Olduvai ulna (OH 36) // *American Journal of Physical Anthropology*, 1999, V.109, №1.
79. Alemseged Z., Coppens Y. et Geraads D. Hominid cranium from Omo: Description and taxonomy of Omo-323-1976-896 // *American Journal of Physical Anthropology*, 2002, V.117, №2, pp.103-112.
80. Alexeev V.P. Horizontal profile and the development of nasal region by mesolithic and early neolithic population of Danube Valley (burial grounds in Vlasac and Lepenski Vir) // *Glasnik antropoloskog drustva Jugoslavije*, 1981, sv.18, str.19-31.
81. Alpers N., Barzilai O., Dag D., Hartman G. et Matskevich Z. The age and context of the Tabun I skeleton: a reply to Schwarcz et al. // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №6, pp.849-853.
82. Ambrose S.H. Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.34, №6, pp.623-651.
83. An Z., Gao W., Zhu Y., Kan X., Wang J., Sun J. and Wei M. Magnetostratigraphic dates of Lantian *Homo erectus* // *Acta Anthropologica Sinica*, 1990, V.9, pp.1-7.
84. Arambourg C. et Coppens Y. Sur la decouverte dans le Pleistocene inferieur de la valle de l'Omo (Ethiopie) d'une mandibule d'Australopithecien // *Comptes Rendus des seances de l'Academie des Sciences*, 1968, V.265, pp.589-590.
85. Arsuaga J.L., Martinez I., Gracia A. and Lorenzo C. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.33, №2/3, pp.219-281.

86. Arsuaga J.L., Martinez I., Lorenzo C. and Gracia A. The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain) // *Journal of Human Evolution*, 1999, V.37, №3/4, pp.431-457.
87. Ascenzi A., Biddittu I., Cassoli P.F., Segre A.G. et Segre-Naldini E. A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, pp.409-423.
88. Ascenzi A., Mallegni F., Manzi G., Segre A.G. et Segre-Naldini E. A reappraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus*, after the new reconstruction // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.39, №4, pp.443-450.
89. Asfaw B., White T.D., Lovejoy O., Latimer B., Simpson S., Suwa G. *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia // *Science*, 1999, V.284, pp.629-635.
90. Asfaw B.W., Gilbert H., Beyene Y., Hart W.K., Renne P.R., Woldegabriel G., Vrba E.S. et White T.D. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia // *Nature*, 2002, V.416, pp.317-320.
91. Baba H., Aziz F. et Watanabe N. Morphology of the fossil hominid tibia from Sambungmacan, Java // *Bull.Natn.Sci.Mus.*, Tokyo, 1990, Ser D, 16, December 22, pp.9-18.
92. Backwell L. et d'Errico F. A new functional interpretation of the Swartkrans early hominid bone tools // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №2, pp.A4-A5.
93. Backwell L.R. et d'Errico F. Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids // *Proceeding of the National Academy of Science USA*, 2001, V.98, Issue 4, pp.1358-1363.
94. Bacon A.M. et Long V.Th. The first discovery of a complete skeleton of a fossil orang-utan in a cave of the Hoa Binh Province, Vietnam // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №3, pp.227-241.
95. Bada J.L., Schroeder R., Protsch R. et Berger R. Concordance of collagen-based radiocarbon and aspartic acid racemization ages // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1974, V.71, pp.914-917.

96. Bar Yosef O. et Vandermeersch B. Le squelette mousterien de Kebara 2. Paris, Centre National de la Recherche Scientifique, 1991.
97. Barham L.S., Pinto Llona A.C., Stringer C.B. Bone tools from Broken Hill (Kabwe) cave, Zambia, and their evolutionary significance // *Before Farming*, 2002, 2(3), pp.1-16.
98. Bartsiokas A. et Day M.H. Lead poisoning and dental caries in the Broken Hill hominid. *Journal of Human Evolution*, 1993, V.2, pp.243-249
99. Bartstra G-J, Soegondho S. and van der Wijk A. Ngandong man: age and artifacts // *Journal of Human Evolution*, 1988, V.17, pp.325-337.
100. Begun D.R. et Gulec E. Restoration of the type and palate of *Ankarapithecus meteai*: taxonomic and phylogenetic implications // *American Journal of Physical Anthropology*, 1998, V.105, №3, pp.279-314.
101. Berger L.R. et Tobias Ph.V. A chimpanzee-like tibia from Srekrfontein, South Africa and its implications for the interpretation of bipedalism in of *Australopithecus africanus* // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.30, №4, pp.343-348.
102. Berillon G. Functional pattern of the *Australopithecus afarensis* hallux: architectural perspectives // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.40, №3, p.A2.
103. Bilsborough A. Chronology, variability and evolution in *Homo erectus* // *Variability and Evolution*, 2000, V.8, pp.5-30.
104. Blackwell B.A.B., Spalding C.N., Blickstein J.I.B., Latham A.G., Quinney P., Skinner A.R., Kuykendall K.L. et Reed K.E. ESR dating the hominid-bearing breccias at the Makapansgat Limeworks Cave, South Africa // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.40, №3, pp.A3-A4.
105. Blumenshine R.J., Peters Ch.R., Masao F.T., Clarke R.J., Deino A.L., Hay R.L., Swisher C.C., Stanistreet I.G., Ashley G.M., McHenry L.J., Sikes N.E., van der Merwe N.J., Tactikos J.C., Cushing A.E., Deocampo D.M., Njau J.K., Ebert J.I. Late Pliocene *Homo* and Hominid Land Use from Western Olduvai Gorge, Tanzania // *Science*, 2003, February 21, V.299, №5610, pp.1217-1221.
106. Borya C., Garcia-Pacheco M., Olivares E.G., Scheuenstuhl G. et Lowenstein J.M. Immunospecificity of albumin detected in 1,6 million-year-old fossils from

- Venta Micena in Orce, Granada, Spain // American Journal of Physical Anthropology, 1997, V.103, №4, pp.433-442.
107. Bowler J.M. et Magee J.W. Redating Australia's oldest human remains: A sceptic's view // Journal of Human Evolution, 2000, V.38, pp.719-726.
 108. Brace C.L., Seguchi N., Quintyn C. A Neanderthal Skeleton in a *sapiens* Closet // American Journal of Physical Anthropology, supplement 38, Annual Meeting Issue, 2002, p.47.
 109. Brauer G. The "Afro-European *sapiens* hypothesis", and hominid evolution in east Asia during the Middle and Upper Pleistocene // Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 1984, V.69, pp.145-165.
 110. Brauer G. et Singer R. The Klasies zygomatic bone: archaic or modern? // Journal of Human Evolution, 1996a, V.30, №2, pp.159-166.
 111. Brauer G. et Singer R. Not outside the modern range // Journal of Human Evolution, 1996b, V.30, №2, pp.173-174.
 112. Breitingen E. Das Schadelfragment von Swanscombe und das "Praesapienproblem" // Mitt. Anthropol.Ges.Wien, 1955, Bd.LXXXIV-LXXXV.
 113. Breitingen E. Zur phyletischen Evolution von *Homo sapiens* // Anthropol.Anz., 1957, 21, №1.
 114. Breitingen E. Zur fruhesten Phase der Hominiden-Evolution // Beitrage Osterreichs zur Erforschung der Vergangenheit und Kulturgeschichte der Menschheit. Sympos.1958. Wien, 1959.
 115. Breitingen E. Zur gegenwartigen Kenntnis der altesten Hominiden // Anzeiger philos.-hist. Kl.Osterr.Akad.Wiss., 1962, №22.
 116. Broadfield D.C., Holloway R.L., Mowbray K., Silvers A., Yuan M.S., Marquez S. Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): A new *Homo erectus* from Indonesia // Anatomical Record, 2001, V.262, pp.369-379.
 117. Broom R. A restoration of the Kromdraai skull // Annals of the Transvaal Museum, 1939, V.19, pp.327-329.

118. Broom R. et Robinson J.T. Man contemporaneous with the Swartkrans ape-man // American Journal of Physical Anthropology, 1950a, V.8, №2, pp.151-155.
119. Broom R. et Robinson J.T. Notes on the pelvis of the fossil ape-man // American Journal of Physical Anthropology, 1950b, V.8, №4, pp.489-494.
120. Brown P. Australian Palaeoanthropology // History of Physical Anthropology: An Encyclopedia, 2 volumes. New York, 1997, pp.138-145.
121. Brown F., Harris J., Leakey R. et Walker A. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya // Nature, 1985, V.316, №6031, pp.788-792.
122. Brunet M. Reply // Nature, 2002, V.419, p.582.
123. Brunet M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz E., Moutaye A.H.E., Pilbeam D. The first australopithecine 2,500 kilometers west of the Rift-Valley (Chad) // Nature, 1995, V.378, №6554, pp.273-275.
124. Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H.T., Likies A., Aounta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J.-R., de Bonis L., Coppens Y., Dejax J., Denys Ch., Düringer Ph., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann Th., Lihoreau F., Louchart A., Mahamat A., Merceron G., Mouchelin G., Otero O., Campomanes P.P., de Leon M.P., Rage J.-C., Sapanet M., Schuster M., Sudre J., Tassy P., Valentin X., Vignaud P., Viriot L., Zazzo A. et Zollikofer Ch. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa // Nature, 2002, V.418, pp.145-151.
125. Campbell B. The systematics of man // Nature, 1962, V.194, pp.225-232.
126. Campbell B. Quantitative taxonomy and human evolution. Classification and human evolution. New York, 1963.
127. Campbell B. The nomenclature of the Hominidae including a definitive list of hominid taxa // R. Anthropol. Inst., 1965, Occ. Paper 22.
128. Carretero J.M., Arsuaga J.L. et Lorenzo C. Clavicles, scapulae and humeri from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain) // Journal of Human Evolution, 1997, V.33, №2/3, pp.357-408.

129. Carretero J.M., Loenzo C., Arsuaga J.L. Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor* // Journal of Human Evolution, 1999, V.37, №3/4, pp.459-499.
130. Carroll S.B. Genetics and the making of *Homo sapiens* // Nature, 2003, V.422, pp.849-857.
131. Chen T., Yuang Q., Hu Y. et Li T. ESR dating on the stratigraphy of Yunxian *Homo erectus*, Hubei, China // Acta Anthropologica Sinica, 1996, V.15, pp.114-118.
132. Churchill S.E. et Smith F.H. A modern human humerus from the Early Aurignacian of Vogelherdhohle (Stetten, Germany) // American Journal of Physical Anthropology, 2000, V.112, №2, pp.251-273.
133. Churchill S.E., Pearson O.M., Grine F.E., Trinkaus E. et Holliday T.W. Morphological affinities of the proximal ulna from Klasies River main site: archaic or modern? // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №3, pp.213-237.
134. Clark J.D., Oakley K.P., Wells L.H. et McClelland J.A. New studies on Rhodesian Man. Journal of the Royal Anthropological Institute, 1947, V.77, pp.7-32.
135. Clark R.J., Howell F.C., Brain C.K. More evidence of an advanced hominid at Swartkrans // Nature, 1970, V.225, pp.1219-1222.
136. Clarke R.J. A new *Australopithecus* cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of *Paranthropus* // Ed.: F.E. Grine. Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines. New York, Adline de Gruyter, 1988, pp.285-292.
137. Clarke R.J. A corrected reconstruction and interpretation of the *Homo erectus* calvaria from Ceprano, Italy // Journal of Human Evolution, 2000, V.39, №4, pp.433-442.
138. Clarke R.J. et Howell F.C. Affinities of the Swartkrans SK847 hominid cranium // American Journal of Physical Anthropology, 1972, V.37, №3, pp.319-335.
139. Clarke R.J. et Tobias P.V. Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid // Science, 1995, №269, pp.521-524.

140. Collard M. et Wood B. Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analyses of extant hominoids and papionins // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №3, pp.167-194.
141. Collard M. et Wood B. How reliable are human phylogenetic hypotheses? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, V.97, Issue 9, April 25, pp.5003-5006.
142. Conroy G.C., Weber G.W., Seidler H., Recheis W., Nedden D.Z. et Martiam J.H. Endocranial capacity of the Bodo cranium determined from three-dimensional computed tomography // *American Journal of Physical Anthropology*, 2000, V.113, №1, pp.111-118.
143. Corruccini R.S. et McHenry H.W. Knuckle-walking hominid ancestors // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.40, №6, pp.507-511.
144. Cronin J.E., Boaz N.T., Stringer C.B., Rak Y. Tempo and mode in hominid evolution // *Nature*, 1981, V.292, №5819, pp.113-122.
145. Czarnetzki A., Gaudzinski S. et Push C.M. Hominid skull fragments from Late Pleistocene layers in Leine Valley (Sarstedt, District of Hildesheim, Germany) // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №2, pp.133-140.
146. Dart R. *Australopithecus africanus*. The man-ape of South Africa // *Nature*, 1925, V.115, pp.195-199.
147. Dart R.A. The first pelvic bones of *Australopithecus prometheus* // *American Journal of Physical Anthropology*, 1949a, V.7, pp.255-257.
148. Dart R.A. Innominate fragments of *Australopithecus prometheus* // *American Journal of Physical Anthropology*, 1949b, V.7, pp.301-333.
149. Day M.H. Postcranial remains of *Homo erectus* from Bed IV, Olduvai Gorge, Tanzania // *Nature*, 1971, V.232, pp.383-387.
150. Day M.H. et Napier J.R. Hominid fossils from Bed I Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones // *Nature*, 1964, V.201, №4923.
151. Day M.H. et Napier J.R. A hominid toe bone from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. // *Nature*, 1966, V.211, №5052.
152. Day M.H. et Wood B.A. Functional affinities of the Olduvai Hominid 8 talus // *Man*, 1968, V.3, pp.440-445.

153. Dean D., Hublin J.-J., Holloway R. et Ziegler R. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.34, №5, pp.485-508.
154. Deino A.L., Tauxe L., Monaghan M. et Hill A. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology and paleomagnetic stratigraphy of the Lukeino and lower Chemeron Formations at Tabarin and Kapcheberek, Tugen Hills, Kenya // *Journal of Human Evolution*, 2002, V.42, pp.117–140.
155. Delson E., Harvati K., Reddy D., Marcus L.F., Mowbray K., Sawyer G.J., Teuku J., Marquez S. Sambungmacan 3 *Homo erectus* calvaria: A comparative morphometric and morphological analysis // *Anatomical Record*, 2001, V.262, pp.380-397.
156. Dobzhansky Th., Ayala E.J., Stebbins G.L., Valentine J.W. *Evolution*. New York, W.H. Freeman, 1977.
157. Dominguez-Rodrigo M., Lopez-Saez J.A., Vincens A., Alcala L., Luque L. et Serrallonga J. Fossil pollen from the Upper Humbu Formation of Peninj (Tanzania): hominid adaptation to a dry open Plio-Pleistocene savanna environment // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.38, pp.151-157.
158. Drozdova E. Zhodnoceni znovuobjeveneho fragmentu lidske dolni celisti c. 21 z Predmosti u Pterova // *Archeologicke rozhledy*, 2001, LIII, №3, s.452-460.
159. Duarte C., Mauricio J., Pettitt P.B., Souto P., Trinkaus E., van der Plicht H. et Zilhao J. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, V.96, Issue 13, pp.7604-7609.
160. Dubois E. *Pithecanthropus erectus*, eine Menschenaehnliche Übergangsform aus Java. Batavia, Landersdrucherei, 1894.
161. Eide G. et Jungers W.L. Shape and relative size of the sacrum of A.L. 288-1 (*Australopithecus afarensis*) // *American Journal of Physical Anthropology*, supplement 24, 1997, p.106.

162. Elton S., Bishop L.C. et Wood B. Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №1, pp.1-27.
163. Endo B. et Baba H. Morphological investigation of innominate bones from Pleistocene in Japan with special reference to the Akashi Man // *The Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 1982, V.90, supplement, pp.27-54.
164. Endo B. et Baba H. Examination of nonmetrical characters of the form of innominate bones from Pleistocene in Japan // *The Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 1985, V.93, №4, pp.461-468.
165. Europe during the last 150,000 years. Compiled by Jonathan Adams, Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN 37831, USA // <http://www.esd.ornl.gov/projects/qen/nerc.html>; <http://www.esd.ornl.gov/projects/qen/nercEUROPE.html>.
166. Falk D., Gage T.B., Dudek B. et Olson T.R. Did more than one species of hominid coexist before 3.0 Ma?: Evidence from blood and teeth // *Journal of Human Evolution*, 1995, V.29, №6, pp.591-600.
167. Falk D., Redmond J.C.Jr., Guyer J., Conroy G.C., Recheis W., Weber G.W. et Seidler H. Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №5, pp.695-717.
168. Feathers J.K. et Bush D.A. Luminescence dating of the Middle Stone Age deposits at Die Kelders // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №1, pp.91-120.
169. Ferguson W.W. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: *Hominidae*) from Plio/Pleistocene deposits west of Lake Turkana in Kenya // *Primates*, 1989, V.30, pp.223-232.
170. Fitch F.J., Miller J.A. et Mitchell J.G. Dating of the KBS Tuff and *Homo rudolfensis* // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.30, №3, pp.277-286.
171. Flaqueres C., Bahain J.-J., Yokoyama Y., Arsuaga J.L., Bermudez de Castro J.M., Carbonell E., Bischoff J.L. et Dolo J.-M. Earliest humans in Europe: The

- age of TD6, Gran Dolina, Atapuerca, Spain // *Journal of Human Evolution*, 1999, V.37, №3/4, pp.343-352.
172. Fleagle J.G. *Primate Adaptation and Evolution*. New York, Academic Press, 1988.
 173. Fleagle J.G. *Primate Adaptation and Evolution*. New York, Academic Press, 1999.
 174. Froment A. Biological evolution of populations during the Early Holocene transitions // *Biennial Books of EAA*, V.2. *Ecological Aspects of Past Human Settlements in Europe*, Budapest, 2002, pp.41-60.
 175. Gabunia L.K., Joris O., Justus A., Lordkipanidze D. Muschelisvili A., Nioradze M., Swisher C.C. III and Vekua A.K. 1999. Neue Hominidenfunde des altpaläolithischen Fundplatzes Dmanisi (Georgien, Kaukasus) im Kontext aktueller Grabungsergebnisse // *Archäologisches Korrespondenzblatt*. Jahrgang 29. Hef 4. s.451-487.
 176. Gibbons A. Becoming human: in search of the first hominids // *Science*, 2002, February 15, V.295, pp.1214-1219.
 177. Gibbons A. Great Age Suggested for South African Hominids // *Science*, 2003, V.300, №5619, p.562.
 178. Gillespie R. Burnt and unburnt carbon: dating charcoal and burnt bone from the Willandra Lakes, Australia // *Radiocarbon*, 1997, V.39, pp.225-236.
 179. Gillespie R. et Roberts R.G. On the reliability of age estimates for human remains at Lake Mungo // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №5, pp.727-732.
 180. Goodman M., Grossman L., Schmidt T.R. et Wildman D.E. *Primate Genomics: The Search for Genic Changes that Shaped being Human* // <http://www.uchicago.edu/aff/mwc-amacad/biocomplexity/MGHGEP.html>.
 181. Grine F.E. Re-analysis of the hominid radii from Cave of Hearths and Klasies River Mouth, South Africa // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.32, №6, pp.577-592.

182. Grine F.E. Middle Stone Age human fossils from Die Kelders Cave 1, Western Cape Province, South Africa // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №1, pp.129-146.
183. Grine F.E., Jungers W.L., Tobias P.V., Pearson O.M. Fossil *Homo* femur from Berg Aukas, Northern Namibia // *American Journal of Physical Anthropology*, 1995, V.97, №2, pp.151-186.
184. Grine F.E., Jungers W.L. et Schultz J. Phenetic affinities among early *Homo* crania from East and South Africa // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.30, №3, pp.189-225.
185. Grine F.E., Pearson O.M., Klein R.G. et Rightmire G.Ph. Additional human fossils from Klasies River Mouth, South Africa // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.35, №1, pp.95-107.
186. Groves C.P. *A Theory of Human and Primate Evolution*. UK, Oxford, Clarendon Press, 1989.
187. Groves C.P. Order Primates. // *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, V.2. Eds.: D.E. Wilson et D.M. Reeder Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1993, pp.243-277.
188. Groves C.P. Nomenclature of African Plio-Pleistocene hominins // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.37, №6, pp.869-872.
189. Groves C.P. The proximal ulna from Klasies River // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.34, №1, pp.119-121.
190. Groves, C. P. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
191. Groves C.P. et Mazak V. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian hominids of Africa // *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, 1975, V.20, pp.225-247.
192. Groves C.P., Shoshani J., Simons E.L. et Gunnell G.F. Primate phylogeny: morphological vs molecular results // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1996, V.5, pp.102-154.

193. Grun R. et Beaumont P. Border Cave revisited: a revised ESR chronology // Journal of Human Evolution, 2001, V.40, №4, pp.467-482.
194. Grun R. et Stringer Ch. Tabun revisited: revised ESR chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1 // Journal of Human Evolution, 2000, V.39, №6, pp.601-612.
195. Grun R., Huang P.-H., Wu X., Stringer Ch.B., Thorne A.G. and McCulloch M. ESR analysis of teeth from the palaeoanthropological site of Zhoukoudian, China // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №1, pp.83-91.
196. Grun R., Huang P.-H., Huang W., McDermott F., Thorne A., Stringer Ch.B. and Yan G. ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui Province, China // Journal of Human Evolution, 1998, V.34, №6, pp.555-564.
197. Haile-Selassie Y. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia // Nature, 2001, V.412, pp.178-181.
198. Hambrich M.W., Churchill S.E., Schmitt D. et Hylander W.L. Tool use in *Homo* and *Australopithecus* // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №4.
199. Hartwig-Schere S. Body weight prediction in early fossil hominids: Towards a taxon-"independent" approach // American Journal of Physical Anthropology, 1993, V.92, pp.17-36.
200. Hausler M. et Berger L. Stw441/465: a new fragmentary ilium of a small-bodied *Australopithecus africanus* from Sterkfontein, South Africa // Journal of Human Evolution, 2001, V.40, №4, pp.411-417.
201. Hausler M. et Schmid P. Assessing the pelvis of AL 288-1: a reply to Wood and Quinney // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №1, pp.99-102.
202. Heberer G. Uber einen neuen archanthropinen Typus aus der Oldoway-Schlucht // Zeitschrift fur Morphologie und Anthropologie, 1963, Bd.53, №1-2.
203. Heinrich R., Rose M., Leakey R. et Walker A. Hominid radius from the Middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya // American Journal of Physical Anthropology, 1993, V.92., №2, pp.139-148.

204. Heinzelin de J., Clark J.D., White T.D., Hart W., Renne P., WoldeGabriel G., Beyene Y. et Vrba E. Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri Hominids // *Science*, 1999, V.284, pp.625-629.
205. Hennig W. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press, 1966.
206. Hens S.M., Konigsberg L.W. et Jungers W.L. Estimating stature in fossil hominids: which regression model and reference sample to use? // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №6, pp.767-784.
207. Holliday T.W. Body proportions in Late Pleistocene Europe and modern human origins // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.32, №5, pp.423-447.
208. Holliday T.W. Postcranial evidence of cold adaptation in European Neanderthals // *American Journal of Physical Anthropology*, 1998, V.104, №2, pp.245-258.
209. Holliday T.W. Brachial and crural indices of European Late Upper Paleolithic and Mesolithic humans // *Journal of Human Evolution*, 1999, V.36, №5, pp.549-566.
210. Hrdlicka A. The neanderthal phase of man // *Journal of Royal Anthropological Institute*, 1927, V.LVII.
211. Hyodo M., Nakaya H., Urabe A., Saegusa H., Shunrong X., Jiyun Y. et Xuepin J. Paleomagnetic dates of hominid remains from Yuanmou, China, and other Asian sites // *Journal of Human Evolution*, 2002, V.43, №1, pp.27-41.
212. Humphrey N. // *Cambridge Archaeological J.* 1998, V.8, №2, pp.165-191.
213. Holloway R.L. Human paleontological evidence relevant to language behavior // *Human Neurobiology*, 1983, V.2, pp.105-114.
214. Holloway R.L. Evolution of the human brain // *Handbook of Human Symbolic Evolution*. Eds.: A. Lock et Peters Ch.R. Oxford, Clarendon Press, 1996, pp.74-116.
215. Johanson D., Mason F.T., Eck G.G., White T.D., Walter R.C., Kimbel W.H., Asfaw B., Manega P., Ndessokia P. et Suwa G. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania // *Nature*, 1987, V.327, pp.205-209.

216. Kalin J. Zur Systematik und Nomerklatur der Fossilen Hominiden // Bull. Schweizerischen Ges. f. Anthrop. und Ethnol., 1945, 21.
217. Kalin J. Die älteste Menschereste und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung // Historia Mundi, I, Frühe Menschenheit. Ed.: F.Valjavec. 1952.
218. Kappelman J., Plummer T., Bishop L., Duncan A. et Appleton S. Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №2/3, pp.229-256.
219. Karavanic I. et Smith F.H. The Middle/Upper Paleolithic interface and the relationship of Neanderthals and early modern humans in the Hrvatsko Zagorje, Croatia // Journal of Human Evolution, 1998, V.34, №3, pp.223-248.
220. Kennedy G.E. et Faumina N.A. KMH2 and the comparative morphology of the hyoid bone // American Journal of Physical Anthropology, supplement 32, Annual Meeting Issue, 2001, p.89.
221. Kidd R.S., O'Higgins P. et Oxnard C.E. The OH8 foot: a reappraisal of the functional morphology of the hindfoot utilizing a multivariate analysis // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №3, pp.269-291.
222. Kimbel W.H. et White T.D. A revised reconstruction of the adult skull of *Australopithecus afarensis* // Journal of Human Evolution, 1988, V.17, pp.545-550.
223. Kimbel W.H., White T.D. et Johanson D.C. Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*: a comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull // American Journal of Physical Anthropology, 1984, V.64, pp.337-388.
224. Kimbel W.H., Walter R.C., Johanson D.C., Reed K.E., Aronson J.L., Assefa Z., Marean C., Eck G.G., Bobe R., Hovers E., Rak Y., Vondra C., Yemane T., York D., Chen Y., Evensen N.M. et Smith P.E. Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №6, pp.549-561.

225. Kimbel W.H., Johanson D.C. et Rak Y. Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia // American Journal of Physical Anthropology, 1997, V.103, №2, pp.235-263.
226. Klein R.G. Geological Antiquity of Rodesian Man // Nature, 1973, V.244, pp.311-312.
227. Klein R.G. Southern Africa before the Iron Age // Eds.: R.S. Corruccini, R.L. Ciochon. Integrative Paths to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell. Englewood Cliffs, Prentice Hall, 1994, pp 471–519.
228. Kohler M., Moya-Sola S. et Alba D.M. Brief Communication: cranial reconstruction of *Dryopithecus* // American Journal of Physical Anthropology, 2001, V.115, №3, pp.284-288.
229. Kordos L. et Begun D.R. A new reconstruction of RUD 77, a partial cranium of *Dryopithecus brancoi* from Rudabanya, Hungary // American Journal of Physical Anthropology, 1997, V.103, №2.
230. Kordos L. et Begun D.R. Primates from Rudabanya: allocation of specimens to individuals, sex and age categories // Journal of Human Evolution, 2001a, V.40, №1, pp.17-39.
231. Kordos L. et Begun D.R. A new cranium of *Dryopithecus* from Rudabanya, Hungary // Journal of Human Evolution, 2001b, V.41, №6, pp.689-700.
232. Koufos G.D. The first female maxilla of the hominoid *Ouranopithecus macedoniensis* from the late Miocene of Macedonia, Greece // Journal of Human Evolution, 1995, V.29, №4, pp.385-389.
233. Kramer A. A critical analysis of claims for the existence of Southeast Asian australopithecines // Journal of Human Evolution, 1994, V.26, №1, pp.3-21.
234. Kramer A., Donnelly S.M., Kidder J.H., Ousley S.D. et Olah S.M. Craniometric variation in large-bodied hominoids: testing the single-species hypothesis for *Homo habilis* // Journal of Human Evolution, 1995, V.29, №5, pp.443-462.
235. Krings M., Geisert H., Schmitz R.W., Krainitzki H. et Paabo S. DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the Neandertal type speci-

- men // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, V.96, Issue 10, May 11, pp.5581-5585.
236. Kuman K. et Clarke R.J. Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5 // Journal of Human Evolution, 2000, V.38, №6, pp.827-847.
 237. Larick R., Ciochon R.L., Zaim Y., Sudijono, Suminto, Rizal Y., Aziz F., Reagan M. et Heizler M. Early Pleistocene $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages for Bapang Formation hominins, Central Jawa, Indonesia // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2001, V.98, Issue 9, April 24, pp.4866-4871.
 238. Larson S.G. New characters for the functional interpretation of primate scapulae and proximal humeri // American Journal of Physical Anthropology, 1995, V.98, №4, pp.13-36.
 239. Larson S.G. Estimating humeral torsion on incomplete fossil anthropoid humeri // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №3, pp.239-257.
 240. Leakey L.S.B. A new fossil skull from Olduvai // Nature, 1959, V.184, pp.491-493.
 241. Leakey L.S.B. The juvenile mandible from Olduvai // Nature, 1961, V.191, pp.417-418.
 242. Leakey M.D. et Hay R.L. Pliocene footprints in the Laetolil Beds, northern Tanzania // Nature, 1979, V.278, pp.317-328.
 243. Leakey L.S.B., Tobias P.V., Napier J.R. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge // Nature, 1964, V.202, pp.7-9.
 244. Leakey M.D. Discovery of Postcranial remains of *Homo erectus* and Associated Artefacts in Bed IV at Olduvai Gorge, Tanzania // Nature, 1971, V.232, pp.380-383.
 245. Leakey M.G., Spoor F., Brown F.H., Gathogo P.N., Kiarie Ch.K., Leakey L.N. et McDougalls I. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages // Nature, 2001, V.410, №6827, pp.433-440.
 246. Lebel S., Trinkaus E., Faure M., Fernandez Ph., Guerin C., Richter D., Mercier N., Valladas H. et Wagner G.A. Comparative morphology and paleobiology of

- Middle Pleistocene human remains from the Bau de l'Aubesier, Vaucluse, France // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2001, V.98, Issue 20, September 25, pp.11097-11102.
247. Lewis M.E. Carnivoran paleoguilds of Africa: implications for hominid food procurement strategies // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №2/3, pp.257-288.
 248. Leakey R.E. Evidence for an advanced Plio-Pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya // Nature, 1973, V.242, pp.447-450.
 249. Lieberman D.E. Another face in our family tree // Nature, 2001, V.410, pp.419-420.
 250. Lieberman D.E., Pilbeam D.R. et Wood B.A. Homoplasy and early *Homo*: An analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis* sensu stricto and *H. rudolfensis*. // Journal of Human Evolution, 1996, №2, V.30, pp.97-120.
 251. Lockwood Ch.A., Richmond B.G., Jungers W.L. et Kimbel W.H. Randomization procedures and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №6, pp.537-548.
 252. Lockwood Ch.A., Lynch J.M. et Kimbel W.H. Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics // J. Anat., 2002, V.201, pp.447-464.
 253. Lowejoy C.O., Meindl R.S., Ohman J.C., Heiple K.G. et White T.D. The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record // American Journal of Physical Anthropology, 2002, V.119, pp.97-133.
 254. Lowenstein J.M. // Pontif.acad.sci.scr.var., 1983, V.50, pp.151-162.
 255. Macchiarelli R., Bondioli L., Galichon V. et Tobias P.V. Hip bone trabecular architecture shows uniquely distinctive locomotor behaviour in South African australopithecines // Journal of Human Evolution, 1999, V.36, №2, pp.211-232.
 256. Macchiarelli R., Bondioli L., Coppa A., Libsekal Y., Rook L. et Abbate E. The one-million-year-old human remains from the Danakil (Afar) Depression of

- Eritrea // American Journal of Physical Anthropology, supplement 38, Annual Meeting Issue, 2002, p.104.
257. Mariani-Costantini R., Ottini L., Caramiello S., Palmirotta R., Mallegni F., Rossi A., Frati L. et Capasso L. Taphonomy of the fossil hominid bones from the Acheulean site of Castel di Guido near Rome, Italy // Journal of Human Evolution, 2001, V.41, №3, pp.211-225.
 258. Marzke M.W., Toth N., Schick K., Reece S., Steinberg B., Hunt K., Linscheid R.L. et An K.-N. Hard hammer percussion manufacture of tools and early hominid hand morphology // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №4, pp.A11-A12.
 259. Mayr E. Taxonomic categories in fossil hominids // Cold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biol. (Origin and Evolution of Man) V.15, 1950.
 260. McBrearty S. et Brooks A.S. The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior // Journal of Human Evolution, 2000, V.39, №5, pp.453-563.
 261. McBrearty S., Brown B., Deino A., Kingston J. et Ward S. Anatomy, context, age and affinities of hominids from the Kapthurin Formation, Baringo, Kenya // Journal of Human Evolution, 1999, V.36, №3, p.A12.
 262. McBrearty S., Deino A. et Tryon Ch. Chronology of Middle Pleistocene events in the Kapthurin Formation, Baringo, Kenya // Journal of Human Evolution, 2001, V.40, №3, p.A14.
 263. McCown T.D. et Keith A. The Stone age of Mount Carmel. V.II: The fossil remains from the levalloise-mousterian. Oxford, 1939.
 264. McDermott F., Stringer C., Grun R., Williams C.T., Din V.K. and Hawkesworths C.J. New Late-Pleistocene uranium-thorium and ESR dates for the Singa hominid (Sudan) // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №6, pp.507-516.
 265. McHenry H.M. Multivariate analysis of early hominid humeri // The measures of Man. Methodologies in biological anthropology. Ed.: Giles E. et Friedlaender J.S. Peabody Museum Press, 1976, pp.338-371.

266. McHenry H.M. Size variation in the postcranium *Australopithecus afarensis* and extant species of *Hominoidea* // Human Evolution, 1986, V.1, p.149-155.
267. McHenry H.M. Behavioral ecological implications of early hominid body size // Journal of Human Evolution, 1994, V.27, pp.77-87.
268. McHenry H.M. et Berger L.R. Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo* // Journal of Human Evolution, 1998, V.35, №1, pp.1-22.
269. McHenry H.M. et Coffing K. *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in Body and Mind // Annu. Rev. Anthropol., 2000, V.29, pp.125-146.
270. McKee J.K., Thackeray J.F. et Berger L.R. Faunal assemblage serration of southern african Pliocene and Pleistocene fossil deposits // American Journal of Physical Anthropology, 1995, V.96, №3, pp.235-250.
271. Mercader J., Garralda M.D., Pearson O.M. et Bailey R.C. Eight hundred-year-old human remains from the Ituri tropical forest, Democratic Republic of Congo: the Rock Shelter site of Matangai Turu Northwest // American Journal of Physical Anthropology, 2001, V.115, №1, pp.24-37.
272. Mercier N., Valladas H., Joron J.-L., Reyss J.-L., Leveque F. et Vandermeersch B. Thermoluminescence dating of the late Neanderthal remains from Saint-Cesaire // Nature, 1991, V.351, pp.737-739.
273. Miller J.M.A. Craniofacial variation in *Homo habilis*: an analysis of the evidence for multiple species // American Journal of Physical Anthropology, 2000, V.112, №1, pp.103-128.
274. Miller J.M.A., Albrecht G.H., Gelvin B.R. Craniofacial Variation in *Homo habilis* compared to modern chimpanzees // American Journal of Physical Anthropology, supplement 38, Annual Meeting Issue, 2002, p.113.
275. Montandon G. Les dents de paranthropiens // Revue scientifique. Paris, 1939, №12.
276. Moya Sola S. et Kohler M. New partial cranium of *Dryopithecus* Lartet, 1863 (Hominoidea, Primates) from the upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain // Journal of Human Evolution, 1995, V.29, №2.

277. Napier J.R. Fossil hand bones from Olduvai Gorge // *Nature*, 1962, V.196, №4853, pp.409-411.
278. Oakley K.P., Campbell B.G. Newly Described Olduvai Hominid // *Nature*, 1964, V.202, p.732.
279. Ohman J.C., Krochta T.J., Lovejoy C.O., Mensforth R.P., Latimer B. Cortical bone distribution in the femoral neck of Hominoids: implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis* // *American Journal of Physical Anthropology*, 1998, V.104, №1, pp.117-132.
280. Olson T.R. Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids // *Aspects of Human Evolution Symposium 1980. L.*, 1981.
281. Oppenoorth W. Ein neuer diluvialer Urmensch von Java // *Natur und Museum*, 1932, Bd.62.
282. Oxnard Ch.E. A note on the fragmentary Sterkfontein scapula // *American Journal of Physical Anthropology*, 1968, V.28, №2.
283. Oxnard Ch.E. Some African fossil foot bones // *American Journal of Physical Anthropology*, 1972, V.37, №1.
284. Oxnard Ch.E. et Lisowski F.P. Functional articulation of some hominoid foot bones: implications for the Olduvai (Hominid 8) foot // *American Journal of Physical Anthropology*, 1980, V.52, №1, pp.107-117.
285. Partridge T.C., Granger D.E., Caffee M.W. et Clarke R.J. Lower Pliocene Hominid Remains from Sterkfontein // *Science*, 2003, V.300, №5619, pp.607-612.
286. Paunovic M., Krings M., Capelli C., Tshirtscher F., Geisert H., Meyer S., von Hausler A., Grossschmidt K., Possnert G et Paabo S. The Vindija hominids: a view of Neandertal genetic diversity // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.40, p.A16.
287. Peters Ch.R. et Blumenshine R.J. Landscape perspectives on possible land use patterns for Early Pleistocene hominids in the Olduvai Basin, Tanzania // *Journal of Human Evolution*, 1995, V.29, №4, pp.321-362.

288. Pfeiffer S. et Zehr M.K. A morphological and histological study of the human humerus from Border Cave // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, №1, pp.49-59.
289. Pinhasi R. et Semal P. The position of the Nazlet Khater specimen among pre-historic and modern African and Levantine populations // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.39, №3, pp.269-288.
290. Potts R. Environmental hypotheses of hominin evolution // *American Journal of Physical Anthropology*, supplement 27, yearbook series, *Yearbook of Physical Anthropology*, 1998, V.41, pp.93-136.
291. Poulianos N.A. *La Grotta e l'Uomo di Petralona*. International Institute for the study of man, 1995, 127 p.
292. Puech P.-F. *Australopithecus afarensis* Garusi 1, diversite et specialisation des premiers Hominides d'apres les caracteres maxillo-dentaires // *C.R.A.S.*, 1986, V.303, pp.1819-1823.
293. Puech P.-F., Cianfarani F. et Roth H. Reconstruction of the maxillary dental arcade of Garusi Hominid 1 // *Journal of Human Evolution*, 1986, V.15, pp.325-332.
294. Rafferty K.L., Walker A., Ruff Ch.B., Rose M.D. et Andrews P.J. Postcranial estimates of body weight in *Proconsul*, with a note on a distal tibia of *P. major* from Napak, Uganda // *American Journal of Physical Anthropology*, 1995, V.97, №4, pp.391-402.
295. Rak Y. *The Australopithecine face*. New York, Academic Press, 1983, 165 p.
296. Rak Y. et Kimbel W.H. On the squamosal suture of KNM-WT 17000 // *American Journal of Physical Anthropology*, 1991, V.85, №1, pp.1-6.
297. Reed K.E. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.32, №2/3, pp.289-322.
298. Relethford J.H. Ancient DNA and the origin of modern humans // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, V.98, Issue 2, January 16, 390-391.

299. Remane A. Die Zahne des *Meganthropus africanus* // Z. Morphol. und Anthropol., 1951, №42, pp.73-103.
300. Remane A. Structure and relationship of *Meganthropus africanus* // American Journal of Physical Anthropology, 1954, n.s., V.12, №1.
301. Richmond B.G. et Strait D.S. Knuckle-walking hominid ancestors: a reply to Corruccini & McHenry // Journal of Human Evolution, 2001, V.40, №6, pp.513-520.
302. Richmond B.G., Begun D.R. et Strait D.S. Origin of human bipedalism: the knuckle-walking hypothesis revisited // American Journal of Physical Anthropology, supplement 33, yearbook series, Yearbook of Physical Anthropology, 1998, V.44, pp.70-105.
303. Rightmire G.Ph. Variation among early *Homo* crania from Olduvai Gorge and the Koobi Fora region // American Journal of Physical Anthropology, 1993, V.90, №1, pp.1-33.
304. Rightmire G.Ph. The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene // Journal of Human Evolution, 1996, V.31, №1, pp.21-39.
305. Rightmire G.Ph. Evidence from facial morphology for similarity of Asian and African representatives of *Homo erectus* // American Journal of Physical Anthropology, 1998a, V.106, №1, pp.61-86.
306. Rightmire G.Ph. Human Evolution in the Middle Pleistocene: The Role of *Homo heidelbergensis* // Evolutionary Anthropology, 1998b, V.6, pp.218-227.
307. Robinson J.T. *Meganthropus*, Australopithecines and Hominids // American Journal of Physical Anthropology, 1953a, n.s., V.11, №1, pp.1-38.
308. Robinson J.T. *Thelanthropus* and its phylogenetic significance // American Journal of Physical Anthropology, 1953b, Dec., V.11, №4, pp.445-501.
309. Robinson J.T. The genera and species of the Australopithecinae // AJPA, new ser., 1954, V.12, №2.

310. Robinson J.T. Further remarks on the relationship between "*Meganthropus*" and Australopithecines // American Journal of Physical Anthropology, 1955, n.s., V.13, №3, pp.429-446.
311. Robinson J.T. The Australopithecinae and their bearing on the origin of man and of stone tool-marking // South African J. Science, 1961, V.7.
312. Robinson J.T. *Homo "habilis"* and the Australopithecines // Nature, 1965, V.205, pp.121-124.
313. Robinson J.T. New finds at the Swartkrans australopithecine site (contd). Two new early hominid vertebrae from Swartkrans // Nature, 1970, V.225, №5239, pp.1217-1219.
314. Roebroeks W., Conard N.J. et Kolfschoten Th. Dense forests, cold steppes, and the Palaeolithic settlement of Northern Europe // Current Anthropology, 1992, V.33, №5, pp.551-586.
315. Rosas A. and Bermudez de Castro J.M. 1998. On the taxonomic affinities of the Dmanisi Mandible (Georgia) // American Journal of Physical Anthropology. V.107. №2. pp.145-162.
316. Ruff Ch.B., McHenry H.M. et Thackeray J.F. Cross-sectional morphology of the SK-82 and 97 proximal femora // American Journal of Physical Anthropology, 1999, V.109, №4, pp.509-521.
317. Ruff C.B. Climatic adaptation and hominid evolution: the thermoregulatory imperative // Evolutionary anthropology, 1993, V.2, pp.53-60;
318. Ruff C.B. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominid // American Journal of Physical Anthropology, supplement, Yearbook series, Yearbook of Physical Anthropology, 1994, V.37, pp.65-107.
319. Sanders W.J. Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41 // Journal of Human Evolution, 1998, V.34, №3, pp.249-302.
320. Sankhyan A.R. Fossil clavicle of a Middle Pleistocene hominid from the Central Narmada Valley, India // Journal of Human Evolution, 1997, V.32, №1, pp.3-16.

321. Seidler H., Falk D., Stringer Ch., Wilfing H., Muller G.B., zur Nedden D., Weber G.W., Reicheis W. et Arsuaga J.-L. A comparative study of stereolithographically modelled skulls of Petralona and Broken Hill: implications for future studies of middle Pleistocene hominid evolution // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.33, №6, pp.691-703.
322. Senut B. Les humains les plus anciens // *Les Origines de l'Humanite*, Dossier Hors-serie. 1999, Janvier, pp.66-69.
323. Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K. et Coppens Y. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) // *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, serie II, fascicule A – Sciences de la Terre et des planetes, 2001, V.332, №2, pp.137-144.
324. Schoetensack O. Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig, 1908.
325. Scholz M., Bachmann L., Nicholson G.J., Bachmann J., Giddings I., Ruschhoff-Thale B., Czarnetzki A., Pusch C.M. Genomic Differentiation of Neanderthals and Anatomically Modern Man Allows a Fossil–DNA-Based Classification of Morphologically Indistinguishable Hominid Bones // *Am. J. Hum. Genet.*, 2000, V.66, pp.1927-1932.
326. Schwarcz H.P. Chronometric dating of the Middle Pleistocene // Eds.: L. Barham et K. Robson-Brown. *Human roots – Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Bristol, Western Academic & Specialist Press, 2001, pp.41-54.
327. Schwartz J.H. et Tattersall I. Whose teeth? // *Nature*, 1996, V.381, №6579, pp.201-202.
328. Schwarcz H.P., Grun R., Vandermeersch B., Bar-Yosef O., Valladas H. et Tchernov E. ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel // *Journal of Human Evolution*, 1988, V.17, pp.733-737.
329. Schwarcz H.P., Simpson J.J. et Stringer Ch.B. Neanderthal skeleton from Tabun: U-series data by gamma-ray spectrometry // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.35, №6, pp.635-645.

330. Schwartz J.H. et Tattersall I. The human chin revisited: what is it and who has it? // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №2, pp.367-409.
331. Schwartz J., Tattersall I. et Eldredge N. Phylogeny and classification of the Primates revisited // *Yearbook of Physical Anthropology*, 1978, V.21, pp.95-133.
332. Sikes N.E. Early Hominid Habitat Preferences in East Africa: Paleosol Carbon Isotopic Evidence // *Journal of Human Evolution*, 1994, V.27, pp.25-45.
333. Sillen A. et Morris A. Diagenesis of bone from Border Cave: implications for the age of the Border Cave hominids // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, №6, pp.499-506.
334. Simons E. *Primate Evolution*. New York, Macmillan, 1972.
335. Singleton M. The phylogenetic affinities of *Otavipithecus namibiensis* // *Journal of Human Evolution*, 2000, V.38, №4, pp.537-573.
336. Skelton R.R. et McHenry H.M. Evolutionary relationships among early hominids // *Journal of Human Evolution*, 1992, V.23, pp.309-349.
337. Smith Sh.L. et Harrold F.B. A paradigm's Worth of difference? Understanding the impasse over modern human origins // *American Journal of Physical Anthropology*, supplement 25, yearbook series, *Yearbook of Phisycal Anthropology*, 1997, V.40, pp.113-1138.
338. Sonakia A. The scull-cap of early man and assotiated mammalian fauna from the Narmada Valley alluvium, Hoshangabad Area, Madhya Pradesh, India // *Geological Survey of India, Records*, 1984, V.113, №6, pp.159-172.
339. Stauffer R.L., Walker A., Ryder O.A., Lyons-Weiler M. et Blair Hedges S. Human and Ape Molecular Clocks and Constraints on Paleontological Hypotheses // *The Journal of Heredity*, 2001, V.92(6), pp.469–474.
340. Stern J.T., Jungers W.L. et Susman R.L. Quantifying phalangeal curvature: an empirical comparison of alternative methods // *American Journal of Physical Anthropology*, 1995, V.97, №2, pp.1-10.
341. Strait D.S. et Wood B.A. Early hominid biogeography // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, V.96, pp.9196-9200.

342. Strait D.S., Grine F.E. et Moniz M.A. A reappraisal of early hominid phylogeny // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.32, №1, pp.17-82.
343. Stringer C.B., Humpphrey L.T. et Compton T. Cladistic analysis of dental traits in recent humans using a fossil outgroup // *Journal of Human Evolution*, 1997, V.32, №4, pp.389-402.
344. Stringer Ch. A metrical study of the WLH 50 calvaria // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.34, №3, pp.327-332.
345. Stringer C.B., Grun R., Schwarcz H.P. et Goldberg P. ESR dates for the hominid burial site at es-Skhul in Israel // *Nature*, 1989, V.338, pp.756-758.
346. Susman R.L. Hand function and tool behavior in early hominids // *Journal of Human Evolution*, 1998, V.35, №1, pp.23-46.
347. Susman R.L., deRuiter D. et Brain C.K. Recently identified postcranial remains of *Paranthropus* and Early *Homo* from Swartkrans Cave, South Africa // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №6, pp.607-629.
348. Szalay F. et Delson E. *Evolutionary History of the Primates*. New York, Academic Press, 1979.
349. Tamrat E., Thouveny N., Taieb M., et Opdyke N.D. Revised magnetostratigraphy of the Plio-Pleistocene sedimentary sequence of the Olduvai Formation (Tanzania) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1995, V.114, pp.273-283.
350. Tardieu Ch. Ontogeny and phylogeny of femoro-tibial characters in humans and hominid fossils: functional influence and genetic determinism // *American Journal of Physical Anthropology*, 1999, V.110, №3 pp.365-377.
351. Tattersall I. et Sawyer G.J. The skull of "*Sinanthropus*" from Zhoukoudian, China: a new reconstruction // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, pp.311-314.
352. Tattersall I. et Schwartz J.H. Hominids and hybrids: the place of Neanderthals in human evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, V.96, pp.7117-7119.

353. Teaforde M.F. et Ungar P.S. Diet and the evolution of the earliest human ancestors // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000, V.97, Issue 25, December 5, pp.13506-13511.
354. Thoma A. Le déploiement évolutif de l'*Homo sapiens* // Musée nat.hongrois. Sect.anthropol., 1962, T.V, №1-2.
355. Thompson J.L. et Illerhaus B. A new reconstruction of the Le Moustier 1 skull and investigation of internal structures using 3-D-μCT data // Journal of Human Evolution, 1998, V.35, №6, pp.647-665.
356. Tobias Ph.V. A survey and synthesis of the African hominids of the late tertiary and early quaternary periods // Current argument on early man. Oxford – New York – Toronto – Sydney – Paris – Frankfurt, 1978.
357. Tobias P.V. et Koenigswald G.H.R. A comparison between the Olduvai hominines and those of Java and some implications for Hominid phylogeny // Nature, 1964, V.204, №4958, pp.515-518.
358. Trinkaus E. The Shanidar Neandertals. Academic Press, London et Academic, New York, 1983, 150 p.
359. Trinkaus E. et Jelinek J. Human remains from the Moravian Gravettian: the Dolni Vestonice 3 posterania // Journal of Human Evolution, 1997, V.33, №1, pp.33-82.
360. Trinkaus E. et Rhoads M.L. Neandertal knees: power lifters in the Pleistocene? // Journal of Human Evolution, 1999, V.37, №6, pp.833-859.
361. Trinkaus E., Ruff C., Churchill S. et Vandermeersch B. Locomotion and body proportions of the Saint-Cesaire 1 Chatelperronian Neandertal // Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, V.95, pp.5836-5840.
362. Trinkaus E., Ruff Ch.B et Conroy G.C. The anomalous archaic *Homo* femur from Berg Aukas, Namibia: a biomechanical assessment // American Journal of Physical Anthropology, 1999, V.110, №3 pp.379-391.
363. Valladas H., Reyss J.L., Joron J.L., Valladas G., Bar-Yosef O. et Vandermeersch B. Thermoluminescence dating of Mousterian "Proto-Cro-Magnon"

- remains from Israel and the origin of modern man // *Nature*, 1988, V.331, pp.614-616.
364. Vallois H.V. *Ordre des primates* // *Traite de Zoologie* par Pierre Grasse, 1955, T.XVII.
 365. Vekua A., Lordkipanidze D., Rightmire G.Ph., Agusti J., Ferring R., Maisuradze G., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Ponce de Leon M., Tappen M., Tvalchrelidze M. et Zollikofer Ch. A new skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia // *Science*, 2002, V.297, pp.85-89.
 366. Vignaud P., Durringer Ph., Mackaye H.T., Likies A., Blondel C., Boissarie J.-R., de Bonis L., Eisenmann V., Etienne M.-E., Geraads D., Guy F., Lehmann Th., Lihoreau F., Lopes-Martinez N., Mourer-Chauvire C., Otero O., Rage J.-C., Schuster M., Viriot L., Zazzo A. et Brunet M. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad // *Nature*, 2002, V.418, pp.152-155.
 367. Walker A.C. et Leakey R.E.F. The Hominids of East Turkana // *Scientific American*, 1978, V.239, №2, pp.44-56
 368. Walker A.C., Leakey R.E., Harris J.M. et Brown F.H. 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya // *Nature*, 1986, V.322, pp.517-522.
 369. Wang Q. et Tobias Ph.V. An old species and a new frontier: Some thoughts on the taxonomy of *Homo erectus* // *Przegląd Antropologiczny – Anthropological Review*, 2001, V.64, pp.9-20.
 370. Ward R. et Stringer C. A molecular handle on the Neanderthals // *Nature*, 1997, V.388.
 371. Ward C.V., Leakey M.C., Brown B., Brown F., Harris J. et Walker A. South Turkwel: a new Pliocene hominid site in Kenya // *Journal of Human Evolution*, 1999a, V.36, №1, pp.69-95.
 372. Ward C.V., Leakey M.G. et Walker A. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya // *Journal of Human Evolution*, 2001, V.41, №4, pp.255-368.

373. Washburn S.L. et Patterson B. Evolutionary Importance of the South African "Man-apes" // *Nature*, 1951, V.167, pp.650-651.
374. White T. Evolutionary Implications of Pliocene Hominid Footprints // *Science*, 1980, №208, p.176.
375. White T. Early hominids – diversity or distortion? // *Science*, 2003, 299, 1994-1997.
376. White D.D. et Falk D. A quantitative and qualitative reanalysis of the endocast from the juvenile *Paranthropus* specimen L 338y-6 from Omo, Ethiopia // *American Journal of Physical Anthropology*, 1999, V.110, №4, pp.399-406.
377. White T.D., Suwa G. et Asfaw B. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia // *Nature*, 1994, V.371, №6495, pp.306-333.
378. Willermet C.M. et Clark G.A. Paradigm crisis in modern human origins research // *Journal of Human Evolution*, 1995, V.29, №5, pp.487-490.
379. Wolpoff M.H., Wu X.Z. et Thorne A.G. Modern *Homo sapiens* origins: a general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from east Asia // Eds.: F.H. Smith et F. Spencer. *The origins of modern humans: a world survey of the fossil evidence*. New York, Alan R. Liss, 1984, pp.411-483.
380. Wolpoff M.H. Is the new composite cranium from Swartkrans a small robust australopithecine? // *Nature*, 1971, V.230, pp.398-401.
381. Wolpoff M. et Caspari R. The modernity mess // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.30, №2, pp.167-172.
382. Wolpoff M.H., Hawks J. et Caspari R. Multiregional, not multiple origins // *American Journal of Physical Anthropology*, 2000, V.112, №1, pp.129-136.
383. Wolpoff M.H., Milford H., Hawks J., Frayer D.W. et Hunley K. Modern human ancestry at the peripheries: A test of the replacement theory // *Science*, 2001, V.291, pp.293-297.
384. Wolpoff M.H., Senut B., Pickford M. et Hawks J. *Sahelanthropus* or "*Sahelpithecus*" // *Nature*, 2002, V.419, pp.581-582.

- 385. Woo Ju-Kang. The mandibles and dentition of Gigantopithecinae // *Palaeontologia Sinica*, Whole series, 146, new ser. D, Peking, 1962, №11.
- 386. Wood B. Palaeoanthropology: Hominid revelations from Chad // *Nature*, 2002, V.418, pp.133-135.
- 387. Wood B.A. et Quinney P.S. Assessing the pelvis of AL 288-1 // *Journal of Human Evolution*, 1996, V.31, №6, pp.563-568.

9. ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Схемы классификации ископаемых гоминид
(в хронологическом порядке)

автор, год	надсемейство, семейство и под- семейство	роды и подроды	виды	подвиды и вари- анты
Keith, McCown, 1939	Hominidae	<i>Pithecanthropus</i>	<i>pekinensis</i>	
			<i>ternifinus</i>	
			другие	
		<i>Paleoanthropus</i>	<i>neanderthalensis</i>	
			<i>palestinicus</i>	
			другие	
		<i>Homo</i> (= <i>Neoanthropus</i>)	<i>fossilis</i>	
			<i>recens</i>	
Broom, 1939, 1950		<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	
			<i>prometheus</i>	
		<i>Plesianthropus</i>	<i>transvaalensis</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>robustus</i>	
			<i>crassidens</i>	
Gregory et Hellman, 1939	Hominidae			
	<i>Australopithecinae</i>			
	<i>Homininae</i>			
Montandon, 1939	Pongidae <i>Paranthropinae</i>		все австралопите- ки	
Нескупх, 1941	Hominidae	<i>Homo</i> <i>Pithecanthropus</i>	<i>trinilis</i>	
			<i>pekinensis</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
		<i>Homo</i> <i>Palaeoanthropus</i>	<i>primigenius</i>	<i>neanderthalensis</i>
				<i>soloensis</i>
				<i>palestinicus</i>
				<i>rhodesiensis</i>
		<i>Homo</i> <i>Neoanthropus</i>	<i>recens</i> (= <i>sapiens</i>)	
Simpson, 1945	Pongidae <i>Australopithecinae</i>			

продолжение таблицы 1

Дебец, 1948	Hominidae	<i>Homo</i> <i>Pithecanthropus</i>	<i>erectus</i>	<i>erectus</i>
				<i>pekinensis</i>
				<i>heidelbergensis</i>
		<i>Homo Homo</i>	<i>neanderthalensis</i>	<i>neanderthalensis</i>
				<i>rhodesiensis</i>
				<i>soloensis</i>
			<i>sapiens</i>	

Гремяцкий, 1950	Hominidae	<i>Pithecanthropus</i>	<i>robustus</i>	
			<i>erectus</i>	
		<i>Sinanthropus</i>	<i>pekinensis</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
		<i>Homo</i>	<i>primigenius</i>	
			<i>sapiens</i>	<i>fossilis</i>
				<i>recens</i>

Mayr, 1950	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>transvaalensis</i>	
			<i>erectus</i>	<i>erectus</i>
			<i>sapiens</i>	<i>neanderthalensis</i>

Broom, Robinson, Schepers, 1950	Pongidae <i>Australopithecinae</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	
			<i>prometheus</i>	
		<i>Plesianthropus</i>	<i>transvaalensis</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>robustus</i>	
			<i>crassidens</i>	

Washburn, Patterson, 1951	Hominidae	<i>Australopithecus</i>		
		<i>Homo</i>		

Kalin, 1952	Pongoidea			
	Hominoidea			
	Australopithecidae			
	Hominidae			

Robinson, 1954	Hominidae <i>Australopithecinae</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>
			<i>inscertae sedis</i> (Лаэтоли)	<i>transvaalensis</i>
		<i>Paranthropus</i>	<i>robustus</i>	<i>robustus</i>
				<i>crassidens</i>
	<i>Euhomininae</i>	<i>Telanthropus</i>		

Vallois, 1955	Hominidae	<i>Pithecanthropus</i>	<i>erectus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

продолжение таблицы 1

Heberer, 1956	Hominidae			
	<i>Oreopithecinae</i>			
	<i>Praehomininae</i>			
	<i>Euhomininae</i>			
Boule, 1957	Vallois, Pongidae			
	<i>Australopithecinae</i>			
Breitinger, 1955, 1957, 1959, 1962	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>erectus</i>	
			<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	
Koenigswald, 1959, 1963	Hominidae			
	<i>Australopithecinae</i>			
	<i>Homininae</i>			
Robinson, 1961	Hominidae <i>Australopithecinae</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>
				<i>transvaalensis</i>
		<i>Paranthropus</i>	<i>palaejavanicus</i>	
			<i>boisei</i>	
	<i>Homininae</i>	<i>Homo</i>	<i>robustus</i>	<i>robustus</i>
				<i>crassidens</i>
			<i>erectus</i>	<i>pithecanthropus</i>
				<i>telanthropus</i>
			<i>sapiens</i>	<i>neanderthalensis</i>
	<i>sapiens</i>			
Гремяцкий, 1962	Pongidae			
	<i>Australopithecinae</i> (включая ореопитеков)			
	<i>Gigantopithecinae</i>			
Woo Ju-Kang, 1962	Hominidae <i>Prehomininae</i>	<i>Gigantopithecus</i>		
		<i>Australopithecus</i>		
		<i>Meganthropus</i>		
		<i>Oreopithecus</i>		
	<i>Euhomininae</i>			
Thoma, 1962	Hominidae	<i>Australopithecus</i>		
	<i>Praehomininae</i>	<i>Paranthropus</i>		
	<i>Euhomininae</i>	<i>Homo</i>		

продолжение таблицы 1

Campbell, 1962	Hominidae	<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>
				<i>transvaalensis</i>
		<i>Pithecanthropus</i>	<i>robustus</i>	<i>robustus</i>
				<i>crassidens</i>
			<i>erectus</i>	<i>erectus</i>
		<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	<i>pekinensis</i>
				<i>mauritanicus</i>
				<i>sapiens</i>
				<i>afer</i>
				<i>asiaticus</i>
				<i>americanus</i>
				<i>australasicus</i>
				<i>neptunianus</i>
				<i>neanderthalensis</i>
				<i>rhodesiensis</i>
				<i>soloensis</i>
				<i>krapinensis</i>
Campbell, 1963	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>erectus</i>	
			<i>sapiens</i>	<i>neanderthalensis</i>
				<i>sapiens</i>
Зубов, 1964	Pongidae или Prehominidae <i>Paranthropinae</i> <i>Gigantopithecinae</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>
		<i>Paranthropus</i>		<i>transvaalensis</i>
			<i>boisei</i>	
			<i>crassidens</i>	
			<i>robustus</i>	
Гремяцкий, 1964	Hominidae			
	<i>Australopithecinae</i>			
	<i>Homininae</i>			
Campbell, 1965	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>erectus</i>	<i>erectus</i>
				<i>modjokertensis</i>
				<i>pekinensis</i>
				<i>capensis</i>
				<i>habilis</i>
				<i>leakeyi</i>
				<i>mauritanicus</i>
				<i>heidelbergensis</i>
			<i>sapiens</i>	
Robinson, 1965	Hominidae	<i>Paranthropus</i>		
		<i>Homo</i>	<i>transvaalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

продолжение таблицы 1

Зубов, 1973	Hominoidea			
	Pongidae			
	Paranthropidae	<i>Australopithecus</i>		
		<i>Paranthropus</i>		
		<i>Gigantopithecus</i>		
	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>erectus</i>	<i>mauritanicus</i>
				<i>erectus</i>
				<i>heidelbergensis</i>
				<i>mojokertensis</i>
				<i>pekinensis</i>
				неназванный (ОН 9)
			<i>neandertalensis</i>	<i>neandertalensis</i>
				<i>steinheimensis</i>
				<i>palestinicus</i>
				неназванный (Амуд, Табун, Хауа-Фтеах, Шанидар, Тешик-Таш)
				<i>rhodesiensis</i>
				<i>soloensis</i>
				неназванный (Мапа)
			<i>sapiens</i>	

Алексеев, 1978	Hominidae	<i>Australopithecus</i>		
	<i>Australopithecinae</i>	<i>Paranthropus</i>		
	<i>Homininae</i>	<i>Pithecanthropus</i>	<i>erectus</i>	
			<i>pekinensis</i>	
			<i>soloensis</i>	
			<i>leakeyi</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
		<i>Homo</i>	<i>neanderthalensis</i>	Европейская
				Африканская
				Группа Схул
			<i>sapiens</i>	Переднеазиатская

Tobias, 1978		<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>
				<i>transvaalensis</i>
				<i>tanzaniensis</i>
			<i>boisei</i>	
		<i>Homo</i>	<i>robustus</i>	
			<i>habilis</i>	

продолжение таблицы 1

Olson, 1981	Hominidae	<i>Paranthropus</i>	<i>africanus</i>	
			<i>robustus</i>	
			<i>boisei</i>	
		<i>Homo</i>	<i>africanus</i>	
			<i>habilis</i>	
			<i>erectus</i>	
Strait et al., 1997; Strait et Wood, 2000		<i>Praeanthropus</i>	<i>africanus</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>africanus</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>habilis</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
			<i>ergaster</i>	
Asfaw et al., 1999	Hominidae	<i>Ardipithecus</i>	<i>ramidis</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>anamensis</i>	
			<i>afarensis</i>	
			<i>garhi</i>	
			<i>africanus</i>	
			<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>		
Tattersall et Schwartz, 2000	Hominidae	<i>Ardipithecus</i>	<i>ramidis</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>anamensis</i>	
			<i>afarensis</i>	
			<i>bahrelghazali</i>	
			<i>garhi</i>	
			<i>africanus</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>habilis</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
			<i>ergaster</i>	
			<i>erectus</i>	
			<i>antecessor</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
			<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

продолжение таблицы 1

Senut et al., 2001	Hominidae	<i>Samburupithecus</i>		
		<i>Orrorin</i>	<i>tugenensis</i>	
		<i>Ardipithecus</i>		
		<i>Praeanthropus</i>		
		<i>Australopithecus</i>		
		<i>Pan</i>		
		<i>Homo</i>		

Wood, 2002	Hominidae	<i>Pan</i>		
		<i>Sahelanthropus</i>	<i>tchadensis</i>	
		<i>Orrorin</i>	<i>tugenensis</i>	
		<i>Ardipithecus</i>	<i>ramidis</i>	
		<i>Kenyanthropus</i>	<i>platyops</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>anamensis</i>	
			<i>afarensis</i>	
			<i>bahrelghazali</i>	
			<i>garhi</i>	
			<i>africanus</i>	
			<i>habilis</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>ergaster</i>	
			<i>erectus</i>	
			<i>antecessor</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
			<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

окончание таблицы 1

Gibbons, 2002	Hominidae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>tchadensis</i>	
		<i>Orrorin</i>	<i>tugenensis</i>	
		<i>Ardipithecus</i>	<i>ramidis</i>	<i>kadabba</i>
				<i>ramidis</i>
		<i>Kenyanthropus</i>	<i>platyops</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>anamensis</i>	
			<i>afarensis</i>	
			<i>bahrelghazali</i>	
			<i>garhi</i>	
			<i>africanus</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>habilis</i>	
			<i>ergaster</i>	
			<i>erectus</i>	
			<i>antecessor</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
			<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

Carroll, 2003	Hominidae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>tchadensis</i>	
		<i>Orrorin</i>	<i>tugenensis</i>	
		<i>Ardipithecus</i>	<i>ramidis</i>	<i>kadabba</i>
				<i>ramidis</i>
		<i>Kenyanthropus</i>	<i>platyops</i>	
		<i>Australopithecus</i>	<i>anamensis</i>	
			<i>afarensis</i>	
			<i>bahrelghazali</i>	
			<i>garhi</i>	
			<i>africanus</i>	
		<i>Paranthropus</i>	<i>aethiopicus</i>	
			<i>boisei</i>	
			<i>robustus</i>	
		<i>Homo</i>	<i>habilis</i>	
			<i>rudolfensis</i>	
			<i>ergaster</i>	
			<i>erectus</i>	
			<i>antecessor</i>	
			<i>heidelbergensis</i>	
			<i>neanderthalensis</i>	
			<i>sapiens</i>	

Систематическое подразделение надсемейства Hominoidea
(только современные представители)

семейства	подсемейства	роды	виды
Hylobatidae		<i>Hylobates</i>	6-11 видов
		<i>Symphalangus</i>	<i>S. syndactylus</i>
Pongidae	Ponginae	<i>Pongo</i>	<i>P. pygmaeus</i>
	Gorillinae	<i>Gorilla</i>	<i>G. gorilla</i>
		<i>Pan</i>	<i>P. troglodytes</i>
			<i>P. paniscus</i>
Hominidae		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens</i>

Список использованных измерительных материалов
по ископаемым гоминоидам
(в хронологическом порядке)

Принятая датировка (тыс.л.)	Пол	Возраст	череп	нижняя челюсть	объем мозга	посткраниальные останки*
0,81	♂	ad.	Итури MTNW	Итури MTNW	Итури MTNW	
1,08	♀	ad.	Канжера Homo 1			
1,08	♂	ad.				Канжера, Гоминид 5 (f)
1,08	♂	ad.				Канжера KNM-KJ 7493 (t)
1,08	♂	ad.				Канжера KNM-KJ 7494A (t)
1,08	♂	ad.		Канжера KNM-KJ 7497		
1,08	♂	ad.		Канжера KNM-KJ 7687		
1,08	♂	ad.	Канжера KNM-KJ 12827			
1,08	♂	ad.		Канжера KNM-KJ 22928		
4	♂	ad.	Фио Бин Джа			
4	♂	sen.	Виллейс Копи №I	Виллейс Копи №I		
4	♂	ad.	Виллейс Копи №II	Виллейс Копи №II		
4	♂	ad.	Виллейс Копи №III	Виллейс Копи №III		
4	♂	ad.	Макалия №I	Макалия №I		
4	♂	ad.	Макалия №II			
4	♂	mat.	Накуру IX	Накуру IX	Накуру IX	
5	♂	ad.	Фиш Хук, голоцен			
5	♂	ad.	Фиш Хук, голоцен			
5	♂	ad.	Фиш Хук, голоцен			
5	♂	ad.	Фиш Хук, Пирс №2			

продолжение таблицы 3

5	♂	ad.	Фиш Хук, Южно-Африканский Музей №4844			
5	♂	ad.	Фиш Хук, Пирс №8			
5	♂	ad.	Хома шелл-мунд череп №1	Хома шелл-мунд череп №1		
5	♂	ad.	Хома шелл-мунд череп №4	Хома шелл-мунд череп №4		
5	♀	ad.	Тампонг			
5	♂♀	ad.				неолит Ёмон (r f t)
5	♂	ad.				неолит Украины (h u r f t)
5	♀	ad.				неолит Украины (h u r f t)
5,5	♂	ad.	Лянг Момер Е (мезолит)			Лянг Момер Е (h f t)
5,7	♂	ad.	Мумба Х			
6	♀	ad.	Атлит-Ям Номо 6			
6	♂	ad.	Куиньван (мезолит)		Куиньван (мезолит)	
6	♀	ad.	Куиньван (мезолит)		Куиньван (мезолит)	
6	♂	ad.	Мариуполь	Мариуполь		
6	♂	ad.	Пфальбау			
6	♂	ad.	Вади-Халфа			
6	♂♀	ad.				неолит Ban Kao (h r f t)
6	♂	ad.				неолит Tsukumo (Япония) (p t)
6	♀	ad.				неолит Tsukumo (Япония) (t)
6	♂	ad.				неолит Sanganjī (Япония) (t)
6	♀	ad.				неолит Sanganjī (Япония) (t)
6	♂	ad.				неолит Yan-Shao-Tsun (Китай) (t)
6	♀	ad.				неолит Yan-Shao-Tsun (Китай) (t)
6,56	♂	ad.	Вадьяк I		Вадьяк I	
6,56	♂	ad.	Вадьяк II	Вадьяк II	Вадьяк II	
7	♀	ad.	Чейкс			
7	♀	ad.	Гедик 1			
7	♂	ad.	Гедик 2			
7	♀	ad.	Гедик 4			
7	♂	ad.	Гедик 5			
7	♂	ad.	Гедик 6			
7	♀	ad.	Гедик 7			
7	♀	ad.	Гедик 8			
7	♂	ad.	Гедик 9			
7	♀	ad.	Гедик 10			
7	♂	ad.	Лепенский Вир 7/II			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 14			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 20			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 26			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 29			
7	♂	ad.	Лепенский Вир 30			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 32/A			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 35			

продолжение таблицы 3

7	♂	ad.	Лепенский Вир 45/B			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 47			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 49			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 54/D			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 60			
7	♀	ad.	Лепенский Вир 62			
7	♂	ad.	Лепенский Вир 64			
7	♂	ad.	Офнет 2			
7	♀	ad.	Офнет 2ii			
7	♀	ad.	Офнет 3			
7	♀	ad.	Офнет 4			
7	♀	ad.	Офнет 5ii			
7	♀	ad.	Офнет 8			
7	♂	ad.	Офнет 11			
7	♀	ad.	Офнет 13			
7	♀	ad.	Офнет 14			
7	♀	ad.	Офнет 15			
7	♀	ad.	Офнет 18			
7	♂	ad.	Офнет 21			
7	♂	ad.	Офнет 24			
7	♀	ad.	Офнет 25			
7	♀	ad.	Ортючи			
7	♀	ad.	Гевьек 1			
7	♂	ad.	Гевьек 2			
7	♀	ad.	Гевьек 3			
7	♂	ad.	Гевьек 4			
7	♀	ad.	Гевьек 6			
7	♂	ad.	Гевьек 7			
7	♂	ad.	Гевьек 8			
7	♀	ad.	Гевьек 9			
7	♀	ad.	Гевьек 10			
7	♂	ad.	Гевьек 11			
7	♂	ad.	Гевьек 13			
7	♀	ad.	Гевьек 14			
7	♀	ad.	Гевьек 15			
7	♂	ad.	Гевьек 16			
7	♀	ad.	Гевьек 18			
7	♀	ad.	Власац 9 (1970)			
7	♂	ad.	Власац 14 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 26 (1970)			
7	♂	ad.	Власац 27 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 29 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 32 (1970)			
7	♂	ad.	Власац 34 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 36 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 38 (1970)			
7	♂	ad.	Власац 41 (1970)			
7	♂	ad.	Власац 43 (1970)			
7	♀	ad.	Власац 46 (1971)			
7	♂	ad.	Власац 48 (1971)			
7	♀	ad.	Власац 55 (1971)			
7	♂	ad.	Власац 60 (1971)			
7	♀	ad.	Власац 67 (1971)			
7	♂	ad.	Власац 69 (1971)			
7	♀	ad.	Власац 77 (1971)			
7	♂	ad.	Власац 79 (1971)			
7	♂	ad.	Власац 82 (1971)			

продолжение таблицы 3

[illegible]

продолжение таблицы 3

7	♀	ad.	Муге			
7	♀	ad.	Муге			
7	♀	ad.	Муге			
7	♂	ad.	Растель			
7	♀	ad.	Ромито 1			
7	♂	ad.				Ромито 3 (f t)
7	♀	ad.	Ромито 4			Ромито 4 (f t)
7	♀	ad.	Ромито 5			
7	♂	ad.	Ромито 6			
7	♂	ad.	Рошерель			
7	♂	ad.	Шаусси Тиранкут			
7	♂	ad.	Васильевка II	Васильевка II		
7	♂	ad.	Васильевка I 2	Васильевка I 2	Васильевка I 2	Васильевка I 2 (h r f t)
7	♂	ad.	Васильевка I 2a	Васильевка I 2a	Васильевка I 2a	
7	♂	ad.	Васильевка I 3	Васильевка I 3	Васильевка I 3	
7	♂	ad.	Васильевка I 4	Васильевка I 4	Васильевка I 4	Васильевка I 4 (f t)
7	♂	ad.	Васильевка I 5	Васильевка I 5	Васильевка I 5	Васильевка I 5 (h u t)
7	♂	ad.	Васильевка I 6	Васильевка I 6	Васильевка I 6	Васильевка I 6 (h u)
7	♂	ad.				Васильевка I 8 (h r f t)
7	♂	ad.	Васильевка I 9	Васильевка I 9	Васильевка I 9	Васильевка I 9 (h f t)
7	♂	ad.	Васильевка I 10	Васильевка I 10	Васильевка I 10	Васильевка I 10 (h u r f t)
7	♀	ad.	Васильевка I 11	Васильевка I 11	Васильевка I 11	
7	♂	ad.	Васильевка I 13	Васильевка I 13	Васильевка I 13	Васильевка I 13 (h u f t)
7	♂	ad.				Васильевка I 15 (h r f)
7	♂	ad.	Васильевка I 16	Васильевка I 16	Васильевка I 16	Васильевка I 16 (h r)
7	♂	ad.	Васильевка I 17	Васильевка I 17	Васильевка I 17	Васильевка I 17 (h t)
7	♂	ad.				Васильевка I 18 (h r f)
7	♂	ad.				Васильевка I 18a (h u r f t)
7	♂	ad.				Васильевка I 19 (f)
7	♀	ad.	Васильевка I 20	Васильевка I 20	Васильевка I 20	Васильевка I 20 (h u r f t)
7	♂	ad.				Васильевка I 21a (f)
7	♂	ad.	Волошское, погребение 1, № 11094	Волошское, погребение 1, № 11094	Волошское, погребение 1, № 11094	
7	♂	ad.				Волошское, погр. 11 №9883 (h u r f t)
7	♂	ad.				Волошское, погр. 17 №9880 (r f)
7	♂	ad.			Мекта	
7	♂	ad.			Олдовой II	
7	♂	ad.	Сайнт Рабье			
7,5	♀	mat.	Цзыян		Цзыян	
7,7	♂	ad.				Гох'с Кэйв 1 (f t)
8	♂	ad.	Гуа Ча H12 (мезолит)			
8	♂	mat.	Олений Остров (Южный)	Олений Остров (Южный)		
8	♂	ad.				Аранцио 1 (f pa t)
8	♂	ad.	Уртыга 1			
8	♀	ad.	Уртыга 2			
8	♂	ad.	Уртыга B1		Уртыга B1	
9	♂	ad.	Дюрути 1			
9	♀	ad.	Дюрути 2			
9	♂	ad.	Галлей Хилл	Галлей Хилл		

продолжение таблицы 3

9	♀	ad.	Мурзак-Коба 1	Мурзак-Коба 1	Мурзак-Коба 1	Мурзак-Коба 1 (h u r f t)
9	♂	ad.	Мурзак-Коба 2	Мурзак-Коба 2	Мурзак-Коба 2	Мурзак-Коба 2 (h r f)
9,3	♂	juv.	Хоту	Хоту		
9,5	♂	juv.	Коу Свэмп 5			
9,64	♂	ad.	Санта Мария Ас-тахуакан 2	Санта Мария Ас-тахуакан 2	Санта Мария Ас-тахуакан 2	
10	♂	ad.			Матжес-Ривер	
10	♀	juv.	Мас д'Азиль III		Мас д'Азиль III	
10	♂	mat.			Май-да-Нуок № 84 MDN	
10	♂	mat.	Шанселяд	Шанселяд	Шанселяд	Шанселяд (c h u r f r a t)
10	♂	ad.	Холештайн	Холештайн		
10	♀	mat.	Холештайн	Холештайн		
10	♀	ad.	Эльментейта А	Эльментейта А	Эльментейта А	
10	♂	ad.	Эльментейта В		Эльментейта В	
10	♂	inf.2	Эльментейта С			
10	♀	ad.	Эльментейта D	Эльментейта D	Эльментейта D	
10	♂	ad.	Эльментейта E	Эльментейта E		
10	♀	ad.	Эльментейта F	Эльментейта F		
10	♀	ad.	Эльментейта F1		Эльментейта F1	
10	♂	inf.1	Эльментейта G			
10	♂	ad.	Эльментейта H			
10	♂	ad.	Эльментейта I			
10	♂	ad.	Эльментейта J			
10	♂	ad.	Эльментейта K			
10	♂	inf.1		Эльментейта P		
10	♂	juv.		Эльментейта N		
10	♂	ad.		Эльментейта 1		
10	♂	ad.		Эльментейта 2		
10	♂	ad.		Эльментейта 3		
10	♀	ad.		Эльментейта 4		
10	♂	ad.		Эльментейта 5		
10	♂	ad.		Эльментейта 6		
10	♂	ad.		Эльментейта 7		
10	♂	ad.		Эльментейта 8		
10	♀	ad.		Эльментейта 9		
10	♂	ad.		Эльментейта 10		
10	♂	ad.		Эльментейта 11		
10	♂	ad.		Эльментейта 12		
10	♂	ad.		Эльментейта 306		
10	♂	ad.		Эльментейта 308		
10	♂	ad.	Гембль 4	Гембль 4	Гембль 4	
10	♂	juv.	Гембль 5	Гембль 5	Гембль 5	
10	♀	ad.	Подкумок	Подкумок		Подкумок (s h)
10	♂	ad.	Раздан			
10	♂	ad.	Рюнда			
10	♂	ad.	Сан-Теодоро I	Сан-Теодоро I	Сан-Теодоро I	Сан-Теодоро I (f p a t)
10	♂	ad.	Сан-Теодоро II		Сан-Теодоро II	
10	♂	ad.	Сан-Теодоро III		Сан-Теодоро III	
10	♀	ad.				Сан-Теодоро IV (f p a t)
10	♂	ad.	Сан-Теодоро V		Сан-Теодоро V	
10	♂	ad.	Сатанай			
10	♀	ad.		Святой Прокоп		
10	♀	ad.				Акаши (p)

продолжение таблицы 3

10	♂	ad.	Чжалайнон №1			
10,12	♂	ad.	Гуа Гунун	Гуа Гунун		Гуа Гунун (h u r f t fi)
10,175	♂	ad.	Чжоукоудянь 101	Чжоукоудянь 101	Чжоукоудянь 101	
10,175	♀	juv.	Чжоукоудянь 102		Чжоукоудянь 102	
10,175	♀	ad.	Чжоукоудянь 103	Чжоукоудянь 103	Чжоукоудянь 103	
10,175	♀	ad.		Чжоукоудянь 104		
10,175	♂♀	ad.				Чжоукоудянь, Верхняя пещера (h f)
10,8	♂	ad.	Дебриц			Дебритц (h r f fi)
11	♂	ad.				Тафоральт ♂ (c)
11	♂	ad.				Тафоральт ♂ (c)
11	♂	ad.	Эль Вад 8	Эль Вад 8		
11	♀	ad.	Эн Гев I			
11	♂	ad.	Кохуна		Кохуна	
11	♀	ad.	Лафайе (Бруникель)		Лафайе (Бруникель)	
11	♀	ad.		Лафайе (Бруникель) 24		Лафайе (Бруникель) 24 (f t)
11	♂	ad.		Лафайе (Бруникель) 97		
11	♂	mat.	Тепекспан	Тепекспан	Тепекспан	Тепекспан (h u r f t)
11,06	♀	mat.				Тока до Коквейрос (h)
11,44	♂	ad.	Накури I	Накури I		Накури I (h f)
11,65	♂	juv.	Талгай		Талгай	
12	♂	ad.	Боскоп	Боскоп	Боскоп	
12	♂	ad.	Вади Кабанья	Вади Кабанья		Вади Кабанья (c h u r f)
12	♂	ad.	Кейлор		Кейлор	
12	♂	ad.	Костенки II (=Аносов Лог)	Костенки II (=Аносов Лог)	Костенки II (=Аносов Лог)	Костенки II (=Аносов Лог) (f t)
12	♂	ad.	Ложери Басс I			
12	♀	ad.	Ложери Басс II			
12	♀	ad.	Ложери Басс III			
12	♂	ad.	Ложери Басс IV			
12	♂	ad.		Ложери Басс		
12	♂	ad.	Рок де Серс I	Рок де Серс I		
12	♀	ad.	Рок де Серс II	Рок де Серс II		Рок де Серс II (f)
12	♂	ad.	Вейрьер I			Вейрьер I (f t)
12	♂	ad.		Вейрьер 3		
12	♂	ad.		Вейрьер 4		
12	♀	ad.		Самарканд I		
12	♂	ad.		Самарканд II		
12	♂	ad.		Вади Фалла		
12	♂	ad.				Натуфийцы (Гайоним) (c h u r f t)
12,32	♂	ad.				Шандалья (f)
13	♂	ad.	Фиш Хук	Фиш Хук	Фиш Хук	
13	♂	ad.				Рипаро Континенца I (f r a t)
13	♂	ad.				Рипаро Таглинте I (f r a t)
13	♀	ad.	Сен-Жермен-ля-Ривьер	Сен-Жермен-ля-Ривьер		Сен-Жермен-ля-Ривьер (h u r f t)
14	♀	ad.	Кап Бланк	Кап Бланк	Кап Бланк	Кап Бланк (h u r f r a t)
14	♂	ad.	Мадлен			
14	♂	ad.				Мадлен I (f t)

продолжение таблицы 3

14,3	♂	ad.	Кубул Крик 50.5			
14,3	♂	ad.	Кубул Крик 50.76	Кубул Крик 50.76		
14,3	♂	ad.		Кубул Крик 86		
14,3	♂	ad.	Костенки XIV (Маркина Гора)	Костенки XIV (Маркина Гора)	Костенки XIV (Маркина Гора)	Костенки XIV (Маркина гора) (c h u r p f t fi)
15	♂	inf.2	Костенки XVIII (Покровский лог)	Костенки XVIII (Покровский лог)		
15	♂	ad.	Мунго (Вилландра Лэйкс) WLH 50		Мунго (Вилландра Лэйкс) WLH 50	
15	♂	inf.2	Ляжав 7-8 лет			
15	♂	mat.	Оберкассель 1	Оберкассель 1	Оберкассель 1	Оберкассель 1 (c h u r p f t fi)
15	♀	ad.	Оберкассель 2	Оберкассель 2	Оберкассель 2	Оберкассель 2 (h u r p f fi)
15	♂	ad.		Оберкассель 285		
15	♂	ad.		Оберкассель 283		
15	♂	ad.		Оберкассель 276		
15	♀	ad.	Пеньон де лос Баньос 3	Пеньон де лос Баньос 3	Пеньон де лос Баньос 3	
15	♀	ad.	Плакар 1881			
15	♂	ad.	Рок де Кэйв	Рок де Кэйв		
15	♂	ad.	Сорд I			Сорд I (f)
15	♀	ad.	Сорд III	Сорд III		
15	♀	ad.		Форинкур		
15	♀	ad.	Видон I	Видон I		
15	♀	ad.				Фаринкор (h)
16,51	♂	ad.				Павилэнд ("Красная леди") (h f t fi)
17	♂	ad.	Минатогава 1	Минатогава 1		Минатогава 1 (h r p f ра t)
17	♀	ad.				Минатогава 2 (p)
17	♀	ad.				Минатогава 3 (p f t)
17	♀	ad.				Минатогава 4 (f t)
17	♀	ad.				Минатогава (f)
19	♂	mat.		Охало II 1		
19	♂	mat.	Охало II H2	Охало II H2		Охало II H2 (c h u r f ра t fi)
19	♂	ad.				Парабита 1 (f ра t)
19	♀	ad.				Парабита 2 (f ра t)
20	♂	juv				Арен Кандид IP (f ра t)
20	♂	ad.	Байя де Фер	Байя де Фер		
20	♀	ad.	Чиокловина	Чиокловина		
20	♂	ad.	Дуньянянь (Люцзян)		Дуньянянь (Люцзян)	Дуньянянь (Люцзян) (f)
20	♀	sen.	Гримальди, Грот Детей 5 (I), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 5 (I), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 5 (I), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 5 (I), негроидный тип (h u r f t fi)
20	♂	juv.	Гримальди, Грот Детей 6 (II), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 6 (II), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 6 (II), негроидный тип	Гримальди, Грот Детей 6 (II), негроидный тип (h r f t)
20	♂	ad.	Джебел Кафзах 2			
20	♂	ad.	Кейп Флэтс	Кейп Флэтс	Кейп Флэтс	
20	♀	ad.			Цицикама	
20	♂	ad.	Хвалынский			
20	♂	ad.	Ойков			

продолжение таблицы 3

20	♂	ad.	Ольмо		Ольмо	
20	♂	ad.	Сходня			
20	♀	ad.	Солютре I			
20	♂	ad.	Солютре II	Солютре II		
20	♂	ad.	Солютре III			
20	♂	ad.	Солютре IV			
20	♀	ad.	Солютре V		Солютре V	
20	♂	juv.			Солютре VIII	
20	♂	ad.	Спрингбок Флэтс	Спрингбок Флэтс	Спрингбок Флэтс	
20	♂	juv.		Хото		
20	♂	ad.		Полезини II		
20	♂	ad.		Абри Отто		
20	♂	ad.		Арле		
20	♂	ad.		Гантье		
20,9	♂	juv.	Афонтова Гора II			
21	♂	inf.2		Абриго до Лагар Вельго 1		Абриго до Лагар Вельго 1 (f)
22	♀	juv.	Абри-Пато 1	Абри-Пато 1	Абри-Пато 1	
22	♂	ad.				Пато X (f)
22	♂	ad.		Абри-Пато		
22	♀	ad.				Кремс-Хандсстейг 1 (f)
23	♀	ad.				Ля Рошет (f)
24	♀	ad.	Нахаль Эн Гев I	Нахаль Эн Гев I		
24	♂	ad.	Подбаба			
24	♂	ad.	Пшедмости I	Пшедмости I		Пшедмости I (f t fi)
24	♂	inf.2	Пшедмости II	Пшедмости II		
24	♂	mat.	Пшедмости III	Пшедмости III	Пшедмости III	Пшедмости III (h u r f pa t fi)
24	♀	ad.	Пшедмости IV	Пшедмости IV	Пшедмости IV	Пшедмости IV (h u r f pa t fi)
24	♀	juv.	Пшедмости V	Пшедмости V		
24	♂	inf.1	Пшедмости VI			
24	♂	juv.	Пшедмости VII	Пшедмости VII		
24	♂	ad.	Пшедмости IX	Пшедмости IX	Пшедмости IX	Пшедмости IX (h u r f t fi)
24	♀	ad.	Пшедмости X	Пшедмости X	Пшедмости X	Пшедмости X (h u r f t fi)
24	♂	ad.				Пшедмости XIV (h u r f pa t fi)
24	♂	ad.		Пшедмости XXI		
24	♂	inf.2	Пшедмости XXII			
24	♂	ad.				Пшедмости (c)
24	♂	ad.				Пшедмости (c)
24	♂	ad.				Пшедмости (c)
24	♂	ad.		Истуриц 68		
24	♂	ad.		Истуриц 70		
24,5	♂	ad.	Сунгирь 1	Сунгирь 1	Сунгирь 1	Сунгирь 1 (c s h u r p f pa t fi)
24,5	♂	juv.	Сунгирь 2	Сунгирь 2		Сунгирь 2 (c h u p f t fi)
24,5	♀	inf.2	Сунгирь 3	Сунгирь 3		Сунгирь 3 (c h u p f fi)
24,5	♂	ad.				Сунгирь 4 (f)
24,5	♀	ad.	Сунгирь 5			
24,8	♂	ad.	Павлов 1	Павлов 1	Павлов 1	Павлов 1 (h r)
25	♂	ad.	Ветерница 830/55 VTR			

продолжение таблицы 3

25	♂	ad.	Барма Гранде I (музей Ментоны)	Барма Гранде I (музей Ментоны)		Барма Гранде I (музей Ментоны) (с h u r f t fi)
25	♂	ad.	Барма Гранде II	Барма Гранде II		Барма Гранде II (с h u r f p a t fi)
25	♀	juv.	Барма Гранде III			
25	♂	juv.	Барма Гранде IV			
25	♂	ad.	Барма Гранде V		Барма Гранде V	Барма Гранде V (f t)
25	♂	ad.				Бауоссо да Торре I (f t)
25	♂	ad.		Бауоссо да Торре II		Бауоссо да Торре II (h u r)
25	♂	ad.	Брно I		Брно I	
25	♂	ad.	Брно II		Брно II	
25	♀	ad.	Брно III	Брно III	Брно III	
25	♂	ad.	Энгис 1			
25	♂	ad.	Гримальди, Грот Детей 4 (III), кроманьонский тип	Гримальди, Грот Детей 4 (III), кроманьонский тип	Гримальди, Грот Детей 4 (III), кроманьонский тип	Гримальди, Грот Детей 4 (III), кроманьонский тип (с h u r p f p a t fi)
25	♂	ad.	Грот Кавийон 1	Грот Кавийон 1		Грот Кавийон 1 (h u r f p a t fi)
25	♂	inf.2	Костенки XV (Городцовская стоянка)	Костенки XV (Городцовская стоянка)		
25	♂	ad.	Ле Котгес			
25	♂	ad.			Найваша	
25	♀	ad.	Паглицци	Паглицци		
25	♂	ad.				Паглицци 1 (f t)
25	♀	ad.				Паглицци 3 (f)
25	♀	ad.				Паглицци 25 (f p a t)
25	♂	ad.	Симония			
25	♂	ad.	Журдан			
25,6	♂	ad.	Дольни Вестонице I			
25,6	♀	ad.	Дольни Вестонице II		Дольни Вестонице II	
25,6	♀	ad.	Дольни Вестонице III	Дольни Вестонице III	Дольни Вестонице III	Дольни Вестонице III (s h u r f p a t fi)
25,6	♂	juv.				Дольни Вестонице 13 (f p a t)
25,6	♂	juv.				Дольни Вестонице 14 (f p a t)
25,6	♂	ad.				Дольни Вестонице 16 (f p a t)
27	♂	ad.		Канам Ист		
27	♂	ad.		Зафарайя 1		
29	♂	ad.		Виндижа 20		
29	♂	ad.		Виндижа 22		
29	♂	ad.		Виндижа 23		
29	♂	ad.		Виндижа 207		
29	♂	ad.				Виндижа 209 (s)
31	♂	mat.	Кро-Маньон I	Кро-Маньон I	Кро-Маньон I	Кро-Маньон I (s u r f p a t fi)
31	♀	mat.	Кро-Маньон II	Кро-Маньон II	Кро-Маньон II	Кро-Маньон II (h u r f)
31	♂	ad.	Кро-Маньон III	Кро-Маньон III	Кро-Маньон III	Кро-Маньон III (h u t)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4304-4305 (r)

продолжение таблицы 3

31	♂	ad.				Кро-Маньон 4306-4307 (r)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4315 (f)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4317 (f)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4321 (f)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4322 (f)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4324 (f)
31	♂	ad.				Кро-Маньон 4330 (f t)
31	♂	ad.		Кро-Маньон		
31	♀	ad.		Кро-Маньон		
31	♂	ad.	Мунго (Вилланда Лэйкс) 3	Мунго (Вилланда Лэйкс) 3		Мунго (Вилланда Лэйкс) 3 (u r f)
31,9	♂	mat.	Штеттен (Вогельхерд) 1	Штеттен (Вогельхерд) 1		
31,9	♂	ad.	Штеттен (Вогельхерд) 2			
31,9	♂	ad.				Штеттен 3 (h)
32	♀	ad.				Виллендорф 1 (f)
32	♀	ad.		Виллендорф 2		
32	♂	ad.	Младеч I		Младеч I	
32	♀	ad.	Младеч II		Младеч II	
32	♂	inf.1	Младеч III			
32	♂	ad.	Младеч V		Младеч V	
32	♂	ad.	Младеч VI			
32	♂	ad.				Младеч (h)
32	♂	ad.	Велика Печина			
32,2	♂	inf.2				Ямашита-Чо 1 (f)
33	♂	ad.	Комб-Капель	Комб-Капель	Комб-Капель	Комб-Капель (h f t fi)
33	♂	ad.	Назлет Хатер	Назлет Хатер		Назлет Хатер (h u r f)
33,82	♂	ad.				Арси-сюр-Кюр (fi)
34-122	♀	ad.	Табун I	Табун I	Табун I	Табун I (c s h u r p f pa t fi)
34-122	♂	ad.		Табун II		
34-122	♂	ad.				Табун Ea (f)
34-122	♂	ad.				Табун 2 (r)
35,5	♂	inf.1	Староселье	Староселье	Староселье	
36	♂	ad.				Романково (h f)
36	♂	ad.				Самара (Днепр) (h)
36,3	♂	ad.	Сен Сезер	Сен Сезер		
40	♀	juv.	Ниа			
40	♂	inf.1	Дидирийе Кэйв, 2 года	Дидирийе Кэйв, 2 года		
40	♂	juv.		Заскальная VI (=Заскальная 2)		
40	♀	ad.				Киик-Коба 1 (pa t fi)
40	♂	inf.2		Хортус 2 и 3		
40	♂	ad.		Хортус 4		
40	♂	ad.				Хортус (f)
40	♂	inf.2		Шипка		
40	♀	ad.				Ушикава (h)
41	♂	ad.	Амуд 1	Амуд 1	Амуд 1	Амуд 1 (c s h u r f t fi)
41	♂	inf.1	Амуд 7	Амуд 7		
41	♂	juv.	Ле Мустье 1	Ле Мустье 1	Ле Мустье 1	Ле Мустье 1 (f)
45	♀	ad.		Ля Нолетт		
45	♀	ad.	Шаля			
46,9	♂	sen.	Шанидар V			Шанидар V (u r f pa t)

продолжение таблицы 3

47	♀	inf.1	Пеш дель Азе	Пеш дель Азе	Пеш дель Азе	
50	♂	mat.	Ля Феррасси I	Ля Феррасси I	Ля Феррасси I	Ля Феррасси I (c s h u r f t)
50	♀	ad.				Ля Феррасси II (c s h u r f r a t f i)
50	♂	inf.1				Ля Феррасси 6 (f)
50	♀	mat.	Гибралтар I		Гибралтар I	
50	♂	ad.	Неандерталь (Дюс-сельдорф)		Неандерталь (Дюс-сельдорф)	Неандерталь (Дюс-сельдорф) (c s h u r p f)
50	♂	ad.		Охос		
50	♂	inf.2		Ортю II		
50	♂	ad.		Ортю IV		
50	♂	inf.1		Ортю V		
50	♂	inf.2	Пинар 2			
50	♂	ad.	Сакажиа			
50	♀	juv.		Маларно 1		
50	♂	inf.1		Шатонеф		
50	♂	inf.1		Молэр 1		
50	♂	juv.		Пти-Пюимуаен 1		
50	♂	mat.	Монте-Чирчео 1		Монте-Чирчео 1	
50,6	♂	mat.	Шанидар I	Шанидар I	Шанидар I	Шанидар I (c s h u r f r a t f i)
51	♂	mat.	Ля Шапель-о-Сен	Ля Шапель-о-Сен	Ля Шапель-о-Сен	Ля Шапель (h u r p f r a t f i)
51	♂	ad.				Фонд-де Форет (f)
52	♂	mat.				Шанидар III (c h p)
55	♂	ad.		Монте-Чирчео 2		
55	♂	ad.		Монте-Чирчео 3		
55	♂	inf.2	Гибралтар II	Гибралтар II		
60	♂	inf.2	Энгис II, 7 лет			
60	♂	inf.1		Баракай		
60	♂	inf.1		Арчи 1		
60	♂	ad.		Баньолас		
60	♂	ad.		Кебара 2		Кебара 2 (c s h u r p)
60	♂	inf.2	Ле Фэт 2	Ле Фэт 2		
60	♂	inf.1	Рок-де-Марсаль	Рок-де-Марсаль		Рок-де Марсаль (f)
60	♂	ad.	Шанидар II	Шанидар II		Шанидар II (s f t f i)
60	♂	mat.	Шанидар IV	Шанидар IV		Шанидар IV (s h u r p f r a t f i)
60	♀	ad.				Шанидар VI (h u r f r a t f i)
60	♂	inf.2				Шанидар VIII (r f i)
60-119	♂	inf.1	Схул I	Схул I	Схул I	Схул I (f)
60-119	♂	mat.	Схул IV	Схул IV	Схул IV	Схул IV (c h u r p f r a t f i)
60-119	♂	ad.	Схул V	Схул V	Схул V	Схул V (c h u r p f t f i)
60	♂	ad.	Спи I	Спи I	Спи I	Спи I (h r p a t)
60	♂	ad.	Спи II	Спи II	Спи II	Спи II (s h u f r a t)
60	♂	inf.1	Шубалюк			
65	♂	inf.2		Комб Греналь 1		
65	♂	ad.		Диредава		
65	♂	ad.		Регуду 1		Регуду 1 (c h u r)
65	♀	ad.	Ля Кина 5	Ля Кина 5	Ля Кина 5	Ля Кина 5 (h f)
65	♂	ad.		Ля Кина 9		
65	♂	inf.2	Ля Кина 18		Ля Кина 18	
65	♂	ad.				Ля Кина B-2 (f)

продолжение таблицы 3

67	♂	ad.				Биечегли (f)
70	♀	inf.2	Тешик-Таш	Тешик-Таш	Тешик-Таш	Тешик-Таш (c f fi)
70	♂	inf.2		Ди Келдерс SAM-AP 6276		
70	♂	juv.		Вальдегоба VB 1		
75	♀	ad.		Темара		
100	♂	ad.		Клазиес Ривер SAM-AP 16424		
100	♂	ad.				Клазиес Ривер (u)
100	♂	juv.	Клазиес Ривер SAM-AP 16425			
100	♂	ad.	Клазиес Ривер SAM-AP 16651			
100	♂	ad.		Клазиес Ривер SAM-AP 21776		
100	♂	ad.		Клазиес Ривер SAM-AP 41815		
100	♂	ad.	Бордер Кэйв 1		Бордер Кэйв 1	
100	♂	ad.				Бордер Кэйв 6 (h)
100	♀	ad.	Гановце		Гановце	
100	♂	ad.	Джебел Кафзех 3			Кафзех 3 (f pa t)
100	♂	inf.2		Джебел Кафзех 4		
100	♀	ad.			Джебел Кафзех 5	
100	♂	ad.	Джебел Кафзех 6		Джебел Кафзех 6	
100	♂	ad.		Джебел Кафзех 7		
100	♂	ad.		Джебел Кафзех 8		
100	♂	ad.	Джебел Кафзех 9	Джебел Кафзех 9	Джебел Кафзех 9	Кафзех 9 (c f pa t)
100	♂	inf.1	Джебел Кафзех 10	Джебел Кафзех 10		
100	♂	juv.	Джебел Кафзех 11	Джебел Кафзех 11	Джебел Кафзех 11	
100	♂	juv.		Хауа Фтеах		
100	♂	ad.	Саккопасторе II		Саккопасторе II	
110	♀	juv.	Зуттие (Галилея)		Зуттие (Галилея)	
115	♂	ad.	Элие Спрингс ES-11693		Элие Спрингс ES-11693	
115	♀	inf.1	Сарстедт Sst I			
115	♂	ad.	Фонтешевад II		Фонтешевад II	
119	♀	ad.	Схул II	Схул II	Схул II	Схул II (h u)
119	♂	ad.				Схул III (f t fi)
119	♂	ad.	Схул VI	Схул VI	Схул VI	Схул VI (c h u r f t)
119	♀	mat.	Схул VII	Схул VII	Схул VII	Схул VII (h u r f t)
119	♂	mat.	Схул IX		Схул IX	Схул IX (f)
119	♂	inf.2		Схул X		
119	♂	ad.				Схул 7 (изол.) (f)
119	♂	ad.				Схул 8 (изол.) (f)
119	♂	ad.				Схул 9 (изол.) (f)
119	♂	ad.				Схул 10 (изол.) (f)
119	♂	ad.				Схул 15 (h)
120	♂	ad.	Джебел Ирхунд I		Джебел Ирхунд I	
120	♂	ad.	Джебел Ирхунд II		Джебел Ирхунд II	
120	♂	inf.2		Джебел Ирхунд III		
120	♀	ad.	Саккопасторе I		Саккопасторе I	
130	♂	inf.2	Крапина А			
130	♂	inf.2		Крапина В		
130	♀	ad.	Крапина С	Крапина С	Крапина С	
130	♂	ad.	Крапина D	Крапина D	Крапина D	
130	♂	juv.	Крапина Е	Крапина Е		
130	♀	inf.1		Крапина F		

продолжение таблицы 3

130	♀	ad.		Крапина G		
130	♂	ad.		Крапина H		
130	♂	ad.		Крапина I		
130	♂	ad.				Крапина 1 (f pa)
130	♂	ad.				Крапина 2 (f pa)
130	♂	ad.		Крапина 58		
130	♂	ad.		Крапина 59 (J)		
130	♂	ad.				Крапина 125 (s)
130	♂	ad.				Крапина 127 (s)
130	♂	ad.				Крапина 130 (s)
130	♂	ad.				Крапина 131 (s)
130	♂	ad.				Крапина 132 (s)
130	♂	ad.				Крапина 133 (s)
130	♂	ad.				Крапина 135 (s)
130	♂	ad.				Крапина 139 (s)
130	♂	ad.				Крапина 142 (c)
130	♂	ad.				Крапина 189 (r)
130	♀	ad.		Крапина		
130	♂	ad.	Крапина			
130	♂	ad.	Крапина			
130	♀	juv.		Монтадые		
132	♂	ad.	Мапа		Мапа	
140	♂	ad.	Ньярасса (Эяси), 1935 г.		Ньярасса (Эяси), 1935 г.	
140	♂	ad.	Ньярасса (Эяси), 1938 г.			
140	♂	ad.	Омо I		Омо I	
140	♂	ad.	Омо II		Омо II	
140	♂	ad.	Синга		Синга	
170	♂	inf.2		Понтневидд 2		
180	♀	ad.			Бише сент Вааст	
180	♂	sen.		Бом-де-л'Обезье 11		
180	♂	inf.1		Ля Шез 13		
180	♂	inf.1	Ля Шез 16			
200	♀	ad.				Лезетксики (h)
200	♂	ad.				Эрингсдорф V (f)
200	♀	ad.		Эрингсдорф VI		
200	♂	inf.2		Эрингсдорф VII		
200	♀	ad.	Эрингсдорф IX		Эрингсдорф IX	
200	♀	ad.			Нармада (Хатнор)	
200	♀	ad.				Нармада (c)
200	♀	ad.	Нгандонг I (=Соло 1)		Нгандонг I (=Соло 1)	
200	♂	juv.	Нгандонг II (=Соло 2)			
200	♂	ad.	Нгандонг III (=Соло 5)			
200	♀	ad.	Нгандонг IV (=Соло 3)			
200	♂	ad.	Нгандонг V (=Соло 4)		Нгандонг V (=Соло 4)	
200	♀	ad.	Нгандонг VI (=Соло 12)		Нгандонг VI (=Соло 12)	
200	♂	ad.	Нгандонг VII (=Соло 6)		Нгандонг VII (=Соло 6)	
200	♀	ad.	Нгандонг IX (=Соло 8)		Нгандонг IX (=Соло 8)	
200	♀	ad.	Нгандонг X (=Соло 9)		Нгандонг X (=Соло 9)	

продолжение таблицы 3

200	♂	ad.	Нгандонг XI (=Соло 10)		Нгандонг XI (=Соло 10)	
200	♂	ad.	Нгандонг XII (=Соло 11)		Нгандонг XII (=Соло 11)	
200	♂	ad.				Нгандонг А (=FT 15) (t)
200	♂	ad.				Нгандонг В (=FT 14) (t)
200	♀	ad.	Цзиньнюшан		Цзиньнюшан	
209	♂	ad.	Дали		Дали	
210	♂	ad.	Рейлинген		Рейлинген	
250	♀	ad.		Монтморэн		
250	♂	ad.				Кастель-ди-Гидо 1 GdG-1 (f)
250	♂	ad.				Кастель-ди-Гидо 2 GdG-2 (f)
260	♂	ad.	Флорисбад		Флорисбад	
285	♂	ad.				KNM-ER 999 (f)
300	♂	ad.				Берг Аукас (f)
300	♂	ad.	Нгалоба LH18		Нгалоба LH18	
300	♀	ad.	Штейнгейм		Штейнгейм	
300	♂	ad.	Вертешселлеш II		Вертешселлеш II	
325	♀	ad.		AT-1		
325	♂	juv.		AT-2		
325	♀	juv.		AT-3		
325	♂	ad.				AT-19 (t)
325	♂	ad.				AT-25 (h)
325	♀	ad.		AT-75		
325	♀	juv.		AT-83		
325	♂	juv.	AT-84			
325	♂	ad.				AT 85 (t)
325	♂	ad.				AT-93 (h)
325	♂	ad.	AT-121+AT-1545			
325	♀	juv.		AT-172		
325	♂	ad.	AT-200			
325	♂	ad.				AT-217 (h)
325	♂	ad.	AT-237+AT-499+AT-1155+AT-1156			
325	♂	ad.				AT-247 (c)
325	♀	sen.		AT-250		
325	♂	ad.		AT-300		
325	♂	ad.				AT-320 (s)
325	♂	ad.				AT-343 (s)
325	♂	ad.	AT-365			
325	♂	ad.	AT-400+AT-1050			
325	♂	ad.	AT 404			
325	♂	inf.2	AT-421			
325	♂	ad.	AT-465+AT-624+AT-764+AT-765+AT-766+AT-1159			
325	♀	ad.		AT-505		
325	♂	ad.				AT-550 (c)
325	♂	ad.		AT-604		
325	♂	ad.		AT-605		
325	♂	juv.		AT-607		
325	♂	ad.	AT-626+AT-1150			
325	♂	ad.	AT-629			

продолжение таблицы 3

325	♂	ad.	AT-630+AT-777+AT-1168+AT-1550			
325	♂	ad.	AT-633			
325	♂	inf.2	AT-643			
325	♂	inf.2	AT-644			
325	♂	ad.				AT-658 (h)
325	♂	ad.				AT-670, AT-1043, AT-1044, AT-1331, AT-1783 (pa)
325	♂	ad.	AT-719			
325	♂	ad.	AT-767+963			
325	♂	ad.				AT-790 (h)
325	♂	ad.		AT-792		
325	♂	ad.				AT-794 (s)
325	♀	ad.		AT-950		
325	♂	ad.				AT-1095 (h)
325	♂	ad.	AT-1100+1111+1197+1198			
325	♂	ad.				AT-1106 (c)
325	♂	ad.				AT 1109 (r)
325	♂	ad.				AT-1110 (h)
325	♂	ad.				AT-1117 (h)
325	♂	ad.	AT-1122			
325	♂	ad.				AT-1259 (c)
325	♂	ad.		AT-1775		
325	♂	ad.				AT/TB-1 (t)
325	♂	ad.	Атапуэрка, череп 1			
325	♂	ad.	Атапуэрка, череп 2			
325	♂	juv.	Атапуэрка, череп 3			
325	♂	ad.	Атапуэрка, череп 4		Атапуэрка, череп 4	
325	♂	ad.	Атапуэрка, череп 5	AT-888+AT-721	Атапуэрка, череп 5	
325	♂	juv.	Атапуэрка, череп 6		Атапуэрка, череп 6	
325	♂	juv.	Атапуэрка, череп 7			
325	♂	ad.	Атапуэрка, череп 8			
325	♂	ad.	SH Occ.II			
325	♂	ad.	SH Occ.IV			
325	♂	ad.				SH Scapula I (s)
325	♂	juv.				SH Humerus I (h)
325	♂	ad.				SH Humerus II (h)
325	♂	ad.				SH Humerus III (h)
325	♂	ad.				SH Humerus IV (h)
325	♂	ad.				SH Humerus V (h)
325	♂	ad.				SH Humerus VI (h)
325	♂	ad.				SH Radius I (r)
325	♂	ad.				SH Radius II (r)
375	♀	ad.		Азых		
400	♂	ad.		Сиди-Абдеррахман		
400	♂	ad.	Бильцингслебен			
400	♂	ad.	Сале		Сале	
400	♀	ad.			Нгави 1	
400	♂	ad.	Самбунгмачан 1		Самбунгмачан 1	
400	♂	ad.				Самбунгмачан 2 (t)
400	♂	ad.	Самбунгмачан 3		Самбунгмачан 3	
400	♀	ad.	Сванскомб		Сванскомб	
400	♂	ad.	Чизиншан			

продолжение таблицы 3

412	♂	ad.	Лонтандун (Гексьян) РА 830	Лонтандун (Гексьян) РА 830	Лонтандун (Гексьян) РА 830	
420	♂	ad.		Синантроп		
420	♂	juv.		Синантроп		
420	♂	ad.		Синантроп		
420	♂	ad.		Синантроп 9		
420	♂	ad.	Синантроп 13			
420	♀	ad.		Синантроп АII		
420	♂	inf.2		Синантроп В1		
420	♂	ad.		Синантроп В4		
420	♂	ad.		Синантроп В5		
420	♂	ad.		Синантроп FI		
420	♂	ad.		Синантроп G1		
420	♀	ad.		Синантроп HI		
420	♀	ad.		Синантроп KI		
420	♂	inf.2	Синантроп I			
420	♂	ad.	Синантроп II		Синантроп II	
420	♂	ad.	Синантроп III		Синантроп III	
420	♂	ad.	Синантроп V (=Skull III)			
420	♀	ad.			Синантроп VI	
420	♂	ad.	Синантроп X		Синантроп X	
420	♀	ad.	Синантроп XI		Синантроп XI	
420	♂	ad.	Синантроп XII		Синантроп XII	
420	♂	ad.		Синантроп реконст- рукция		
420	♀	ad.	Синантроп рек. Вейд. по XI			
420	♂	ad.	Синантроп рек. нов. по XII			
420	♂	ad.				Синантроп (с)
420	♂	ad.				Синантроп СИ I (f)
420	♀	ad.				Синантроп СИ II (f)
420	♂	ad.				Синантроп СИ (h)
420	♂	ad.				Синантроп СИ IV (f)
420	♂	ad.				Синантроп СИ V (f)
420	♂	ad.				Синантроп СИ VI (f)
420	♂	ad.				Синантроп 1951 (h t)
436	♂	ad.				Седиа дель Диаволо (f)
450	♀	ad.		Араго II		
450	♂	ad.		Араго XIII		
450	♂	ad.	Араго XXI		Араго XXI	
450	♂	ad.				Араго XLIV (p)
450	♂	juv.		Томас I		
500	♂	ad.				Боксгроуф 1 (t)
500	♂	juv.		Рабат		
500	♂	ad.		Мауэр (Гейдельберг)		
500	♂	ad.		ОН 23		
500	♂	ad.	Ндугу		Ндугу	
581	♂	ad.	Юнхсянь 2 EV 9002			
600	♀	ad.		Ченьцзяо (Лантьянь 1963 г.) РА 86		
600	♂	ad.				KNM-BK 66 (u)
640	♂	ad.	Бодо		Бодо	
660	♂	ad.		Каптурин (Баринго) KNM-BK 67		

продолжение таблицы 3

660	♂	ad.		Каптурин (Баринго) KNM-BK 8518		
700	♀	ad.		Атлантроп (Терни- фин) I		
700	♀	ad.		Атлантроп (Терни- фин) II		
700	♂	ad.		Атлантроп (Терни- фин) III		
700	♂	ad.	Атлантроп (Терни- фин) IV		Атлантроп IV “опти- мум”	
700	♂	ad.	Петралона		Петралона	
775	♀	ad.	Гунванлин (Лантьянь 1964 г.)		Гунванлин (Лантьянь 1964 г.)	
790	♂	ad.		ATD 6-5		
790	♂	inf.1	ATD 6-14			
790	♂	inf.2	ATD 6-15+6-69		ATD 6-15+6-69	
790	♂	ad.				ATD 6-22 (pa)
790	♂	ad.				ATD 6-37 (c)
790	♂	juv.	ATD 6-38			
790	♂	ad.				ATD 6-43 (r)
790	♂	ad.				ATD 6-50 (c)
790	♂	juv.				ATD 6-55 (c)
790	♂	ad.				ATD 6-56 (pa)
790	♂	ad.	ATD 6-58			
800	♀	ad.		Кедунг-Брубус		
800	♂	ad.	Питекантроп I (=Триниль 2)		Питекантроп I (=Триниль 2)	
800	♀	ad.	Питекантроп II (=Сангиран 2)		Питекантроп II (=Сангиран 2)	
800	♀	juv.	Питекантроп III (=Сангиран 3)			
800	♂	ad.	Питекантроп V (=Сангиран 1963 г.)		Питекантроп V	
800	♂	ad.	Питекантроп VI (=Сангиран 10)		Питекантроп VI (=Сангиран 10)	
800	♂	ad.	Питекантроп VII (=Сангиран 12)		Питекантроп VII (=Сангиран 12)	
800	♂	ad.				Питекантроп I (f)
800	♂	ad.				Питекантроп II (f)
800	♂	ad.				Питекантроп III (f)
800	♂	ad.				Питекантроп IV (f)
800	♂	ad.				Питекантроп V (f)
850	♂	ad.	Чепрано		Чепрано	
1000	♂	ad.	"Чадантроп"			
300-1000	♂	ad.	Брокен Хилл		Брокен Хилл	
300-1000	♂	ad.				Брокен Хилл E689 (f)
300-1000	♂	ad.				Брокен Хилл E691 (t)
300-1000	♂	ad.				Брокен Хилл EM793 (f)
1000	♂	ad.		Сангиран 1		
1000	♂	ad.		Сангиран 5		
1000	♂	ad.		Сангиран 6		
1000	♂	ad.		Сангиран 8		
1000	♂	ad.		Сангиран 9		
1000	♂	ad.	Питекантроп IV (=Сангиран 4)		Питекантроп IV (=Сангиран 4)	

продолжение таблицы 3

1000	♂	ad.	Питекантроп VIII (=Сангиран 17)		Питекантроп VIII (=Сангиран 17)	
1000	♂	juv.		ОН 12	ОН 12	
1000	♂	ad.		ОН 22		
1000	♂	ad.				ОН 28 (p f)
1000	♂	ad.		ОН 51		
1000	♂	ad.			Данакиль UA 31	
1000	♂	ad.			Боури (Дака) BOU-VP-2/66	
1000	♂	ad.	Салданья	Салданья	Салданья	
1000	♂	ad.				KNM-WT 19700 (t)
1100	♂	ad.				ОН 34 (f)
1150	♂	ad.				ОН 36 (u)
1300	♂	ad.		KNM-ER 3230		
1400	♂	ad.		Дманиси D211		
1400	♂	juv.	Дманиси D2280		Дманиси D2280	
1400	♀	juv.	Дманиси D2282		Дманиси D2282	
1400	♂	mat.		Дманиси D2600		
1400	♀	juv.	Дманиси D2700	Дманиси D2735	Дманиси D2700	
1400	♂	ad.	ОН 9		ОН 9	
1400	♂	ad.		KNM-ER 731		
1400	♂	ad.				KNM-ER 739 (h)
1400	♂	ad.		KNM-ER 992		
1400	♂	ad.		KNM-ER 1507		
1400	♂	ad.	KNM-CH 1			
1400	♂	ad.	KGA10-525	KGA10-525	KGA10-525	
1400	♂	ad.		Пенинж (Натрон)		
1400	♂	ad.		KNM-ER 404		
1400	♂	ad.		KNM-ER 726		
1500	♂	ad.	KNM-ER 406		KNM-ER 406	
1530	♂	juv.	KNM-WT 15000	KNM-WT 15000	KNM-WT 15000	KNM-WT 15000 (c h s f t)
1530	♂	ad.				KNM-ER 373 (f)
1530	♂	ad.		KNM-ER 725		
1530	♂	ad.		KNM-ER 728		
1530	♂	ad.		KNM-ER 729		
1530	♂	ad.	KNM-ER 733	KNM-ER 733		
1530	♂	ad.				KNM-ER 803ab (f t)
1530	♂	ad.		KNM-ER 805A		
1530	♂	ad.				KNM-ER 1807 (f)
1530	♂	ad.		KNM-ER 25520		
1570	♂	ad.	KNM-ER 3883		KNM-ER 3883	
1600	♂	ad.	KNM-ER 405			
1600	♀	ad.	KNM-ER 407		KNM-ER 407	
1600	♂	ad.		KNM-ER 727		
1600	♂	ad.		KNM-ER 730		
1600	♀	ad.	KNM-ER 732		KNM-ER 732	
1600	♂	ad.		KNM-ER 818		
1600	♂	ad.		KNM-ER 819		
1600	♂	inf.2		KNM-ER 820		
1600	♂	ad.		KNM-ER 1468		
1600	♂	ad.		KNM-ER 1501		
1600	♂	ad.		KNM-ER 1502		
1600	♂	ad.		KNM-ER 1506A		
1600	♂	ad.	KNM-ER 1805	KNM-ER 1805	KNM-ER 1805	
1600	♀	ad.	KNM-ER 1813		KNM-ER 1813	
1600	♀	ad.	KNM-ER 3733		KNM-ER 3733	

продолжение таблицы 3

1600	♂	ad.	KNM-ER 3891			
1600	♂	ad.	KNM-ER 7330			
1600	♀	juv.	OH 13	OH 13	OH 13	
1650	♂	ad.	SK 80/846/847		SK 80/846/847	
1650	♂	ad.				SKX 10924 (h)
1650	♂	ad.				SKX 2045 (r)
1700	♂	ad.				OH 6 (t fi)
1700	♂	juv.	OH 16	OH 16	OH 16	
1700	♂	ad.		OH 37		
1700	♀	mat.	Stw 53			
1700	♂	ad.		KNM-ER 1483		
1700	♀	ad.	DNH 7	DNH 7		
1700	♂	ad.		DNH 8		
1700	♂	ad.		<i>P. robustus</i>		
1700	♂	ad.		SK 6		
1700	♂	ad.	SK 11			
1700	♂	ad.		SK 12		
1700	♂	inf.2	SK13			
1700	♀	ad.		SK 15 (Телантроп I)		
1700	♂	ad.		SK 23		
1700	♂	ad.		SK 34		
1700	♂	ad.		SK 45 (Телантроп II)		
1700	♂	juv.	SK 47		SK 47	
1700	♀	ad.	SK 48			
1700	♂	ad.				SK 50 (p)
1700	♂	juv.	SK 52		SK 54	
1700	♂	juv.				
1700	♂	inf.2		SK 62		
1700	♂	inf.2		SK 64		
1700	♂	ad.	SK 79			
1700	♂	ad.				SK 82 (f)
1700	♂	ad.	SK 83			
1700	♂	ad.				SK 97 (f)
1700	♂	ad.			SK 1585	
1700	♂	ad.				SK 3121 (f)
1700	♂	inf.1		SK 3978		
1700	♂	ad.				SK 24600 (h)
1700	♂	ad.		SKW 5		
1700	♂	ad.	SKW 11			
1700	♂	ad.				SKW 19 (f)
1700	♂	ad.	KNM-ER 158			
1700	♂	ad.		KNM-ER 403		
1700	♂	ad.		KNM-ER 801A		
1700	♂	ad.				KNM-ER 1808 (c f)
1750	♂	juv.			KNM-WT 17400	
1770	♂	ad.		KNM-ER 5429		
1780	♂	ad.		KNM-ER 810A		
1800	♀	inf.1	Моджокерто		Моджокерто	
1800	♂	juv.	OH 5		OH 5	
1800	♂	juv.		OH 7 (нижняя челюсть)		
1800	♂	juv.	OH 7 (теменная)		OH 7	
1800	♀	ad.	OH 24		OH 24	
1800	♂	ad.				OH 48 (c)
1800	♀	mat.	OH 62			
1800	♂	ad.	OH 65			
1800	♂	inf.2		KNM-WT 16842		

продолжение таблицы 3

1800	♂	ad.	KNM-ER 23000		KNM-ER 23000	
1800	♂	ad.				P. boisei (f)
1850	♂	inf.1	KNM-ER 1590			
1850	♂	ad.		KNM-ER 1806		
1850	♂	ad.		KNM-ER 3229		
1880	♂	ad.		KNM-ER 5877		
1880	♂	ad.	KNM-ER 13750		KNM-ER 13750	
1890	♂	ad.		KNM-ER 1802		
1890	♂	ad.		KNM-ER 1801		
1890	♂	ad.				KNM-ER 1481 (f)
1890	♂	ad.		KNM-ER 1482		
1890	♂	ad.				KNM-ER 3728 (f)
1890	♂	ad.	KNM-ER 3732			
1900	♂	ad.		Лунгупо		
1900	♂	ad.		KNM-ER 1469		
1900	♂	ad.	KNM-ER 1470		KNM-ER 1470	
1900	♂	ad.		KNM-ER 1803		
1900	♂	ad.		KNM-ER 3729		
1900	♂	ad.		KNM-ER 3731		
2000	♂	juv.	TM 1517	TM 1517		TM 1517 (h)
2000	♂	ad.	KNM-ER 2602			
2150	♂	ad.	Omo-323-896a,b		Omo 323	
2250	♂	ad.		OMO L74A-21		
2250	♂	ad.		OMO L74A-125		
2300	♂	ad.				Omo L40-19 (u)
2330	♂	ad.	AL 666-1			
2360	♂	ad.		OMO L860-2		
2390	♂	inf.2			Omo L338y-6	
2400	♂	ad.		UR 501		
2450	♂	inf.1	Stw 151	Stw 151		
2500	♂	ad.		OMO 18-18		
2500	♂	ad.		KNM-WT 16005		
2500	♂	ad.	KNM-WT 17000		KNM-WT 17000	
2500	♀	ad.	Sts 71		Sts 71	
2500	♂	ad.	BOU-VP-12/130		BOU-VP-12/130	
2500	♂	ad.				BOU-VP-35/1 (h)
2600	♂	inf.2	Таунг	Таунг	Таунг	
2600	♂	ad.				Omo 119-73-2718 (h)
2700	♂	ad.				KNM-WT 16002 (f)
2700	♂	ad.			Sts II	
2700	♂	ad.	Sts III			
2700	♀	ad.	Sts 5		Sts 5	
2700	♂	ad.		Sts 7		Sts 7 (s h)
2700	♂	ad.	Sts 13			
2700	♂	ad.				Sts 14 (p f)
2700	♂	ad.	Sts 17			
2700	♂	ad.			Sts 19/58	
2700	♂	juv.	Sts 52a	Sts 52		
2700	♂	ad.	Sts 53			
2700	♂	ad.			Sts 60	
2700	♂	ad.	Sts 63			
2700	♂	ad.	Stw 73			
2700	♂	ad.	Stw 505		Stw 505	
2700	♂	ad.				Stw 514 (t)
2700	♂	ad.		<i>A. africanus</i>		
3000	♂	ad.		" <i>A. prometheus</i> "		
3000	♂	ad.			MLD 1	

продолжение таблицы 3

3000	♂	ad.				MLD 7 (p)
3000	♂	ad.	MLD 37/38		MLD 37/38	
3000	♂	ad.		AL 145-35		
3000	♂	ad.		AL 188-1		
3000	♂	ad.		AL 198-1		
3000	♂	ad.		AL 198-13		
3000	♂	ad.	AL 200-1a			
3000	♂	ad.		AL 207-1		
3000	♂	ad.		AL 207-13		
3000	♂	ad.		AL 266-1		
3000	♂	ad.		AL 277-1		
3000	♂	ad.		AL 400-1a		
3000	♂	ad.	AL 427-1			
3000	♂	ad.	AL 444-2	AL 444-2b	AL 444-2	
3150	♂	juv.	MLD 1			
3150	♂	ad.	MLD 6			
3150	♂	ad.		MLD 18		
3150	♂	ad.		MLD 34		
3150	♂	ad.		MLD 40		
3200	♀	ad.		AL 288-1	AL 288-1	AL 288-1 (s h p f t)
3210	♂	ad.		AL-333w-1a+b		
3210	♂	ad.				AL 333-3 (f)
3210	♂	ad.				AL 333-4 (f)
3210	♂	ad.				AL-333x-6/9 (c)
3210	♂	ad.		AL-333w-12		
3210	♂	ad.		AL-333w-32+60		
3210	♀	ad.	AL 333-45		AL 333-45	
3210	♂	inf.2			AL 333-105	
3210	♀	ad.	AL 333 сборный	AL 333 сборный		
3250	♂	ad.		KT12/H1		
3300	♂	ad.			AL 162-28	
3300	♂	ad.	AL 417-1d	AL 417-1a		
3350	♂	ad.		KNM-WT 8556		
3350	♂	ad.		KNM-WT 16006		
3350	♂	ad.	KNM-WT 40000			
3350	♂	ad.	KNM-WT 40001			
3390	♂	ad.				AL 137-50 (h)
3400	♂	ad.		AL 128-23		
3400	♂	ad.				AL 129-1a (f)
3400	♂	ad.				MAK-VP 1/1 (f)
3400	♂	ad.				MAK-VP-1/3 (h)
3400	♂	ad.		MAK-VP-1/12		
3500	♀	ad.	AL 199-1			
3500	♂	ad.		KNM-WT 22944A		
3600	♂	ad.	Гаруси 1			
3700	♂	ad.		LH 4		
3870	♂	ad.	Белохдили BEL-VP-1/1			
3940	♂	ad.				KNM-ER 20419 (r)
3940	♂	ad.	KNM-ER 30200			
3940	♂	ad.	KNM-ER 30745			
4150	♂	ad.				KNM-KP 271 (h)
4150	♀	ad.		KNM-KP 29281		
4150	♂	ad.	KNM-KP 29283			
4150	♂	ad.				KNM-KP 29285A (t)
4150	♂	ad.		KNM-KP 29286		
4150	♂	ad.		KNM-KP 29287		

окончание таблицы 3

4150	♂	ad.		KNM-KP 30500		
4150	♂	inf.1		KNM-KP 31712		
4150	♂	ad.		KNM-KP 31713		
5500	♂	ad.		ALA-VP-2/10		
5800	♂	ad.		BAR 1000'00		
5800	♂	ad.				BAR 1002'00 (f)
5800	♂	ad.				BAR 1003'00 (f)
6500	♂	ad.		TM 266-02-154-1	TM 266-01-060-1	
6500	♂	ad.	TM 266-01-060-1			
9000	♂	ad.	<i>Ouranopithecus macedonensis</i> NKT-89			
9000	♂	ad.	<i>Ouranopithecus macedonensis</i> XIR-1			
9600	♂	ad.	<i>D. laietanus</i> Can Llobateres CLI-18000 (IPMC 18000)			
9700	♂	ad.		<i>D. brancoi</i> RUD14-70		
9700	♂	ad.	<i>D. brancoi</i> RUD 15			
9700	♂	ad.	<i>D. brancoi</i> RUD 44, 45, 47, 140-144 D7			
9700	♂	ad.	<i>D. brancoi</i> RUD 77			
9700	♂	ad.	<i>D. brancoi</i> RUD 197-200			
9700	♂	ad.		<i>Anapithecus</i> RUD A8		
9700	♂	ad.	<i>Anapithecus</i> RUD 83			
10000	♂	ad.		<i>Dryopithecus fontani</i>		
10000	♂	ad.		<i>Dryopithecus pilgrimi</i>		
10000	♂	ad.		<i>Sivapithecus gimalensis</i>		
10000	♂	ad.		<i>Sivapithecus</i> AMNH 1941		
10000	♂	ad.		<i>Sivapithecus</i> GSP 9564		
10100	♂	ad.	<i>Ankarapithecus meteai</i> MTA 2125	<i>Ankarapithecus meteai</i>		
12000	♂	ad.	орангутан из Хоа Бинг			
13000	♂	ad.		<i>Otaviapithecus namibiensis</i>		
18000	♂	ad.		<i>Afropithecus</i> KNM-WK 16840		
18000	♂	ad.		<i>Afropithecus</i> KNM-WS 11599		
19000	♂	ad.		<i>Proconsul</i> SO 396		

* с – данные по ключице, s – по лопатке, h – по плечевой кости, u – по локтевой кости, r – по лучевой кости, p – по тазу, f – по бедренной кости, pa – по коленной чашечке, t – по большой берцовой кости, fi – по малой берцовой кости.

Программа измерений черепа

№ п/п	№ по Мартину	Название размера	Точки размера	Инструмент*
		I. Общие размеры мозгового черепа		
1	1	Продольный диаметр черепа до ор	g-op	ТЦ
2	1b	Продольный диаметр от орh	on-op	ТЦ
3	1d	Продольный диаметр от n	n-op	ТЦ
4	2	Продольный диаметр до i	g-i	ТЦ
5	3	Продольный диаметр до l	g-l	ТЦ
6	3a	Продольный диаметр от n до l	n-l	ТЦ
7	8	Наибольшая ширина черепа	eu-eu	ТЦ
8	11	Ширина основания черепа от au	au-au	ТЦ
9	11(1)	Ширина основания черепа от ро	po-po	ТЦ
10	17	Высотный диаметр черепа от ba	ba-b	ТЦ
11	17(1)	Высотный диаметр черепа от sphba	sphba-b	ТЦ
12	"20"	Ушная высота (прямое расстояние)	po-b	СЦ
13	24a	Поперечная дуга черепа от au	au-b-au	Л
14	5	Длина основания черепа	n-endba	ТЦ
		Размеры лобной кости		
15	29	Лобная хорда	n-b	СЦ
16	29(1)	Глабеллярная хорда	n-on	СЦ
17	29(2)	Хорда мозговой части лобной кости	on-b	СЦ
18		Хорда n-g	n-g	СЦ
19		Хорда g-on	g-on	СЦ
20	10	Наибольшая ширина лба	co-co	СЦ
21	9	Наименьшая ширина лба	ft-ft	СЦ
22	26	Лобная дуга	n-b	Л
23	26(1)	Глабеллярная дуга	n-on	Л
		Размеры теменной кости		
24	30	Теменная хорда	b-l	СЦ
25	27	Теменная дуга	b-l	Л
		Размеры затылочной кости		
26	31	Затылочная хорда	l-o	СЦ
27	28	Затылочная дуга	l-o	Л
28	31(1)	Хорда верхней части затылка до i	l-i	СЦ
29	28(1)	Дуга верхней части затылка до i	l-i	Л
30		Хорда верхней части затылка до ор	l-op	СЦ
31	31(2)	Хорда нижней части затылка от i	i-o	СЦ
32		Хорда нижней части затылка от ор	op-o	СЦ
33	12	Ширина затылка	ast-ast	СЦ
34	30(3)	Затылочно-теменная хорда	ast-l	СЦ
35		Хорда выступления затылка	ast-op	СЦ
36	7	Длина затылочного отверстия	endba-o	СЦ
37	16	Ширина затылочного отверстия		СЦ

продолжение таблицы 4

Размеры височной кости				
38		Наибольшая длина височной кости	от переднего края чешуи до ast	СЦ
39		Наибольшая высота чешуи височной кости над po	po – вершина чешуи	СЦ
40		Наибольшая длина чешуи височной кости	от переднего края чешуи до ее заднего края	СЦ
41		Длина основания скулового отростка височной кости	от передней стороны основания скулово- го отростка до ep	СЦ
42		Длина скулового отростка височной кости	от верхней точки скуло-височного шва до au	СЦ
43		Ширина основания сосцевидного отростка по Зойя	от верхнего угла слухового отверстия до заднего конца двубрюшной вырез- ки	
44		Высота сосцевидного отростка к линии ширины основания	от линии ширины до ms	
II. Общие размеры лицевого скелета				
45	48	Верхняя высота лица	n-pr	СЦ
46	40	Длина основания лица	endba-pr	ТЦ- СЦ
47		Выступление носовых костей	endba-rhi	ТЦ
48	43	Верхняя ширина лица	fmt-fmt	СЦ
49	43(1)	Биорбитальная ширина	fmo-fmo	СЦ
50		Хорда выступления верхнего профиля	n-fmo	СЦ
51	45	Скуловой диаметр	zy-zy	ТЦ
52	46	Средняя ширина лица	zm-zm	СЦ
53		Хорда выступления среднего профиля	ns-zm	СЦ
Размеры орбитной области				
54	52	Высота левой орбиты		СЦ
55	51	Ширина левой орбиты	mf-ek	СЦ
Размеры носовой области				
56	55	Высота носа	n-ns	СЦ
57	56	Прямая высота носовых костей	n-rhi	СЦ
58	50	Максиллофронтальная ширина	mf-mf	СЦ
59	57	Симотическая ширина	наименьшая ширина носовых костей	СЦ
60	54	Ширина носа	nl-nl	СЦ
Размеры скуловой области				
61	41c	Наибольшая высота скуловой кости	fmo-zm	СЦ
62	48d	Наименьшая высота скуловой кости	минимальное рас- стояние от орбитно- го края до zm	СЦ

окончание таблицы 4

63		Длина скуловой дуги	au-zm	СЦ
		Размеры верхней челюсти		
64	48(3)	Орбито-альвеолярная высота	or – септа между альвеолами P ² /M ¹	СЦ
65	48(1)	Высота альвеолярного отростка	ns-pr	СЦ
66	"60"	Длина альвеолярной дуги от pr	pr – конец альвеолярной дуги слева	СЦ
67	62	Длина неба	ol-sta	СЦ
68	61	Ширина альвеолярной дуги	наибольшая снару- жи	СЦ
69	63	Ширина неба между внутренними краями альвеол M ²	M ² -M ²	СЦ

* ТЦ – малый толстотный циркуль, СЦ – скользящий циркуль, Л – измерительная лента.

Таблица 5

Программа измерений нижней челюсти

№ п/п	№ по Мартину	Название размера	Измерительные точки	Инструмент
		Общие размеры нижней челюсти		
1	65	Мыщелковая ширина	cd. lat.-cd. lat.	СЦ
2		Ширина между вершинами мыщелков		СЦ
3	65(1)	Венечная ширина	kr-kr	СЦ
4	66	Угловая ширина	go-go	СЦ
5		Общая длина	id-вершина мыщелка	СЦ
6	go gn go (Биом.)	"Нижняя" дуга челюсти	endgo-gn-endgo	Л
7	go pa go (Биом.)	"Передняя" дуга челюсти	endgo-pg-endgo	Л
		Размеры тела нижней челюсти		
8		id-endgo	id-endgo	СЦ
9	gn go (Биом.)	Прямая длина	gn-endgo	СЦ
10	69	Высота симфиза	gn-id	СЦ
11		Высота тела между M ₁ и M ₂ слева		СЦ
12		Толщина тела между M ₁ и M ₂ слева		СЦ
		Размеры альвеолярной дуги нижней челюсти		
13		Ширина между латеральными краями альвеол клыков	C ₁ -C ₁	СЦ
14		Ширина между латеральными краями альвеол вторых моляров	ekm-ekm (M ₂ -M ₂)	СЦ
15		id-задний (боковой) край альвеолы клыка	id-C ₁	СЦ
16		id-задний край альвеолы второго моляра	id-ekm (id-M ₂)	СЦ

окончание таблицы 5

17		Длина альвеол М ₁ -М ₂ (слева)		СЦ
18		Длина альвеол М ₁ -М ₃ (слева)		СЦ
		Размеры восходящей ветви нижней челюсти		
19	70	Высота ветви до вершины мышелка	go-вершина мышелка	СЦ
20		Высота венечного отростка от go	go-kr	СЦ
21	71	Наибольшая ширина ветви		СЦ
22	71a	Наименьшая ширина ветви		СЦ
23	71(1)	Ширина вырезки		СЦ
24	70(3)	Глубина вырезки		КЦ
25		Ширина суставного отростка (поперечный диаметр)	cd.lat.-cd.med.	СЦ
26		Толщина суставного отростка (сагиттальный диаметр спереди-назад)		СЦ

* КЦ – координатный циркуль, СЦ – скользящий циркуль, Л – измерительная лента.

Таблица 6

Программа описания черепа и нижней челюсти

№ п/п	Название размера, баллы
	Мозговой череп
1	Надбровье по Бунаку: 1) нет; 2) слабое; 3) сильное; 4) торус.
2	Сагиттальный валик лобной кости: 1) нет; 2) слабый; 3) сильный.
3	Теменной гребень: 1) нет; 2) слабый; 3) сильный.
4	Затылочный валик: 1) нет; 2) слабая линия; 3) сильная линия; 4) валик; 5) гребень.
5	Затылочный бугор: 1) нет; 2) слабый; 3) сильный; 4) загнутый.
6	Нижняя площадка затылка, выраженность сагиттального гребешка и ямок: 1) нет; 2) слабый; 3) сильный.
	Лицевой череп
7	Форма носовых костей сбоку: 1) вогнутые; 2) прямые; 3) волнистые; 4) горбатые.
8	Форма подносового края спереди: 1) подносовая ость сильно выступает вверх; 2) прямая; 3) выгнутая вниз.
9	Нижний край носового отверстия сбоку: 1) острый; 2) округленный; 3) предносовые ямки; 4) предносовой желоб.
10	Скуловая область, линия от zm до альвеолярного отростка, вид спереди: 1) линия сильно изогнута; 2) слабо изогнута; 3) линия прямая.
11	Собачья (клыковая) ямка: 1) нет; 2) слабая; 3) средняя; 4) сильная.
	Нижняя челюсть
12	Выступление подбородка: 1) скошенный назад и закругленный снизу; 2) скошенный назад, но не закругленный снизу; 3) прямой; 4) слабо выступает; 5) сильно выступает.
13	Рельеф задней стороны симфиза нижней челюсти: 1) гладкий; 2) ямка; 3) ямка и 1-2 ости; 4) ямка и 3 ости; 5) 1-2 ости; 6) 3 и более остей.
14	Положение двубрюшных ямок нижней челюсти: 1) сзади; 2) снизу; 3) нет ямок.
15	Число подбородочных отверстий слева и справа отдельно.
16	Наличие М ₃ : 1) есть с обеих сторон; 2) есть только справа; 3) есть только слева; 4) нет с обеих сторон.
17	Угол нижней челюсти: 1) плавная округлая дуга; 2) прямой округленный; 3) выступающий округленный; 4) выступающий угловатый; 5) загнутый вниз; 6) загнутый назад.

Программа измерений эндокрана

№	Размер	Измерительные точки	Инструмент*
I	Общие размеры эндокрана		
1	Общая длина эндокрана	хорда f-op	ТЦ
2	Общая дуга эндокрана	дуга f-R-op	Л
3	Нижняя длина эндокрана	хорда fm-om	ТЦ/СЦ
4	Наибольшая дуга эндокрана	дуга fm-R-om	Л
5	Боковая дуга эндокрана	дуга fm-Rm-om	Л
6	Нижняя дуга эндокрана	дуга fm-Sy-t-ti-om	Л
7	Общая высота эндокрана	высота ba-R	ТЦ
8	"Ушная" высота эндокрана	высота py-R	СЦ
9	Наибольшая ширина эндокрана	хорда eu-eu	ТЦ
10	Дуга наибольшей ширины эндокрана	дуга eu-R-eu	Л
II	Лобная доля эндокрана		
11	Лобная высота эндокрана	хорда Sy-R	СЦ
12	Лобная ширина эндокрана	хорда p-p	ТЦ/СЦ
13	Брегматическая лобная дуга эндокрана	дуга p-b-p	Л
14	Передняя лобная дуга эндокрана	дуга p-f-p	Л
15	Общая лобная длина эндокрана	хорда fm-R	СЦ
16	Общая лобная дуга эндокрана	дуга fm-R	Л
17	Передняя лобная длина эндокрана	хорда fm-b	СЦ
18	Передняя лобная дуга эндокрана	дуга fm-b	Л
19	Боковая общая лобная длина эндокрана	хорда fm-Rm	СЦ
20	Боковая общая лобная дуга эндокрана	дуга fm-Rm	Л
21	Боковая передняя лобная длина эндокрана	хорда fm-cm	СЦ
22	Боковая передняя лобная дуга эндокрана	дуга fm-cm	Л
23	Наибольшая нижняя длина лобной доли эндокрана	хорда fm-Sy	СЦ
24	Наибольшая нижняя дуга лобной доли эндокрана	дуга fm-fx-fi-Sy	Л
25	Длина нижнего подъема лобной доли эндокрана	хорда fm-fx	СЦ
26	Дуга нижнего подъема лобной доли эндокрана	дуга fm-fx	Л
27	Передняя нижняя длина лобной доли эндокрана	хорда fm-fi	СЦ
28	Длина орбитной части лобной доли эндокрана	хорда la-Sy	СЦ
29	Дуга орбитной части лобной доли эндокрана	дуга la-Sy	Л
30	Задняя нижняя длина лобной доли эндокрана	хорда fi-Sy	СЦ
III	Теменная доля эндокрана		
31	Передняя высота теменной доли эндокрана	хорда Sy _m -R	СЦ
32	Задняя высота теменной доли эндокрана	хорда Sy'-lm	СЦ
33	Переднетеменная ширина эндокрана	хорда Sy _m -Sy _m	СЦ
34	Супрамаргинальная ширина эндокрана	хорда smg-smg	ТЦ/СЦ
35	Супрамаргинальная дуга эндокрана	дуга smg-R-smg	Л
36	Ангулярная ширина эндокрана	хорда ang-ang	ТЦ/СЦ
37	Ангулярная дуга эндокрана	дуга ang-ang	Л
38	Заднетеменная ширина эндокрана	хорда lm-lm	СЦ
39	Общая длина теменной доли эндокрана	хорда R-l	СЦ
40	Общая дуга теменной доли эндокрана	дуга R-l	Л
41	Боковая длина теменной доли эндокрана	хорда Rm-lm	СЦ
42	Боковая дуга теменной доли эндокрана	дуга Rm-lm	Л

окончание таблицы 5

IV	Затылочная доля эндокрана		
43	Затылочная высота эндокрана	хорда l-to	СЦ
44	Затылочная ширина эндокрана	хорда to-to	СЦ
45	Лямбдатическая затылочная дуга эндокрана	дуга to-l-to	Л
46	Задняя затылочная дуга эндокрана	дуга to-op-to	Л
47	Общая длина затылочной доли эндокрана	хорда l-om	СЦ
48	Общая дуга затылочной доли эндокрана	дуга l-om	Л
49	Боковая длина затылочной доли эндокрана	хорда lm-om	СЦ
50	Боковая дуга затылочной доли эндокрана	дуга lm-om	Л
51	Нижняя длина затылочной доли эндокрана	хорда to-om	СЦ
52	Нижняя дуга затылочной доли эндокрана	дуга to-om	Л
V	Мозжечок		
53	Общая ширина мозжечка	оба полушария	СЦ
54	Длина полушария мозжечка	латерально	СЦ
55	Ширина полушария мозжечка	вертикально	СЦ
VI	Височная доля эндокрана		
56	Сильвиева ширина эндокрана	хорда Sy-Sy	ТЦ/СЦ
57	Передневисочная ширина эндокрана	хорда t-t	СЦ
58	Передняя высота височной доли эндокрана	хорда Sy-ti	СЦ
59	Передняя высотная дуга височной доли эндокрана	дуга Sy-ti	Л
60	Средняя высота височной доли эндокрана	хорда Sy _m -tm	СЦ
61	Средняя высотная дуга височной доли эндокрана	дуга Sy _m -tm	Л
62	Задняя высота височной доли эндокрана	хорда Sy'-to	СЦ
63	Задняя высотная дуга височной доли эндокрана	дуга Sy'-to	Л
64	Наибольшая длина височной доли эндокрана	хорда t-to	СЦ
65	Наибольшая дуга височной доли эндокрана	дуга t-to	Л
66	Верхняя длина височной доли эндокрана	хорда Sy-Sy'	СЦ
67	Средняя длина височной доли эндокрана	хорда t-tp	СЦ
68	Диагональная длина височной доли эндокрана	хорда Sy-to	СЦ
69	Наибольшая нижняя дуга височной доли эндокрана	дуга Sy-t-ti-to	Л
70	Ширина височной ямки эндокрана		СЦ
71	Глубина височной ямки эндокрана		СЦ

* ТЦ – малый толстотный циркуль, СЦ – скользящий циркуль, Л – измерительная лента.

Таблица 8

Программа измерений посткраниального скелета

№ п/п	№ по Мартину	Название размера
1	1	Наибольшая длина ключицы
2	6	Окружность середины диафиза ключицы
3	12	Длина суставной впадины лопатки (гленоидная высота)
4	13	Ширина суставной впадины лопатки (гленоидная ширина)
5	1	Наибольшая длина плечевой кости
6	5	Наибольший диаметр середины диафиза плечевой кости

окончание таблицы 8

7	6	Наименьший диаметр середины диафиза плечевой кости
8	7a	Окружность середины диафиза плечевой кости
9	4	Ширина нижнего эпифиза плечевой кости
10	12a	Дистальная суставная ширина плечевой кости
11	11	Ширина блока плечевой кости
12	18	Угол скрученности (торзион) плечевой кости
13	1	Максимальная длина локтевой кости
14	2	Физиологическая длина локтевой кости
15	13	Верхняя ширина диафиза локтевой кости
16	14	Верхний сагиттальный диаметр диафиза локтевой кости
17	1	Наибольшая длина лучевой кости
18	4	Ширина диафиза лучевой кости
19	5	Сагиттальный диаметр диафиза лучевой кости
20	3	Наименьшая окружность диафиза лучевой кости
21	1	Высота таза
22	12	Наибольшая ширина подвздошной кости
23	1	Наибольшая длина бедренной кости
24	6	Сагиттальный диаметр диафиза бедренной кости
25	7	Ширина диафиза бедренной кости
26	8	Окружность середины диафиза бедренной кости
27	9	Подвертельная ширина диафиза бедренной кости
28	10	Подвертельный сагиттальный диаметр диафиза бедренной кости
29	18	Вертикальный диаметр головки бедренной кости
30	19	Сагиттальный диаметр головки бедренной кости
31	15	Вертикальный диаметр шейки бедренной кости
32	16	Сагиттальный диаметр шейки бедренной кости
33	21	Ширина нижнего эпифиза бедренной кости
34	28	Угол скрученности (торзион) бедренной кости
35	29	Угол шейки к диафизу (коллодиафизарный) бедренной кости
36	1	Наибольшая высота коленной чашечки
37	3	Наибольшая толщина коленной чашечки
38	1	Общая длина большой берцовой кости
39	1a	Наибольшая длина большой берцовой кости
40	8	Наибольший сагиттальный диаметр середины диафиза большой берцовой кости
41	8a	Сагиттальный диаметр диафиза у питательного отверстия большой берцовой кости
42	9	Ширина середины диафиза большой берцовой кости
43	9a	Ширина диафиза у питательного отверстия большой берцовой кости
44	10	Окружность середины диафиза большой берцовой кости
45	10b	Наименьшая окружность диафиза большой берцовой кости
46	3	Ширина верхнего эпифиза большой берцовой кости
47	1	Наибольшая длина малой берцовой кости
48	2	Максимальный диаметр середины диафиза малой берцовой кости
49	3	Минимальный диаметр середины диафиза малой берцовой кости
50	4	Окружность середины диафиза малой берцовой кости

Таблица 9

**Векторы канонических переменных
(лобная кость, полный набор признаков)**

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
on-b (хорда)	7,1465	1,7868	1,0000	7,1211	2,3836	1,0000
n-b (хорда)	-3,3538	-1,4707	0,4773	-3,5141	-1,6145	0,5002
n-on (хорда)	2,2372	-3,9220	0,4204	2,5611	-3,7270	0,4492
n-b (дуга)	-2,8881	0,2078	0,4010	-2,7171	-0,1865	0,3758
n-on (дуга)	0,7224	4,1602	0,3170	0,2666	4,1299	0,3087
fmo-fmo	1,1074	-1,1295	0,1740	1,0455	-1,1455	0,1677
fmt-fmt	-0,9335	1,3741	0,1632	-0,7493	1,3142	0,1423
g-on (хорда)	0,3401	0,8234	0,0760	0,3652	0,9229	0,0851
n-fmo	-0,5080	-0,1439	0,0713	-0,5015	-0,1450	0,0701
n-g (хорда)	-0,3261	0,3567	0,0521	-0,3213	0,4077	0,0537
co-co	0,2390	-0,4193	0,0449	0,1720	-0,4464	0,0408
mf-mf	0,1401	0,3634	0,0327	0,0277	0,4071	0,0305
ft-ft	0,0829	0,1892	0,0179	-0,0191	0,2517	0,0189
Дисперсия канонической переменной	231,0808	62,72459	численность выборки n=440	146,655	42,2895	численность выборки n=415
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	68,48695	18,5901		64,65859	18,64498	
Накопленный процент	68,48695	87,07704		64,65859	83,30356	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди	
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.	
род		вид			схожи		раса			
		схожи		схожи		подвид-вид		раса-подвид		
		вид					раса			
род			подвид-вид							
	схожи		раса-подвид			подвид-вид				
подсемейство								раса-подвид		
подсемейство							подвид-вид			
род						вид-подрод				
род					вид?-подрод					
род				подрод?-род						
род			подрод?-род							
	род									
полсемейство										

Систематика гоминоидов по признакам лобной кости
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков лобной кости)

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>	
	Australopithecinae	<i>Sahelanthropus</i> (?=Zinjanthropus)	<i>S. tchadensis</i> (или <i>Zinjanthropus tchadensis</i>)	6-7 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (?=Kenyanthropus)	<i>A. afarensis</i> (?=A. garhi ?=K. platyops)	3,5-2,5 млн.л.
			<i>A. africanus</i> (?=H. habilis)	2,7-1,6 млн.л.
		<i>Zinjanthropus</i>	<i>Z. boisei aethiopicus</i> (=P. aethiopicus)	2,5 млн.л.
			<i>Z. boisei boisei</i>	1,9-1,5 млн.л.
		<i>Paranthropus</i>	<i>P. robustus</i>	2-1,7 млн.л.
Hominidae	?Protopithecinae	<i>Protopithecantropus</i>	<i>P. ergaster</i> (?=часть H. habilis =H. rudolfensis)	1,9-1,4 млн.л.
	Homininae	<i>Pithecantropus</i> (или <i>Homo Pithecantropus</i>)	<i>P. erectus erectus</i>	1-0,4 млн.л.
			<i>P. erectus rhodesiensis</i>	1-0,4 млн.л.
		<i>Pithecantropus</i> (или <i>Homo Palaeoanthropus</i>)	<i>P. neanderthalensis heidelbergensis</i>	400-100 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis neanderthalensis</i>	100-35 тыс.л.
		<i>Homo</i> (или <i>Homo Neanthropus</i>)	<i>H. sapiens fossilis</i> <i>H. sapiens sapiens</i>	40-31 тыс.л. 26-0 тыс.л.

Таблица 13

Векторы канонических переменных
(теменная кость, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
b-I (хорда)	1,0159	-1,6161	1,0000	1,4864	-1,6352	1,0000
b-I (дуга)	-0,2264	2,0499	0,7768	-0,7947	2,1750	0,8851
ast-ast (хорда)	0,4919	-0,8466	0,4987	0,5612	-0,7451	0,4054
ast-I (хорда)	0,4349	0,6109	0,4110	0,3924	0,7767	0,3493
co-co	0,2846	0,1046	0,2282	0,2818	0,0148	0,1546
Дисперсия канонической переменной	20,56621	4,476691	численность выборки n=428	9,913296	4,133446	численность выборки n=403
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	67,23582	14,63536		51,22921	21,36052	
Накопленный процент	67,23582	81,87118		51,22921	72,58973	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 14

Векторы канонических переменных
(теменная кость, краткий набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
b-I (дуга)	0,4008	4,1511	1,0000	0,0498	4,2224	1,0000	-0,8426	4,1399	1,0000
b-I (хорда)	0,5137	-3,9242	0,9657	0,8126	-3,9411	0,9903	1,5711	-3,6827	0,9837
ast-I (хорда)	0,8837	-0,1062	0,5029	0,9175	0,0106	0,3743	0,9322	0,2276	0,2885
Дисперсия канонической переменной	15,57989	2,653222	численность выборки n=433	7,830116	2,637128	численность выборки n=408	3,582935	2,111326	численность выборки n=362
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	79,84907	13,59812		66,85605	22,51665		52,6982	31,05361	
Накопленный процент	79,84907	93,44719		66,85605	89,37269		52,6982	83,7518	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таксономические различия хронологических групп гоминид
по признакам теменной кости
(на основе таксономических масштабов
современных представителей надсемейства гоминоидов)

Систематика гоминоидов по признакам теменной кости
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков теменной кости)

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>	
	Australopithecinae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (?=Kenyanthropus)	<i>A. africanus</i> (=A. afarensis =K. platyops =P. boisei ?=P. aethiopicus ?=H. habilis)	3,5-1,6 млн.л.
		<i>Paranthropus</i>	<i>P. robustus</i>	2-1,7 млн.л.
?	?	?Prezinjaanthropus (?=Australopithecus реальность сомнительна)	<i>P. habilis</i> (=H. habilis ?=H. rudolfensis)	1,9-1,5 млн.л.
Hominidae	Sinanthropinae	<i>Protopithecanthropus</i>	<i>P. ergaster</i> (?=часть H. habilis =H. rudolfensis)	1,9-1,4 млн.л.
		<i>Pithecanthropus</i>	<i>P. erectus</i>	1-0,8 млн.л.
			<i>P. heidelbergensis</i>	800-100 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis</i>	100-35 тыс.л.
	Homininae	<i>Homo</i>	<i>H. sapiens fossilis</i> <i>H. sapiens sapiens</i>	40-31 тыс.л. 26-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(затылочная кость, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)				гоминиды (анализ 1.2)			
	Векторы канонических переменных			N	Векторы канонических переменных			N
	1	2	3		1	2	3	
i-o (хорда)	3,5598	0,3214	0,4730	1,0000	-1,9762	1,1614	0,8946	0,5098
l-i (дуга)	3,3186	1,0927	0,9214	0,9674	-2,0640	1,7719	1,6002	0,6411
l-o (дуга)	-3,2573	-0,3266	1,1059	0,9295	3,8842	-2,8009	0,0077	1,0000
l-op (хорда)	-0,5422	0,4569	-2,1497	0,3835	-2,6514	2,7831	-0,9464	0,8143
op-o (хорда)	0,0030	1,0051	-1,3399	0,3012	-2,5393	2,7844	-0,0823	0,7781
l-i (хорда)	0,6087	-0,6030	-1,1137	0,2763	0,1161	-0,2469	-1,2969	0,2511
ast-ast	0,2120	0,5366	1,1772	0,2259	0,0703	0,2034	1,3026	0,2498
l-o (хорда)	-0,4956	-0,5340	-0,5111	0,1967	0,4548	-0,8905	-0,8965	0,2647
ast-op (хорда)	-0,4662	-0,0499	-0,9262	0,1959	0,8273	0,1353	-1,1071	0,2746
шир. зат. отв.	-0,0653	0,5210	-0,6051	0,1477	0,0640	0,6876	-0,4266	0,1605
ast-l (хорда)	0,1263	0,4840	0,2167	0,1146	-0,6861	0,7970	0,5691	0,2419
endba-o	0,0505	-0,0020	0,3024	0,0497	0,3956	-0,2199	0,1668	0,1002
Дисперсия канонической переменной	23,67395	13,86295	7,516437	численность выборки n=366	8,850729	7,896907	6,970113	численность выборки n=341
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	34,45977	20,17888	10,94091		20,35483	18,16123	16,0298	
Накопленный процент	34,45977	54,63865	65,57956		20,35483	38,51606	54,54586	

N – показатель таксономической ценности признаков по 3 каноническим переменным.

**Векторы канонических переменных
(затылочная кость, краткий набор признаков)**

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных 1 2		N	Векторы канонических переменных 1 2		N	Векторы канонических переменных 1 2		N
l-i (хорда)	-0,9374	0,7123	1,0000	-0,8112	0,5587	0,9108	-1,3519	0,9514	1,0000
ast-ast	0,7826	-0,7038	0,8744	0,9748	-0,3849	1,0000	0,9738	-0,3892	0,6570
l-i (дуга)	0,9236	0,0193	0,8579	0,6216	0,1912	0,6254	1,0976	0,0195	0,7041
l-o (хорда)	-0,1642	0,9096	0,6464	-0,7063	0,5932	0,8392	-0,7007	-0,0021	0,4494
ast-op (хорда)	0,3772	0,4984	0,4911	0,2812	0,7636	0,6758	0,2820	1,0546	0,5809
ast-l (хорда)	0,0462	-0,5296	0,3683	0,1603	-0,4906	0,4265	0,1950	-0,5548	0,3162
l-o (дуга)	0,2403	-0,2170	0,2688	0,3963	-0,0872	0,3927	0,2887	0,0112	0,1853
Дисперсия канонической переменной	11,67982	6,456122	численность выборки n=391	7,771573	5,351	численность выборки n=366	5,541973	3,690847	численность выборки n=326
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	40,12189	22,17772		33,77839	23,25761		31,29778	20,84371	
Накопленный процент	40,12189	62,29961		33,77839	57,03601		31,29778	52,14149	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 19

**Векторы канонических переменных
(затылочная кость, признаки общей формы)**

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных 1 2		N	Векторы канонических переменных 1 2		N	Векторы канонических переменных 1 2		N
ast-ast	0,8805	-0,5903	1,0000	1,0356	-0,1800	0,9507	1,0576	-0,0663	1,0000
l-o (хорда)	-0,2870	1,2353	0,9679	-0,8556	0,9198	1,0000	-0,9399	0,6250	0,9654
ast-l (хорда)	0,2684	-0,1147	0,2867	0,2911	0,0900	0,2720	0,2995	0,2355	0,3169
l-o (дуга)	0,2395	-0,0211	0,2446	0,3005	0,1177	0,2851	0,1919	0,2694	0,2439
Дисперсия канонической переменной	9,725209	5,220694	численность выборки n=416	6,864662	3,850263	численность выборки n=391	4,797766	1,973001	численность выборки n=351
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	53,14952	28,53176		48,83428	27,39026		49,74873	20,45834	
Накопленный процент	53,14952	81,68128		48,83428	76,22453		49,74873	70,20706	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таксономические различия хронологических групп гоминид

по признакам затылочной кости

(на основе таксономических масштабов)

современных представителей надсемейства гоминоидов)

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
вид-род		схожи		вид		вид-подрод?			
	подвид-вид		схожи-подвид		вид		схожи		
род			подвид-вид					схожи	
вид-род		вид-подрод					схожи		
род									
род						вид-подрод?			
род					подвид-вид				
род				вид-подрод					
род			вид-подрод						
вид-род		вид-подрод							
	род								
род									

Систематика гоминоидов по признакам затылочной кости

(систематика современных представителей сохранена

без учета признаков затылочной кости)

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>	
	Sahelanthropinae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
	Australopithecinae	<i>Australopithecus Praeanthropus</i> (?= <i>Kenyanthropus</i>)	<i>A. P. afarensis</i> (?= <i>K. platyops</i> ???подвиды <i>A. P. afarensis afarensis</i> <i>A. P. afarensis platyops</i>)	3,4-3 млн.л.
		<i>Australopithecus Australopithecus</i>	<i>A. A. africanus</i>	3-2,5 млн.л.
		<i>Australopithecus Paranthropus</i> (?= <i>Paranthropus</i>)	<i>A. P. boisei</i> (или <i>A. P. robustus boisei</i> ; ?подвиды <i>A. P. boisei boisei</i> <i>A. P. boisei aethiopicus</i>)	2,5-1,5 млн.л. 1,8-1,5 млн.л. 2,5 млн.л.
			<i>A. P. robustus</i> (или <i>A. P. robustus robustus</i>)	1,7 млн.л.
		<i>Prezinzanthropus</i>	<i>P. habilis</i> (= <i>H. rudolfensis</i>)	1,9-1,6 млн.л.
Hominidae		<i>Pithecantropus</i>	<i>P. ergaster</i>	1,9-1,4 млн.л.
			<i>P. erectus</i>	1-0,8 млн.л.
		<i>Homo Sinanthropus</i>	<i>H. S. pekinensis</i>	800-400 тыс.л.
			<i>H. S. heidelbergensis soloensis</i>	400-200 тыс.л.
			<i>H. S. heidelbergensis steinheimensis</i>	325-140 тыс.л.
		<i>Homo Neoanthropus</i>	<i>H. N. palestinensis</i>	130-100 тыс.л.
			<i>H. N. neanderthalensis</i>	100-35 тыс.л.
			<i>H. N. sapiens</i>	40-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(височная кость, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
тах дл. кости	0,8968	1,4041	1,0000	1,2332	1,2250	0,9608
дл. чешуи	-0,7851	-1,4051	0,9488	-1,1596	-1,4739	1,0000
дл. скул. отр-ка	1,1829	-0,4848	0,9039	1,0671	-0,7539	0,7553
дл. осн. скул.	0,5682	0,7117	0,5649	0,6034	0,6172	0,4751
выс. чешуи	-0,6551	0,2600	0,4993	-0,5891	0,5145	0,4402
шир. сосц. отр.	-0,4029	0,6980	0,4771	-0,3081	0,5581	0,3240
выс. сосц. отр.	-0,0812	-0,3418	0,1930	-0,1913	-0,4527	0,2427
Дисперсия канонической переменной	15,51548	8,368033	численность выборки n=235	11,26266	6,236075	численность выборки n=208
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	43,02751	23,20622		43,4466	24,05614	
Накопленный процент	43,02751	66,23373		43,4466	67,50273	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 23

Векторы канонических переменных
(височная кость, признаки общей формы)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
дл. чешуи	-1,7240	0,9826	1,0000	-1,8501	0,7180	1,0000	-1,8008	0,8722	1,0000
тах дл. кости	1,5770	-0,1028	0,8455	1,5946	0,2167	0,8386	1,5975	0,2275	0,8564
дл. осн. скул.	1,0185	0,2013	0,5511	0,9534	0,3411	0,5130	0,9850	0,1044	0,5272
выс. чешуи	0,0431	-0,0929	0,0431	-0,0193	-0,3260	0,1125	-0,0194	-0,3949	0,1240
Дисперсия канонической переменной	8,572483	4,57383	численность выборки n=271	7,403913	3,18547	численность выборки n=244	6,130277	2,104593	численность выборки n=199
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	48,25172	25,7446		52,84557	22,73635		56,95108	19,55195	
Накопленный процент	48,25172	73,99633		52,84557	75,58192		56,95108	76,50302	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
	вид?					раса		раса-подвид?	
род		вид			схожи		раса-подвид?		
		вид		схожи		род-семейство			
	вид?		схожи		род-семейство				
	род?			род-семейство					
род			подсемейство-семейство						
род		семейство							
	подвид-семейство (разные представители)								
семейство									

Систематика гоминоидов по признакам височной кости

(систематика современных представителей сохранена

без учета признаков височной кости)

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>	
	Australopithecinae	<i>Australopithecus Sahelanthropus</i> (или <i>Paranthropus</i>)	<i>A. S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
		<i>Australopithecus Paranthropus</i> (= <i>Paranthropus</i> или <i>Paranthropus</i>)	<i>A. P. afarensis</i>	3,2-3 млн.л.
			<i>A. P. robustus</i> (возможно, 2 подвида: <i>A. P. robustus boisei</i> <i>A. P. robustus robustus</i>)	2-1,5 млн.л. 1,9-1,5 млн.л. 2-1,7 млн.л.
			<i>A. A. africanus</i> (= <i>K. platyops</i> = <i>H. habilis</i> возможно, 3 подвида: <i>A. A. africanus africanus</i> <i>A. A. africanus platyops</i> <i>A. A. africanus habilis</i>)	3,4-2,5 млн.л. 3-2,5 млн.л. 3,4 млн.л. 1,9-1,6 млн.л.
		<i>Australopithecus Australopithecus</i> (= <i>Kenyanthropus</i> или <i>Australopithecus</i>)		
	Pithecanthropinae	<i>Protopithecanthropus</i>	<i>P. ergaster</i> (? <i>=H. rudolfensis</i>)	1,9-1,4 млн.л.
		<i>Pithecanthropus</i>	<i>P. erectus</i>	1-0,8 млн.л.
			? <i>P. pekinensis</i> (? <i>=P. erectus</i>)	800-400 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis</i>	400-35 тыс.л.
Hominidae		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens</i> (возможно, 2 подвида: <i>H. sapiens fossilis</i> <i>H. sapiens sapiens</i>)	40-0 тыс.л. 40-10 тыс.л. 10-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(мозговая коробка, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)				гоминиды (анализ 1.2)			
	Векторы канонических переменных			N	Векторы канонических переменных			N
	1	2	3		1	2	3	
g-op	-0,0891	5,0734	-4,3452	1,0000	-4,4669	4,1388	3,9705	1,0000
on-op	1,1669	-2,9936	-0,1226	0,5494	2,4529	-1,2029	-2,0001	0,4733
g-i	-1,5669	-0,4475	2,6361	0,5323	-0,3169	-1,8852	-1,4000	0,3043
n-op	0,4407	-1,1886	1,5853	0,3078	1,7730	-1,0525	0,9105	0,3273
po-b	0,3253	0,4430	-1,8939	0,2832	-0,3337	1,4048	-0,6465	0,2100
eu-eu	0,9583	0,6393	-0,5631	0,2651	0,6896	1,5886	-0,9109	0,2613
au-b-au (дуга)	-0,5359	-0,4084	1,4818	0,2517	-0,2556	-1,7971	1,9496	0,3312
ba-b	0,7200	-0,5535	0,7196	0,2192	0,8333	-0,7290	1,0444	0,2016
n-l	0,4852	0,3166	1,2749	0,2183	0,0813	-0,7087	1,3145	0,1780
po-po	-0,0672	-0,8332	0,9302	0,1846	1,3463	0,0282	-2,9711	0,3978
n-endba	-0,6547	0,3877	-0,3846	0,1783	-0,6579	0,3439	-0,7322	0,1400
sphba-b	-0,1257	0,8208	0,1734	0,1347	-0,1400	0,9487	-1,0544	0,1769
g-l	0,0459	-0,6397	-0,4810	0,1212	0,9226	0,7590	-2,6108	0,3455
au-au	-0,1648	0,2593	-0,4730	0,0870	-1,2772	-0,9649	3,6267	0,4762
Дисперсия канонической переменной	31,79686	13,33998	10,40651	численность выборки n=360	14,61965	10,99975	7,809037	численность выборки n=335
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	35,76943	15,00662	11,70666		23,80818	17,91315	12,71706	
Накопленный процент	35,76943	50,77605	62,48271		23,80818	41,72133	54,43839	

N – показатель таксономической ценности признаков по 3 каноническим переменным.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
	схожи-раса		схожи-раса		подвид				
род-подсемейство		подвид?-вид				подвид			
		подвид		подвид-вид		подвид		подвид-вид?	
	подвид?-вид						вид-род		
род-подсемейство			схожи-раса			род			
	подвид-вид?				род				
	подвид			род					
род-подсемейство			род						
род-подсемейство		род							
	род								
подсемейство									

Систематика гоминоидов по признакам мозгового отдела
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков мозгового отдела)

семейст- ва	подсемей- ства	роды и подроды (подроды только для ископаемых форм)	виды и подвиды (подвиды только для ис- копаемых форм)	хронологиче- ские рамки
Hylobati dae		<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>	
	Australopith ecinae	<i>Paranthropus Sahelanthropus</i> (= <i>Sahelanthropus</i>)	<i>P. S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
			<i>P. P. aethiopicus</i>	2,5 млн.л.
		<i>Paranthropus Paranthropus</i>	<i>P. P. boisei</i>	1,8-1,5 млн.л.
			<i>P. P. robustus</i>	1,7 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (= <i>Kenyanthropus</i>)	<i>A. afarensis</i> (?= <i>K. platyops</i> ?= <i>A. garhi</i>)	3,4-2,5 млн.л.
			<i>A. africanus</i> (менее вероятно: <i>A. africanus africanus</i>)	2,7-2,5 млн.л.
			<i>A. habilis</i> (или <i>A. microcraneus</i> менее вероятно: <i>A. africanus habilis</i> или <i>A. africanus microcraneus</i>)	1,8-1,6 млн.л.
Hominid ae	Protopithec anthropinae	<i>Protopithecanthropus</i>	<i>P. ergaster rudolfensis</i> (или <i>P. ergaster habilis</i> ?= часть <i>H. habilis</i>)	1,9 млн.л.
			<i>P. ergaster ergaster</i>	1,6-1,4 млн.л.
	Homininae	<i>Pithecanthropus</i>	<i>P. erectus rhodesiensis</i> (Африка и Европа)	1-0,5 млн.л.
			<i>P. erectus erectus</i> (Азия)	1-0,4 млн.л.
			<i>P. erectus heidelbergensis</i> (возможно, 2 подвида или расы:	400-140 тыс.л.
			<i>P. erectus heidelbergensis</i>	400-140 тыс.л.
			<i>P. erectus soloensis</i>)	200 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis palestinensis</i> (Ближний Восток и часть Африки)	130-100 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis neanderthalensis</i> (Ев- ропа и часть Африки)	130-35 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis aurignacensis</i>	33-25 тыс.л.
		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens fossilis</i>	24-10 тыс.л.
			<i>H. sapiens sapiens</i>	10-0 тыс.л.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	Поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
	Вид						схожи		
	схожи	Схожи			вид?-род		подвид		
		схожи-подвид?		подвид		подвид			
	схожи					род			
?семейство		схожи			род				
?семейство				род					
?семейство			род						
	род								
?семейство									

Таблица 32

**Систематика гоминоидов по признакам орбитной области
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков орбитной области)**

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>	
	Australopithecinae(???)	<i>Sahelanthropus</i>	<i>S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (= <i>Kenyanthropus</i> = <i>Paranthropus</i>)	<i>A. afarensis</i> (?= <i>A. garhi</i> ?= <i>K. platyops</i>)	3,5-2,5 млн.л.
			<i>A. africanus</i> (или <i>A. africanus africanus</i>)	2,7-2,5 млн.л.
			<i>A. robustus aethiopicus</i> (или <i>A. africanus aethiopicus</i>)	2,5 млн.л.
			<i>A. robustus boisei</i> <i>A. robustus robustus</i>	1,8-1,5 млн.л. 1,7 млн.л.
			<i>A. habilis habilis</i> (= <i>H. rudolfensis</i>)	1,9-1,6 млн.л.
			<i>A. habilis ergaster</i>	1,6-1,4 млн.л.
Hominidae	Homininae (или Pithecanthropinae и Homininae)	<i>Pithecanthropus</i>	<i>P. erectus</i>	1-0,1 млн.л.
			<i>P. neanderthalensis</i>	100-35 тыс.л.
		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens fossilis</i>	40-10 тыс.л.
			<i>H. sapiens sapiens</i>	10-0 тыс.л.

Таблица 33

**Векторы канонических переменных
(носовая область, полный набор признаков)**

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
mf-mf	0,9555	-0,2615	1,0000	0,9991	-0,2327	1,0000
n-ns	0,6118	0,5767	0,7727	0,5343	0,8892	0,7811
n-rhi	-0,3235	0,4994	0,5127	-0,3888	-0,4858	0,4967
симотич. шир.	-0,2452	-0,1039	0,2641	-0,3070	0,9052	0,6594
nl-nl	0,2064	-0,1512	0,2424	0,2418	-0,7191	0,5229
Дисперсия канонической переменной	6,226873	3,644403	численность выборки n=339	5,147443	2,197739	численность выборки n=371
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	39,9492	23,38108		41,87101	17,87714	
Накопленный процент	39,9492	63,33027		41,87101	59,74815	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
вид?							схожи		
подвид		схожи-раса		схожи-раса		подвид-вид		схожи	
вид-семейство									

Систематика гоминоидов по признакам носовой области

(систематика современных представителей сохранена

без учета признаков носовой области)

семейства	подсемейст- ва	роды и подроды (подро- ды только для ископае- мых форм)	виды и подвиды (подвиды только для ископаемых форм)	хронологиче- ские 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>	
?Australopithe- cidae (?=Pongidae)	Australopithe- cinae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (?=Kenyanthropus)	<i>A. africanus afarensis</i> (?=A. garhi ?=K. platyops) <i>A. africanus africanus</i> <i>A. africanus aethiopicus</i> <i>A. africanus boisei</i> <i>A. africanus robustus</i> <i>A. africanus habilis</i> (или <i>A. africanus microcranous</i> менее вероятно: <i>A. habilis</i> или <i>A. microcranous</i>) ???A. africanus rudolfensis (или <i>A. africanus habilis</i>)	3,5-2,5 млн.л. 3,2-2,5 млн.л. 2,5 млн.л. 1,8-1,5 млн.л. 2-1,7 млн.л. 2,3-1,6 млн.л. 1,9 млн.л.
Hominidae		<i>Homo</i>	<i>H. neanderthalensis ergaster</i> <i>H. neanderthalensis neanderthalensis</i> (= <i>H. erectus</i> = <i>H. heidelbergensis</i>)	1,6-1,4 млн.л. 1-0,035 млн.л.
			<i>H. sapiens</i>	100???-40-0 тыс.л.

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
подвид-вид?							схожи		
раса-подвид?		раса-подвид		раса-подвид?		раса-подвид		схожи	
вид-семейство									

Систематика гоминоидов по признакам скуловой области
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков скуловой области)

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>	
Hominidae	Australopithecinae	<i>Australopithecus</i> (= <i>Sahelanthropus</i> = <i>Kenyanthropus</i>)	<i>A. africanus</i> (= <i>S. tchadensis</i> = <i>K. platyops</i> = <i>H. habilis</i> возможно, 2 или 3 подвида: <i>A. africanus tchadensis</i> <i>A. africanus platyops</i> <i>A. africanus africanus</i> (= <i>H. habilis</i>))	7-1,6 млн.л. 6-7 млн.л. 3,4 млн.л. 2,7-1,6 млн.л.
			<i>P. robustus afarensis</i> <i>P. robustus aethiopicus</i> <i>P. robustus boisei</i> <i>P. robustus robustus</i> (?включая ?KNM-ER 1805 и ???KNM-ER 1470)	3,2-3 млн.л. 2,5 млн.л. 1,9-1,5 млн.л. 2-1,7-1,6? млн.л.
	Homininae	<i>Homo</i>	<i>H. neanderthalensis erectus</i> (или <i>H. erectus</i> = <i>H. ergaster</i> = <i>H. erectus</i> = <i>H. heidelbergensis</i>) <i>H. neanderthalensis neanderthalensis</i>	1,6-0,065 млн.л. 65-34 тыс.л.
			<i>H. sapiens</i> (возможно, 2 подвида: <i>H. sapiens neanderthalensis</i> <i>H. sapiens sapiens</i>)	65??-33-0 тыс.л. 65-34 тыс.л. 33-0 тыс.л.

Таблица 40

Векторы канонических переменных
(верхнечелюстная кость, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)				гоминиды (анализ 1.2)			
	Векторы канонических переменных			N	Векторы канонических переменных			N
	1	2	3		1	2	3	
n-pr	-0,8001	1,8294	0,7945	1,0000	1,7379	0,1881	2,0951	1,0000
pr-конец ал. дуги	1,0678	-1,0351	-0,1015	0,8354	-1,4243	-0,5772	-0,6767	0,7229
zm-zm	0,2859	-1,1753	1,5824	0,7974	-0,8377	-1,2519	1,0933	0,6233
n-ns	0,3191	-1,2921	-0,8146	0,6723	-0,9380	-0,3097	-2,2549	0,7554
шир. М ² -М ²	-0,7662	0,8264	-0,0414	0,6196	1,0131	0,4427	-0,0176	0,5004
ns-zm	-0,2507	1,2700	-0,0353	0,5790	1,0365	-0,0617	-0,2691	0,4987
ol-sta	0,1412	1,1206	0,1228	0,5004	0,4808	0,6417	1,1026	0,4206
ns-pr	0,2869	-0,5710	-0,5968	0,3817	-0,6484	0,3455	-0,8807	0,4019
or – P ² /M ¹	0,5014	-0,2069	0,2992	0,3587	-0,5780	0,1638	0,4308	0,3022
орбита – zm	-0,0144	0,1431	-0,8864	0,3312	0,0442	0,8116	-0,3185	0,2614
шир. ал. дуги	-0,2082	-0,2531	-0,4239	0,2347	-0,1051	0,5450	-0,1951	0,1805
Дисперсия канонической переменной	36,15995	16,00461	11,27576	численность выборки n=238	24,63848	10,02673	7,76052	численность выборки n=209
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	36,38109	16,10248	11,34472		34,88505	14,1966	10,98794	
Накопленный процент	36,38109	52,48357	63,82829		34,88505	49,08165	60,06959	

N – показатель таксономической ценности признаков по 3 каноническим переменным.

Таблица 41

Векторы канонических переменных
(верхнечелюстная кость, признаки общей формы)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
pr-конец ал. дуги	1,3755	-0,0747	1,0000	1,3796	-0,4244	1,0000	1,2822	-0,4311	1,0000
zm-zm	0,3283	1,4721	0,6597	0,7730	-0,9968	0,6756	0,6444	-1,3689	0,9002
ns-zm	-0,1513	-1,3111	0,5587	-0,7041	0,8222	0,5968	-0,4611	1,0579	0,6809
n-pr	-0,5932	-0,3491	0,4551	-0,8662	0,5512	0,6555	-0,9152	0,6727	0,7866
шир. ал. дуги	-0,2403	0,6514	0,3234	-0,0109	0,9060	0,3535	0,1185	0,7559	0,4272
Дисперсия канонической переменной	17,90516	5,919582	численность выборки n=376	11,40061	3,394005	численность выборки n=346	5,840055	3,108084	численность выборки n=315
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	54,72448	18,09233		53,84069	16,02858		40,72085	21,67169	
Накопленный процент	54,72448	72,8168		53,84069	69,86927		40,72085	62,39254	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
pg–конец ал. дуги	1,1464	-1,3672	1,0000	-1,6108	-1,0601	1,0000	-1,5658	-0,1971	1,0000
ol-sta	0,0414	1,8591	0,8094	0,7604	1,9167	0,7364	0,9215	1,3485	0,8051
шир. M ² -M ²	-0,5788	0,2747	0,4231	0,6988	0,0506	0,4108	-0,7541	-0,5222	0,5254
шир. ал. дуги	0,2203	-0,7454	0,3593	-0,5591	-0,1922	0,3336	0,5980	0,3085	0,4010
ns-pg	-0,3399	-0,0343	0,2388	0,3267	-0,3391	0,2181	0,3421	-0,7623	0,3803
Дисперсия канонической переменной	20,9969	8,08473	численность выборки n=390	14,00458	3,788785	численность выборки n=360	6,65018	2,744236	численность выборки n=318
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	55,24304	21,271		54,99851	14,87924		43,65265	18,01352	
Накопленный процент	55,24304	76,51405		54,99851	69,87775		43,65265	61,66617	

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
вид-род					подвид		схожи-раса		
вид			схожи-раса			вид			
подвид		схожи			схожи-вид (разные находки)				
	вид			схожи-подвид					
	вид		схожи-подвид						
подвид		схожи-подвид							
	вид-род								
род-семейство									

Систематика гоминоидов по признакам верхнечелюстной кости

(систематика современных представителей сохранена

без учета признаков верхнечелюстной кости)

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 (?=Pongidae)	Australopithecinae	<i>Australopithecus</i> <i>Australopithecus</i> (= <i>Sahelanthropus</i> = <i>Kenyanthropus</i> = <i>Paranthropus</i>)	<i>A. A. robustus anamensis</i> (или <i>A. A. robustus africanus</i> = <i>S. tchadensis</i>)	7-3,9-3,6? млн.л.
			<i>A. A. robustus afarensis</i> (или <i>A. A. robustus africanus</i>)	3,6?-3,5-3 млн.л.
			<i>A. A. robustus boisei</i>	2,2-1,4 млн.л.
			<i>A. A. robustus robustus</i>	2-1,7 млн.л.
			? <i>A. A. robustus platyops</i>	3,4 млн.л.
			? <i>A. A. robustus aethiopicus</i>	2,5 млн.л.
			? <i>A. A. robustus garhi</i>	2,5 млн.л.
			<i>A. A. africanus</i>	3,2-2,5 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> <i>Prezinzanthropus</i>	<i>A. P. habilis habilis</i> (или <i>A. P. habilis microcranous</i>)	2,3-1,6 млн.л.
			<i>A. P. habilis rudolfensis</i> (или <i>A. P. habilis habilis</i>)	1,9-1,6 млн.л.
			<i>A. P. ergaster</i>	1,6-1,4 млн.л.
Hominidae		<i>Homo Pithecanthropus</i>	<i>H. P. erectus</i>	1-0,6 млн.л.
		<i>Homo Neanthropus</i>	<i>H. N. heidelbergensis</i> (или <i>H. N. sapiens heidelbergensis</i>)	450-100 тыс.л.
			<i>H. N. neanderthalensis</i>	65-34 тыс.л.
			<i>H. N. sapiens</i> (или <i>H. N. sapiens sapiens</i>)	100?-40-0 тыс.л.

**Векторы канонических переменных
(лицевой отдел, полный набор признаков)**

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)			
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных			N ₁
	1	2		1	2	3	
endba-pr	1,6096	-0,3913	1,0000	1,6202	-0,2791	-0,1556	0,7254
fmo-fmo	-1,5682	0,2384	0,9701	-1,8951	0,2045	-2,1257	1,0000
fmt-fmt	0,4803	1,8866	0,6421	0,4792	1,8693	0,4318	0,6439
endba-rhi	-0,6947	-1,5688	0,6388	-0,7815	-1,7350	0,8748	0,6907
n-endba	-0,2199	1,9724	0,6108	-0,1158	1,9770	0,2757	0,6382
n-fmo	0,8439	-1,0245	0,6056	1,2490	-1,0233	1,7409	0,7797
zm-zm	0,4656	-1,3125	0,4894	1,0392	-1,3714	0,4808	0,6479
ns-zm	-0,3450	1,0236	0,3753	-0,8009	1,1145	-0,5153	0,5199
zy-zy	-0,1579	-0,8474	0,2738	-0,2849	-0,8523	-0,8419	0,3682
n-pr	0,0050	0,3069	0,0927	-0,1247	0,3334	0,0934	0,1224
Дисперсия канонической переменной	35,12729	8,414414	численность выборки n=389	13,66163	7,09937	4,433837	численность выборки n=360
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	51,04151	12,22652		33,11793	17,20999	10,74832	
Накопленный процент	51,04151	63,26803		33,11793	50,32792	61,07624	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

N₁ – показатель таксономической ценности признаков по 3 каноническим переменным.

Таблица 46

**Векторы канонических переменных
(лицевой отдел, признаки вертикального профиля)**

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
endba-pr	1,5803	-0,2045	1,0000	1,6091	-0,1200	1,0000	1,5893	-0,3658	1,0000
n-endba	-1,0424	1,0928	0,7115	-1,0229	1,0761	0,7423	-0,8875	1,2279	0,7689
n-ns	0,6565	0,4983	0,4326	0,6126	0,6154	0,4393	0,7518	0,4150	0,5009
n-pr	-0,5746	-0,4557	0,3801	-0,6346	-0,8125	0,4893	-0,8205	-0,5038	0,5551
Дисперсия канонической переменной	26,2426	3,978087	численность выборки n=454	8,459987	2,797625	численность выборки n=425	4,575137	2,259683	численность выборки n=393
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	76,66345	11,62133		57,03258	18,86005		46,04511	22,7419	
Накопленный процент	76,66345	88,28478		57,03258	75,89263		46,04511	68,78701	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

[illegible]

Систематика гоминоидов по признакам лицевого отдела
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков лицевого отдела)

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>	
	?Dryopithecinae	<i>Sahelanthropus</i>	<i>S. tchadensis</i>	6-7 млн.л.
	Australopithecinae	<i>Australopithecus</i> (= <i>Kenyanthropus</i> = <i>Paranthropus</i>)	<i>A. afarensis</i>	3,2-3 млн.л.
			<i>A. africanus</i> (= <i>K. platyops</i> возможно, 2 подвида: <i>A. africanus africanus</i> <i>A. africanus platyops</i>)	3,4-2,7 млн.л.
			<i>A. robustus</i> (возможно, 2 подвида: <i>A. robustus robustus</i> <i>A. robustus boisei</i>)	3-2,7 млн.л. 3,4 млн.л.
			<i>A. species nov. (KNM-ER 1805)</i>	2-1,5 млн.л.
				2-1,7 млн.л. 1,9-1,5 млн.л.
				1,6 млн.л.
		<i>Paraustralopithecus</i>	<i>P. aethiopicus</i>	2,5 млн.л.
Hominidae	Homininae	<i>Homo Pithecanthropus</i>	<i>H. P. habilis</i> (возможно, 2 подвида или расы: <i>H. P. habilis habilis</i> <i>H. P. habilis rudolfensis</i>)	1,9-1,6 млн.л.
			<i>H. P. ergaster</i>	1,8-1,6 млн.л. 1,9-1,7 млн.л.
			<i>H. P. erectus erectus</i>	1,6-1,4 млн.л.
			<i>H. P. erectus heidelbergensis</i>	1-0,45 млн.л.
			<i>H. P. neanderthalensis</i>	420-200 тыс.л.
				140-34 тыс.л.
		<i>Homo Neanthropus</i>	<i>H. N. sapiens</i>	33-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(тело нижней челюсти, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
id-endgo	-2,4501	-0,0661	1,0000	-2,3877	-0,5877	1,0000
gn-endgo	1,3313	0,5592	0,5504	1,0330	-0,0895	0,4296
выс. у M ₂	0,9044	0,6863	0,3846	0,7447	1,1311	0,3937
шир. у M ₂	0,2568	0,6148	0,1427	0,0865	0,7160	0,1583
gn-id	0,0408	-0,6828	0,1089	0,4238	0,1014	0,1774
Дисперсия канонической переменной	28,08396	4,186369	численность выборки n=281	10,7224	2,880636	численность выборки n=255
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	71,75604	10,6964		56,60086	15,20615	
Накопленный процент	71,75604	82,45243		56,60086	71,807	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 51

Векторы канонических переменных
(тело нижней челюсти, краткий набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
gn-id	0,7482	-1,2663	1,0000	0,0912	-1,2931	0,8491	-0,7069	0,9528	0,7814
выс. у M ₂	-0,0692	1,2155	0,7920	0,4193	1,3879	1,0000	1,3856	-0,4463	1,0000
шир. у M ₂	0,7000	0,4467	0,6053	0,8703	-0,1553	0,8848	0,1446	0,6993	0,4584
Дисперсия канонической переменной	6,406511	4,706424	численность выборки n=374	5,474412	2,2866	численность выборки n=345	2,17194	1,858076	численность выборки n=289
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	49,72522	36,52971		59,01854	24,65138		41,24233	35,28245	
Накопленный процент	49,72522	86,25493		59,01854	83,66993		41,24233	76,52478	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

современных представителей надсемейства гоминоидов)

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
подвид			подвид-вид				схожи-раса		
раса		раса			схожи				
	подвид		схожи		подвид-вид				
подвид			вид-род						
раса		вид-род							
	род-подсемейство?								
род-подсемейство?									

Систематика гоминоидов по признакам тела нижней челюсти

(систематика современных представителей сохранена

без учета признаков тела нижней челюсти)

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		<i>Ardipithecus</i> (= <i>Orrorin</i> = <i>Sahelanthropus</i>)	<i>A. ramidus</i> (= <i>O. tugenensis</i> = <i>S. tchadensis</i> = <i>A. anamensis</i>)	7-4,2 млн.л.
		<i>Australopithecus</i> (= <i>Kenyanthropus</i> = <i>Paranthropus</i>)	<i>A. afarensis</i> (= <i>K. platyops</i> возможно, 2 подвида: <i>A. afarensis afarensis</i> <i>A. afarensis platyops</i>)	3,7-3 млн.л. 3,7-3 млн.л. 3,4 млн.л.
			<i>A. africanus</i>	3,2-2,7 млн.л.
			<i>A. robustus</i>	2-1,7 млн.л.
			??? <i>A. rudolfensis</i> (=часть <i>H. rudolfensis</i>)	2,4-1,6 млн.л.
		<i>Zinjanthropus</i> (= <i>Paranthropus</i>)	<i>Z. boisei</i> (= <i>P. aethiopicus</i> возможно, 2 подвида: <i>Z. boisei aethiopicus</i> <i>Z. boisei boisei</i>)	2,5-1,3 млн.л. 2,5 млн.л. 2,4-1,3 млн.л.
Hominidae		<i>Pithecanthropus</i> (= <i>Telanthropus</i>)	<i>P. habilis</i>	2,4-1,6 млн.л.
			<i>P. erectus erectus</i> (= <i>T. capensis</i> = <i>H. ergaster</i> =яванские <i>H. erectus</i>)	1,7-1 млн.л.
			<i>P. erectus heidelbergensis</i> (=материковые <i>H. erectus</i> = <i>H. heidelbergensis</i>)	1-0,2 млн.л.
			<i>P. neanderthalensis</i>	130-27 тыс.л.
		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens</i>	33-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных

(восходящая ветвь нижней челюсти, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
ширина вырезки	1,2401	1,1392	1,0000	1,1608	0,8284	1,0000
max шир. ветви	-1,0535	-1,3950	0,9185	-0,9739	-1,1286	0,9453
глубина вырезки	0,8117	0,7642	0,6571	1,0303	0,6604	0,8734
min шир. ветви	-0,8432	0,1579	0,6268	-0,9043	0,2335	0,7212
go-верх мышелка	-0,6403	-1,0135	0,5907	-0,5464	-1,1636	0,7140
шир. суст. отр.	0,0140	1,2302	0,4276	0,0635	1,2905	0,6339
толщ. суст. отр.	0,0106	0,7561	0,2629	0,0960	0,6591	0,3315
go-kr	0,0839	0,0422	0,0638	-0,0570	0,0227	0,0462
Дисперсия канонической переменной	20,09365	4,425615	численность выборки n=248	10,07009	3,895342	численность выборки n=222
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	56,82196	12,51501		43,88704	16,97652	
Накопленный процент	56,82196	69,33696		43,88704	60,86355	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Векторы канонических переменных

(восходящая ветвь нижней челюсти, краткий набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
min шир. ветви	1,3012	-1,1502	1,0000	1,5535	-0,7766	1,0000	1,7017	-0,3806	1,0000
max шир. ветви	-0,7058	1,2468	0,6535	-1,0196	0,9865	0,7195	-1,3003	0,5529	0,7824
go-верх мышелка	0,5132	0,5021	0,4011	0,3853	0,6445	0,3280	0,2852	0,8268	0,3389
Дисперсия канонической переменной	10,27739	2,337061	численность выборки n=283	5,616072	1,782188	численность выборки n=257	3,648541	1,374064	численность выборки n=238
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	74,17035	16,86622		65,44006	20,76656		59,25995	22,31768	
Накопленный процент	74,17035	91,03656		65,44006	86,20661		59,25995	81,57762	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таксономические различия хронологических групп гоминид
по признакам восходящей ветви нижней челюсти
(на основе таксономических масштабов
современных представителей надсемейства гоминоидов)

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
вид-семейство								раса-вид	
вид-семейство									

Таблица 57

Систематика гоминоидов по признакам восходящей ветви нижней челюсти
(систематика современных представителей сохранена
без учета признаков восходящей ветви нижней челюсти)

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>	
	???Australopithecinae	<i>Australopithecus</i> (=Paranthropus)	<i>A. afarensis</i>	3,2 млн.л.
			<i>A. robustus</i>	1,7 млн.л.
			<i>A. boisei</i>	1,5-1,4 млн.л.
???Pithecantropidae		<i>Pithecantropus</i> (=Atlanthropus =Sinanthropus)	<i>P. neanderthalensis capensis</i> (=H. ergaster)	1,7-1,4 млн.л.
			<i>P. neanderthalensis heidelbergensis</i> (=A. mauritanicus =H. heidelbergensis)	700-450 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis pekinensis</i> (=S. pekinensis)	420 тыс.л.
			<i>P. neanderthalensis neanderthalensis</i>	325-29 тыс.л.
Hominidae		<i>Homo</i>	<i>H. sapiens fossilis</i> <i>H. sapiens sapiens</i>	40-4 тыс.л. 4-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(альвеолярная дуга нижней челюсти, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
id-ekm (id-M ₂)	1,3684	0,3463	1,0000	1,4500	0,1177	1,0000
ekm-ekm (M ₂ -M ₂)	-0,7590	0,3751	0,5621	-0,6418	1,1771	0,5975
M ₁ -M ₂	-0,6318	0,6003	0,4899	-0,4950	-0,6107	0,3998
M ₁ -M ₃	0,5632	0,0984	0,4105	0,6250	-0,0656	0,4312
C ₁ -C ₁	-0,2302	-0,7315	0,2662	-0,4681	-0,2415	0,3330
id-C ₁	0,3061	-0,3920	0,2487	0,1298	0,4145	0,1673
Дисперсия канонической переменной	58,49792	8,854826	численность выборки n=234	25,54661	6,266135	численность выборки n=208
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	72,12551	10,91763		60,47502	14,83346	
Накопленный процент	72,12551	83,04315		60,47502	75,30847	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 59

Векторы канонических переменных
(альвеолярная дуга нижней челюсти, краткий набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
id-ekm (id-M ₂)	1,0471	0,0368	1,0000	1,0618	-0,4069	1,0000	1,2532	-0,2138	1,0000
M ₁ -M ₂	-0,3162	0,9528	0,5395	-0,0534	1,1110	0,5234	-0,5998	1,1362	0,6997
id-C ₁	0,2415	-0,7692	0,4283	-0,0770	-0,6861	0,3296	0,0085	-0,0602	0,0280
Дисперсия канонической переменной	32,73388	7,905936	численность выборки n=300	18,50367	4,762358	численность выборки n=273	5,791817	1,868507	численность выборки n=216
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	76,23226	18,41173		73,02009	18,79345		62,75925	20,24686	
Накопленный процент	76,23226	94,64399		73,02009	91,81354		62,75925	83,00611	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таксономические различия хронологических групп гоминид
по признакам альвеолярной дуги нижней челюсти
(на основе таксономических масштабов
современных представителей надсемейства гоминоидов)

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
схожи		подвид-вид					схожи-раса		
подвид			схожи			вид			
			вид						
схожи		подрод-род							
подрод-род									

Таблица 61

Систематика гоминоидов по признакам альвеолярной дуги нижней челюсти
(систематика современных представителей сохранена без учета признаков альвеолярной дуги нижней челюсти)

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>	
	Subfam. nov. (?Ardipithecinae)	<i>Gen. nov.</i> (???=Ardipithecus ???=Sahelanthropus)	<i>A. anamensis</i>	5,8?-4,2 млн.л.
Paranthropidae		<i>Paranthropus</i>	<i>P. robustus</i>	2-1,7 млн.л.
			<i>P. boisei</i> (=P. aethiopicus)	2,5-1,4 млн.л.
			<i>P. rudolfensis</i> (UR 501, KNM-ER 1801, KNM-ER 1802, KNM-ER 1482?)	2,4-1,6 млн.л.
Hominidae		?Australopithecus (=Kenyanthropus ?=Homo)	<i>A. africanus</i>	3-2,7 млн.л.
			<i>A. afarensis</i> (?или <i>Homo afarensis</i> ?=K. platyops)	3,7-3 млн.л.
			<i>A. habilis</i> (OH 7, OH 13)	1,8-1,6 млн.л.
			???A. species nov. (KNM-ER 1501, KNM-ER 1801, KNM-ER 1482?)	1,9-1,6 млн.л.
		<i>Homo Pithecanthropus</i>	<i>H. P. erectus capensis</i> <i>H. P. erectus erectus</i>	1,7-1 млн.л. 700-420 тыс.л.
		<i>Homo Homo</i>	<i>H. H. neanderthalensis</i>	325-34 тыс.л.
			<i>H. H. sapiens</i>	33-0 тыс.л.

Векторы канонических переменных
(общие размеры нижней челюсти, полный набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 1.1)			гоминиды (анализ 1.2)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2	
шир. от вершин мышечков	-1,0047	3,9277	1,0000	1,6235	3,8932	0,9112
endgo-gn-endgo	-2,1027	0,0922	0,9781	-0,3346	0,2634	0,0964
мышцелк. ширина	0,2309	-4,2850	0,9705	-2,4500	-3,8489	1,0000
endgo-pg-endgo	1,9333	0,6288	0,9101	0,8784	0,1755	0,2094
id-верх мышелка	1,2450	0,1652	0,5801	1,1648	-0,7928	0,3210
kr-kr	0,2096	0,6141	0,1691	0,6261	0,3090	0,1609
go-go	-0,1577	-0,4507	0,1252	-0,7922	0,2391	0,1926
Дисперсия канонической переменной	35,02484	8,206593	численность выборки n=241	8,478922	6,970113	численность выборки n=215
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	60,51123	14,17825		31,67081	26,03504	
Накопленный процент	60,51123	74,68948		31,67081	57,70584	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таблица 63

Векторы канонических переменных
(общие размеры нижней челюсти, краткий набор признаков)

Признаки	гоминоиды (анализ 2.1)			гоминиды (анализ 2.2)			гоминиды 0-400 тыс.л. (анализ 2.3)		
	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N	Векторы канонических переменных		N
	1	2		1	2		1	2	
id-верх мышелка	1,6472	-0,1632	1,0000	1,5875	0,4770	1,0000	1,4826	0,7288	1,0000
мышцелк. ширина	-0,9763	1,5411	0,7194	-0,6823	-1,7762	0,8308	-0,4070	-1,8522	0,8999
go-go	-0,3698	-0,7276	0,2958	-0,5959	1,1379	0,5882	-0,8336	1,0702	0,7265
Дисперсия канонической переменной	21,5173	4,109234	численность выборки n=259	8,208042	3,488232	численность выборки n=233	5,467249	2,941368	численность выборки n=216
Процент объясняемой межгрупповой изменчивости	74,42675	14,21354		59,52185	25,29543		54,352	29,24125	
Накопленный процент	74,42675	88,64029		59,52185	84,81728		54,352	83,59325	

N – показатель таксономической ценности признаков по 2 каноническим переменным.

Таксономические различия хронологических групп гоминид
по общим признакам нижней челюсти
(на основе таксономических масштабов
современных представителей надсемейства гоминоидов)

пре-архантропы	ранние архантропы	поздние архантропы	ранние пре-палеоантропы	поздние пре-палеоантропы	ранние палеоантропы	поздние палеоантропы	ранний верхний палеолит	поздний верхний палеолит	современные люди
1,9-1,4 млн.л.	1-0,8 млн.л.	800-400 тыс.л.	400-200 тыс.л.	200-130 тыс.л.	130-100 тыс.л.	100-35 тыс.л.	40-31 тыс.л.	26-10 тыс.л.	10-0 тыс.л.
подвид-вид					раса		схожи		
подвид-вид			раса			вид			
вид									

Таблица 65

Систематика гоминоидов по общим признакам нижней челюсти
(систематика современных представителей сохранена
без учета общих признаков нижней челюсти)

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>	
	Australopithecinae	<i>Australopithecus</i>	<i>A. afarensis</i>	3,2 млн.л.
			<i>A. boisei</i>	1,5-1,4 млн.л.
			<i>A. robustus</i>	1,8-1,7 млн.л.
Hominidae		<i>Homo</i> (= <i>Telanthropus</i>)	<i>H. neanderthalensis capensis</i> (= <i>T. capensis</i> = <i>H. ergaster</i>)	1,7-1,4 млн.л.
			<i>H. neanderthalensis erectus</i> (=часть <i>H. heidelbergensis</i>)	700-420 тыс.л.
			<i>H. neanderthalensis neanderthalensis</i> (=часть <i>H. heidelbergensis</i>)	325-34 тыс.л.
			<i>H. sapiens</i>	33-0 тыс.л.

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 1; все размеры лобной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
хорда fm-Rm	0,98062	-0,009671
хорда fm-R	0,97320	-0,092971
хорда fm-cm	0,97044	0,043489
дуга fm-Rm	0,96744	0,027001
дуга fm-R	0,96628	-0,063631
дуга fm-cm	0,96588	0,033152
хорда Sy-Sy	0,95525	0,003053
хорда fm-b	0,95085	-0,095629
дуга fm-b	0,94259	-0,080029
хорда p-p	0,93704	-0,070571
дуга p-b-p	0,91661	-0,142873
хорда Sy-R	0,89423	-0,099546
дуга p-f-p	0,89059	-0,123792
хорда fm-Sy	0,88115	0,121092
хорда la-Sy	0,83574	-0,152269
дуга fm-fx-fi-Sy	0,82569	0,192584
хорда fi-Sy	0,81649	-0,119708
дуга la-Sy	0,81572	-0,136423
хорда fm-fi	0,68992	0,160665
хорда fm-fx	0,31673	0,920949
дуга fm-fx	0,31124	0,928287
Общий процент описанной изменчивости	75,386	9,1726

Таблица 67

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 2; общие размеры лобной доли эндокрана)

	Фактор 1
хорда fm-Rm	0,97786
хорда fm-R	0,97753
дуга fm-R	0,97406
хорда fm-cm	0,97396
дуга fm-cm	0,96929
дуга fm-Rm	0,96880
хорда fm-b	0,96567
хорда Sy-Sy	0,95772
дуга fm-b	0,95758
хорда p-p	0,95073
дуга p-b-p	0,94370
хорда Sy-R	0,91366
дуга p-f-p	0,90508
хорда fm-Sy	0,84750
дуга fm-fx-fi-Sy	0,78940
Общий процент описанной изменчивости	88,292

Таблица 68

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 3; длины лобной доли эндокрана)

	Фактор 1
хорда fm-b	0,987535
дуга fm-R	0,986261
дуга fm-b	0,983394
хорда fm-R	0,981364
Общий процент описанной изменчивости	96,9519

Таблица 69

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 4; размеры орбитного края лобной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
дуга la-Sy	0,959489	0,004218
хорда la-Sy	0,958628	0,009706
хорда fi-Sy	0,921990	0,015175
хорда fm-Sy	0,903868	0,308639
дуга fm-fx-fi-Sy	0,867528	0,334589
хорда fm-fi	0,559889	0,389388
дуга fm-fx	0,101213	0,962014
хорда fm-fx	0,093315	0,968532
Общий процент описанной изменчивости	57,3958	27,7837

Таблица 70

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 1; все размеры теменной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
хорда smg-smg	0,970155	0,037356
хорда Rm-lm	0,966018	-0,152098
дуга Rm-lm	0,950263	-0,204933
хорда Sy _m -R	0,948795	0,043565
дуга smg-R-smg	0,941771	-0,022276
хорда ang-ang	0,924950	0,235625
дуга ang-ang	0,919069	0,149012
хорда R-l	0,903713	-0,193949
дуга R-l	0,892402	-0,219721
хорда Sy _m -Sy _m	0,881119	-0,007263
хорда Sy'-lm	0,826121	-0,152221
хорда lm-lm	0,604493	0,717437
Общий процент описанной изменчивости	80,8508	6,4207

Таблица 71

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 2; широтные размеры теменной доли эндокрана)

	Фактор 1
хорда smg-smg	0,975420
хорда ang-ang	0,972120
дуга ang-ang	0,951144
дуга smg-R-smg	0,942409
хорда Sy_m-Sy_m	0,896884
хорда lm-lm	0,663383
Общий процент описанной изменчивости	82,2291

Таблица 72

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 3; высотные и длиннотные размеры теменной доли эндокрана)

	Фактор 1
хорда Rm-lm	0,967390
дуга Rm-lm	0,957316
хорда R-l	0,942600
дуга R-l	0,933965
хорда Sy_m-R	0,927304
хорда $Sy'-lm$	0,842209
Общий процент описанной изменчивости	86,3715

Таблица 73

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 1; все размеры затылочной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
хорда to-to	0,96515	-0,012979
дуга to-l-to	0,95422	0,111296
хорда l-to	0,94958	0,015662
дуга to-op-to	0,94039	0,141385
хорда to-om	0,93088	0,147167
хорда lm-om	0,93012	0,204338
дуга l-om	0,91335	0,014586
хорда l-om	0,90346	-0,099217
дуга to-om	0,89233	0,244888
Общая ширина мозжечка	0,88772	-0,286768
дуга lm-om	0,88571	0,316660
Длина полушария мозжечка латерально	0,88190	-0,391482
Ширина полушария мозжечка вертикально	0,75473	-0,518615
Общий процент описанной изменчивости	82,510	5,9305

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 2; общие размеры затылочной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
дуга l-om	0,912292	0,384870
хорда l-om	0,896524	0,416567
хорда to-to	0,455495	0,863671
хорда to-om	0,354671	0,916048
Общий процент описанной изменчивости	49,2325	47,6681

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 3; признаки длины затылочной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
дуга l-om	0,924066	0,338528
хорда l-om	0,883031	0,359661
хорда lm-om	0,773144	0,571279
дуга lm-om	0,760264	0,541153
хорда to-om	0,427563	0,884554
дуга to-om	0,370738	0,920011
Общий процент описанной изменчивости	52,1609	41,5337

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 4; широтные признаки затылочной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
дуга to-l-to	0,883774	0,443213
хорда l-to	0,816027	0,518552
дуга to-op-to	0,807668	0,537792
хорда to-to	0,729400	0,639192
хорда to-om	0,524738	0,838923
дуга to-om	0,475241	0,870904
Общий процент описанной изменчивости	52,2086	43,7564

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 1; все признаки височной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
дуга Sy-ti	0,868664	0,376052
хорда Sy-ti	0,860243	0,400498
хорда Sy-Sy	0,811940	0,500753
Глубина височной ямки эндокрана	0,811388	0,228079
дуга Sy-t-ti-to	0,786682	0,530643
хорда t-tp	0,774016	0,569106
хорда t-t	0,748690	0,467829
хорда Sy _m -tm	0,712746	0,563096
дуга Sy _m -tm	0,708100	0,552302
хорда Sy-Sy'	0,686097	0,385634
дуга t-to	0,649509	0,669532
хорда Sy-to	0,614412	0,706432
Ширина височной ямки эндокрана	0,449995	0,410915
хорда Sy'-to	0,408269	0,880129
дуга Sy'-to	0,371837	0,890990
хорда Sy'-lm	0,370769	0,854131
хорда t-to	0,332140	0,674468
Общий процент описанной изменчивости	44,8555	35,6991

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 2; общие признаки височной доли эндокрана)

	Фактор 1	Фактор 2
хорда Sy'-lm	0,893228	0,287937
хорда Sy'-to	0,890873	0,317450
хорда Sy _m -tm	0,780002	0,436679
хорда Sy-ti	0,620787	0,615919
хорда Sy-to	0,581748	0,772450
хорда t-to	0,562508	0,497020
хорда t-tp	0,510063	0,815747
хорда Sy-Sy'	0,211361	0,940534
Общий процент описанной изменчивости	44,3122	39,3435

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 1; все общие размеры эндокрана)

	Фактор 1
дуга fm-Rm-om	0,98655
дуга f-R-op	0,98433
дуга fm-R-om	0,98014
высота py-R	0,97332
хорда eu-eu	0,97079
хорда f-op	0,96749
хорда p-p	0,96505
хорда fm-om	0,95988
высота ba-R	0,95080
хорда Sy-R	0,94155
хорда to-to	0,93659
дуга fm-Sy-t-ti-om	0,92393
дуга eu-R-eu	0,90143
Общий процент описанной изменчивости	91,656

Таблица 80

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 2; общие размеры эндокрана, 1 набор признаков)

	Фактор 1
дуга fm-Rm-om	0,985670
дуга f-R-op	0,980866
дуга fm-R-om	0,982688
хорда f-op	0,974266
высота py-R	0,967387
хорда eu-eu	0,961091
хорда fm-om	0,950180
дуга eu-R-eu	0,889682
Общий процент описанной изменчивости	92,5303

Таблица 81

Нагрузки на факторы главных компонент
(анализ 3; общие размеры эндокрана, 2 набор признаков)

	Фактор 1	Фактор 2
хорда R-l	0,920791	0,267944
хорда fm-R	0,798509	0,553471
дуга fm-R-om	0,778791	0,608762
хорда f-op	0,745159	0,632600
хорда Sy-R	0,739904	0,575638
хорда eu-eu	0,709703	0,644889
хорда l-om	0,338101	0,921623
Общий процент описанной изменчивости	54,4671	39,2218

Систематика ископаемых гоминоидов по разным краниологическим системам

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние <i>Homo</i> ") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
затылочная кость	Pongidae		Hominidae				
	Sahelanthropinae		Pithecanthropus ergaster (1,9-1,4)	Pithecanthropus erectus (1-0,8)	Homo Sinanthropus heidelbergensis soloensis (400-200)	Homo Neoanthropus palestinensis (130-100)	Homo Neoanthropus sapiens (40-0)
	Sahelanthropus tchadensis						
	Australopithecinae			Homo Sinanthropus pekinensis (0,8-0,4)	Homo Sinanthropus heidelbergensis steinheimensis (325-140)	Homo Neoanthropus neanderthalensis (100-35)	
	Australopithecus Praeanthropus afarensis (?=K. platyops ???подвиды A. P. afarensis afarensis A. P. afarensis platyops)	Prezinjanthropus habilis (1,9-1,6) (=H. rudolfensis)					
	Australopithecus Australopithecus africanus						
	Australopithecus Paranthropus boisei (или A. P. robustus boisei; ?подвиды A. P. boisei boisei A. P. boisei aethiopicus) Australopithecus Paranthropus robustus (или A. P. robustus robustus)						

Приложение

продолжение таблицы 82

кости области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (ав- стралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплей- стоцен ("ран- ние <i>Homo</i> ") (млн.л.)	нижний эоплей- стоцен (пре- архантропы) (млн.л.)	верхний эоплей- стоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоп- лейстоцен (пре- палеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоп- лейстоцена (па- леантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
височная кость	Pongidae						Hominidae
	Australopithecinae		Pithecanthropinae				
	<i>Australopithecus Sahe- lanthropus</i> (или <i>Paranthropus</i>) <i>tchadensis</i>		<i>Protopithecanthropus ergaster</i> (?= <i>H. rudolfensis</i>) (1,9-1,4)	<i>Pithecanthropus erectus</i> (1-0,8) ? <i>Pithecanthropus pekinensis</i> (?=Pithecanthropu s erectus) (0,8-0,4)	<i>Pithecanthropus neanderthalensis</i> (400-35)	<i>H. sapiens</i> (40-0) (?2 подвида: <i>H. sapiens fossilis</i> (40-10), <i>H. sapiens sapiens</i> (10-0))	
	<i>Australopithecus Pa- ranthropus</i> (или <i>Paranthropus</i>) <i>afarensis</i>						
	<i>Australopithecus Pa- ranthropus</i> (или <i>Paranthropus</i>) <i>robustus</i> (?2 подвида: <i>A. P. robustus boisei</i> , <i>A. P. robustus robus- tus</i>)						
	<i>Australopithecus Australopi- thecus africanus</i> (= <i>K. platyops</i> = <i>H. habilis</i> ; ?3 подвида: <i>A. A. africanus afri- canus</i> , <i>A. A. africanus platyops</i> , <i>A. A. africanus habilis</i>)						

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние <i>Homo</i> ") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
мозговой отдел	Pongidae		Hominidae				
	Australopithecinae		Protopithecantropinae		Homininae		
	<i>Paranthropus Sahelanthropus tchadensis</i>		<i>Protopithecantropus ergaster rudolfensis</i> (1,9) (или <i>P. ergaster habilis</i> ?=часть <i>H. habilis</i>)	<i>Pithecanthropus erectus rhodesiensis</i> (1-0,5, Африка и Европа)	<i>Pithecanthropus erectus heidelbergensis</i> (400-140) (?2 подвида или расы: <i>P. erectus heidelbergensis</i> (400-140), <i>P. erectus soloensis</i> (200))	<i>Pithecanthropus neanderthalensis palestinensis</i> (130-100, Ближний Восток и часть Африки)	<i>Pithecanthropus neanderthalensis aurignacensis</i> (33-25)
	<i>Paranthropus aethiopicus</i> <i>Paranthropus boisei</i> <i>Paranthropus robustus</i>		<i>Protopithecantropus ergaster ergaster</i> (1,6-1,4)	<i>Pithecanthropus erectus erectus</i> (1-0,4, Азия)			<i>Homo sapiens fossilis</i> (24-10) <i>Homo sapiens sapiens</i> (10-0)
	<i>Australopithecus afarensis</i> (?=K. platyops, ?=A. garhi)						
	<i>Australopithecus africanus</i> (менее вероятно: <i>A. africanus africanus</i>)						
	<i>Australopithecus habilis</i> (1,8-1,6) (или <i>A. microcranous</i> менее вероятно: <i>A. africanus habilis</i> или <i>A. africanus microcranous</i>)						

продолжение таблицы 82

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
орбитная область	Pongidae			Hominidae			
	Australopithecinae(???)						
	<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	<i>Australopithecus habilis</i> (1,9-1,6) (=H. rudolfensis)	<i>Australopithecus habilis ergaster</i> (1,6-1,4)	<i>Pithecanthropus erectus</i> (1-0,1)		<i>Pithecanthropus neanderthalensis</i> (100-35)	<i>Homo sapiens fossilis</i> (40-10) <i>Homo sapiens sapiens</i> (10-0)
	<i>Australopithecus afarensis</i> (?=A. garhi, ?=K. platyops)						
	<i>Australopithecus africanus</i> (или A. africanus africanus)						
	<i>Australopithecus robustus aethiopicus</i> (или A. africanus aethiopicus)						
	<i>Australopithecus robustus boisei</i> <i>Australopithecus robustus robustus</i>						
кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
носовая область	?Australopithecidae (?=Pongidae)		Hominidae				
	Australopithecinae						
	<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	<i>Australopithecus africanus habilis</i> (2,3-1,6) (или A. africanus microcranous менее вероятно: A. habilis или A. microcranous) ???Australopithecus africanus rudolfensis (1,9) (или A. africanus habilis)	<i>Homo neanderthalensis ergaster</i> (1,6-1,4)	<i>Homo neanderthalensis neanderthalensis</i> (1-0,035)			<i>Homo sapiens</i> (100???-40-0)
	<i>Australopithecus afarensis</i> (?=A. garhi ?=K. platyops)						
	<i>Australopithecus africanus africanus</i>						
	<i>Australopithecus africanus aethiopicus</i>						
	<i>Australopithecus africanus boisei</i> <i>Australopithecus africanus robustus</i>						
кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
скуловая область	Hominidae						
	Australopithecinae		Homininae				
	<i>Australopithecus africanus</i> (?2 или 3 подвида: A. a. tchadensis, A. a. platyops, A. a. africanus (=H. habilis, 2,7-1,6))		<i>Homo neanderthalensis erectus</i> (1,6-0,065) (или H. erectus)			<i>Homo neanderthalensis neanderthalensis</i> (65-34)	<i>H. sapiens</i> (65?-33-0) (?2 подвида: <i>H. sapiens neanderthalensis</i> (65-34) <i>H. sapiens sapiens</i> (33-0))
	<i>Paranthropus robustus afarensis</i> <i>Paranthropus robustus aethiopicus</i> <i>Paranthropus robustus boisei</i> <i>Paranthropus robustus robustus</i> (?включая ?KNM-ER 1805 и ???KNM-ER 1470, 2-1,7-1,6?)						

продолжение таблицы 82

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний эоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний эоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего эоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего эоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
верхняя челюсть	Australopithecidae (?=Pongidae)			Hominidae			
	<i>Australopithecus</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i>	<i>Neanthropus heidelbergensis</i>	<i>Homo</i>
	<i>Australopithecus robustus anamensis</i> (или <i>A. A. robustus africanus</i> = <i>S. tchadensis</i>)	<i>Prezjanthropus habilis</i> (2,3-1,6) (или <i>A. P. habilis microcraneus</i>)	<i>Prezjanthropus ergaster</i> (1,6-1,4)	<i>Pithecanthropus erectus</i> (1-0,6)	(450-100) (или <i>H. N. sapiens heidelbergensis</i>)	<i>Neanthropus neanderthalensis</i> (65-34)	<i>Neanthropus sapiens</i> (100?-40-0) (или <i>H. N. sapiens sapiens</i>)
	<i>Australopithecus robustus afarensis</i> (или <i>A. A. robustus africanus</i>)	<i>Australopithecus Prezjanthropus habilis rudolfensis</i> (1,9-1,6) (или <i>A. P. habilis</i>)					
	<i>Australopithecus robustus boisei</i>						
	<i>Australopithecus robustus robustus</i>						
	? <i>Australopithecus</i>						
	<i>Australopithecus robustus platyops</i>						
	? <i>Australopithecus</i>						
	<i>Australopithecus robustus aethiopicus</i>						
	? <i>Australopithecus</i>						
	<i>Australopithecus robustus garhi</i>						
лицевой отдел	<i>Australopithecus africanus</i>						
	Pongidae		Hominidae				
	?Dryopithecinae		<i>Homo Pithecanthropus habilis</i> (1,9-1,6)	<i>Homo Pithecanthropus erectus</i> (1-0,45)	<i>Homo Pithecanthropus erectus</i> (420-200)	<i>Homo Pithecanthropus neanderthalensis</i> (140-34)	<i>Homo Neanthropus sapiens</i> (33-0)
	<i>Sahelanthropus tchadensis</i>		(?2 подвида или расы: <i>H. P. habilis habilis</i> (1,8-1,6), <i>H. P. habilis rudolfensis</i> (1,9-1,7))				
	Australopithecinae						
	<i>Australopithecus afarensis</i>	<i>Australopithecus species nov.</i> (KNM-ER 1805, 1,6)	<i>Homo Pithecanthropus ergaster</i> (1,6-1,4)				
	<i>Australopithecus africanus</i> (= <i>K. platyops</i> , ?2 подвида: <i>A. africanus africanus</i> , <i>A. africanus platyops</i>)						
	<i>Australopithecus robustus</i> (?2 подвида: <i>A. robustus robustus</i> , <i>A. robustus boisei</i>)						
	<i>Paraustralopithecus aethiopicus</i>						

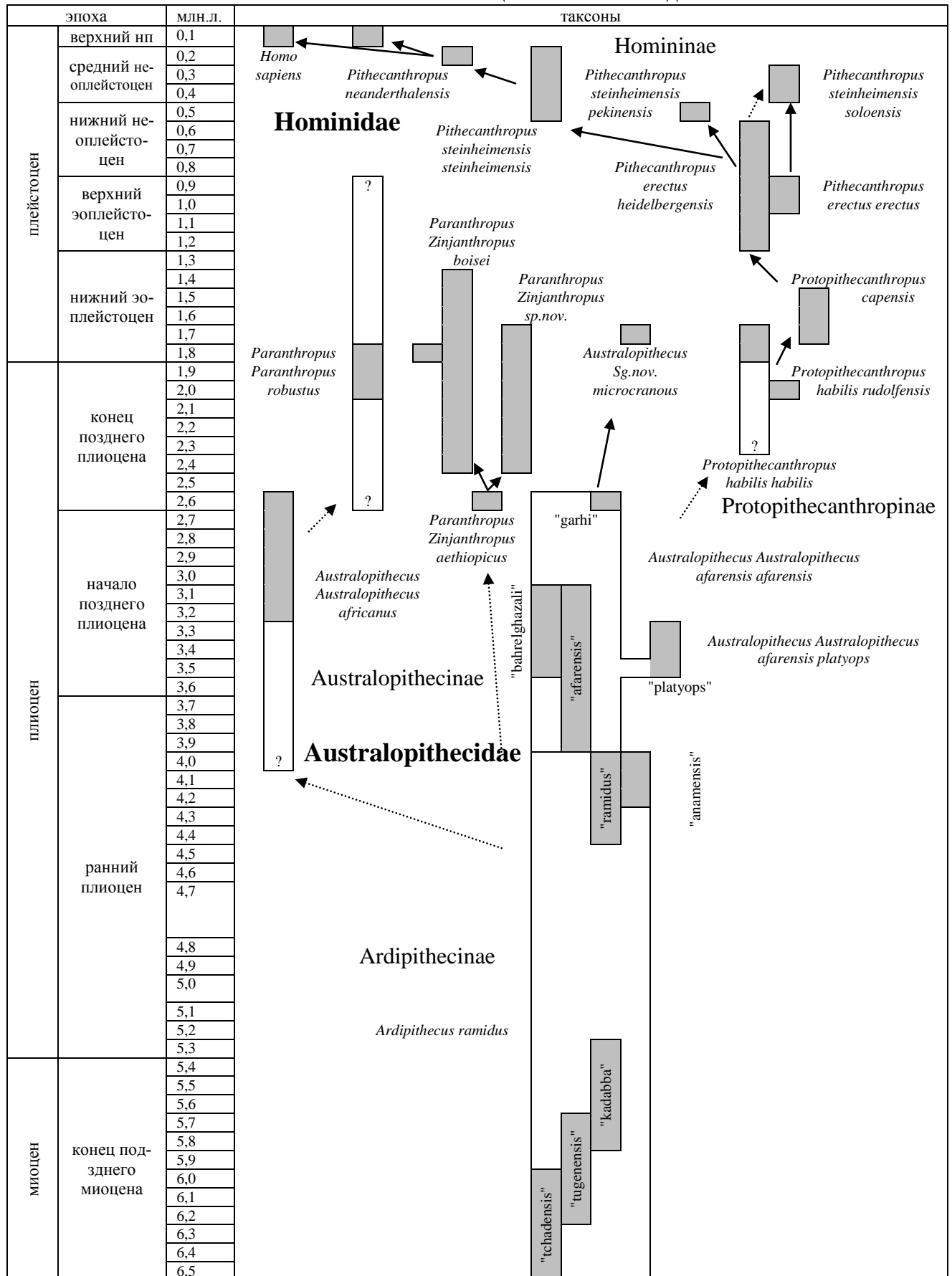
продолжение таблицы 82

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний эоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
тело нижней челюсти	Australopithecidae		Hominidae				
	<i>Ardipithecus ramidus</i> (=O. tugenensis =S. tchadensis =A. anamensis)	<i>Pithecanthropus habilis</i> (2,4-1,6)	<i>Pithecanthropus erectus</i> (1,7-1) (=T. capensis =H. ergaster =яванские H. erectus)	<i>Pithecanthropus erectus heidelbergensis</i> (1-0,2) (=материковые H. erectus =H. heidelbergensis)	?	<i>Pithecanthropus neanderthalensis</i> (130-27)	<i>Homo sapiens</i> (33-0)
	<i>Australopithecus afarensis</i> (=K. platyops, ?2 подвида: A. afarensis afarensis, A. afarensis platyops)						
	<i>Australopithecus africanus</i>						
	<i>Australopithecus robustus</i>						
	<i>??? Australopithecus rudolfensis</i> (2,4-1,6) (=часть H. rudolfensis)						
	<i>Zinjanthropus boisei</i> (=P. aethiopicus, ?2 подвида: Z. boisei aethiopicus, Z. boisei boisei)						
кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)	нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)	верхний эоплейстоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоплейстоцен (препалеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоплейстоцена (палеантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
ветвь нижней челюсти	Pongidae	?	???Pithecanthropidae				Hominidae
	???Australopithecinae						
	<i>Australopithecus afarensis</i>		<i>Pithecanthropus neanderthalensis capensis</i> (1,7-1,4) (=H. ergaster)	<i>Pithecanthropus neanderthalensis heidelbergensis</i> (0,7-0,45)	<i>Pithecanthropus neanderthalensis</i> (325-29)	<i>Homo sapiens fossilis</i> (40-4) <i>Homo sapiens sapiens</i> (4-0)	
	<i>Australopithecus robustus</i>						
	<i>Australopithecus boisei</i>						
кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (австралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплейстоцен ("ранние Homo") (млн.л.)					нижний эоплейстоцен (преархантропы) (млн.л.)
дуга нижней челюсти	Pongidae						
	Subfam. nov. (?Ardipithecinae)						
	Gen. nov. anamensis (???=Ardipithecus ???=Sahelanthropus)						
	Paranthropidae						
	<i>Paranthropus robustus</i>	<i>Paranthropus rudolfensis</i> (UR 501, ER 1801, ER 1802, ER 1482?)					
	<i>Paranthropus boisei</i> (=P. aethiopicus)						
	Hominidae						
	<i>Australopithecus africanus</i>	<i>Australopithecus habilis</i> (OH 7, OH 13, 1,8-1,6)					
? <i>Australopithecus afarensis</i> (?или <i>Homo afarensis</i> ?=K. platyops)	<i>???Australopithecus species nov.</i> (ER 1501, ER 1801, ER 1482?, 1,9-1,6)						

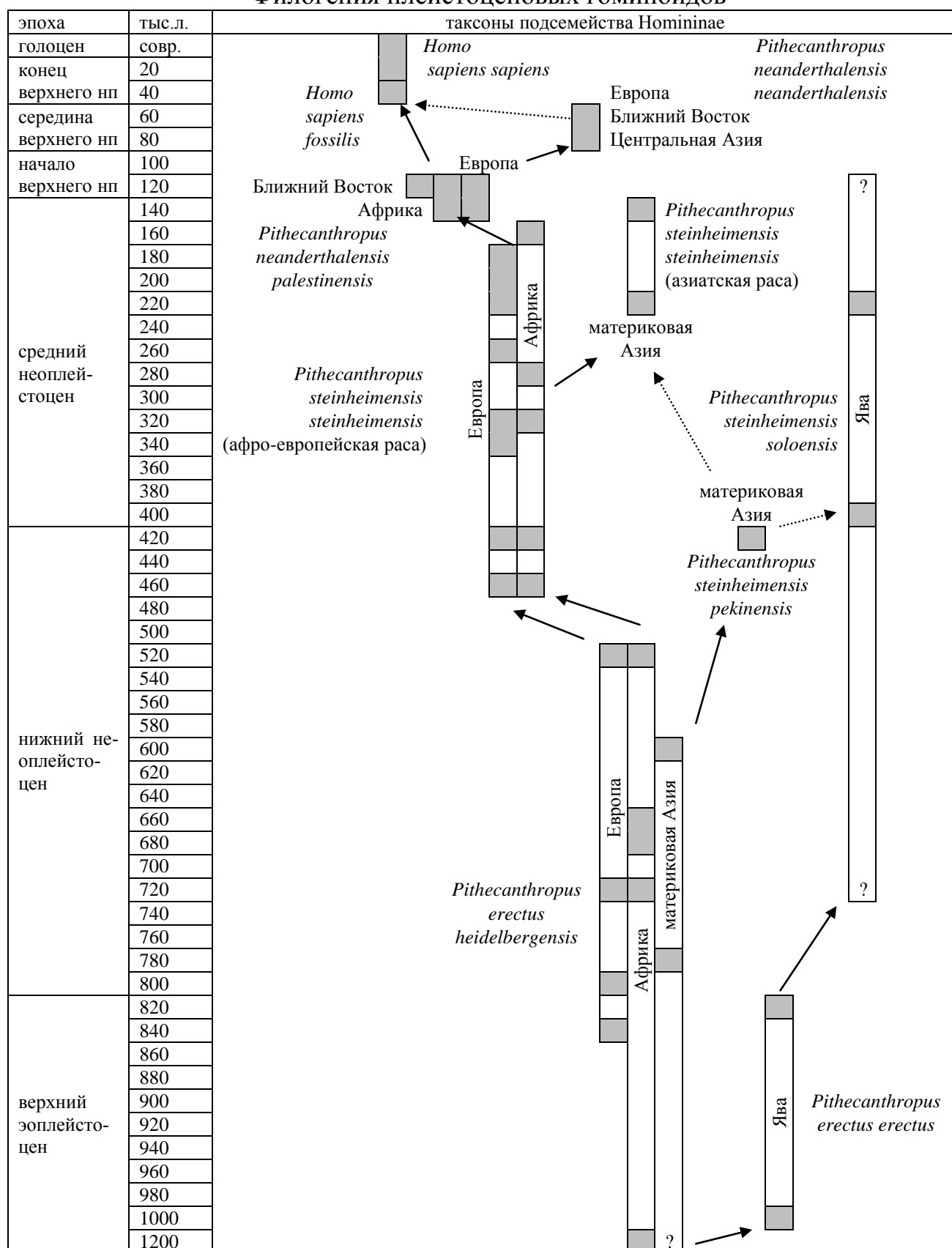
окончание таблицы 82

кости и области черепа	верхний миоцен – нижний плиоцен (ав- стралопитековые)	верхний плиоцен – нижний эоплей- стоцен ("ран- ние <i>Homo</i> ") (млн.л.)	нижний эоплей- стоцен (пре- архантропы) (млн.л.)	верхний эоплей- стоцен – нижний неоплейстоцен (архантропы) (млн.л.)	средний неоп- лейстоцен (пре- палеантропы) (тыс.л.)	начало-середина верхнего неоп- лейстоцена (па- леантропы) (тыс.л.)	конец верхнего неоплейстоцена – современность (неоантропы) (тыс.л.)
нижняя челюсть	Pongidae	?	Hominidae				
	Australopithecinae						
	<i>Australopithecus afarensis</i>		<i>Homo neandertha- lensis capensis</i> (1,7-1,4) (= <i>H. ergaster</i>)	<i>Homo neandertha- lensis erectus</i> (0,7- 0,42) (=часть <i>H. heidel- bergensis</i>)	<i>Homo neanderthalensis neandertha- lensis</i> (325-34) (=часть <i>H. heidelbergensis</i>)	<i>Homo sapiens</i> (33- 0)	
	<i>Australopithecus boisei</i>						
	<i>Australopithecus robustus</i>						

Филогения мио-плейстоценовых гоминоидов



Филогения плейстоценовых гоминиоидов



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. tchadensis</i> ?= <i>O. tugenensis</i> ?= <i>A. anamensis</i>)	7?-3,9-3,6? млн.л.
	Australopithecinae	<i>Paranthropus</i> <i>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</i> <i>Paranthropus</i>	<i>P. P. robustus</i>	2,6?-2-1,7-0,9? млн.л.
		<i>Australopithecus</i> <i>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</i> <i>Subgenus nov.</i>	<i>A. Sg.nov. microcranous</i> (KNM-ER 1501, KNM-ER 1813, Stw 53, SK 80/846/847)	1,7-1,6 млн.л.
Hominidae	Protopithecinae	<i>Protopithecantropus</i>	<i>P. habilis habilis</i> (ОН 7, ОН 13, ОН 24) <i>P. habilis rudolfensis</i> (KNM-ER 1470, KNM-ER 3732) <i>P. capensis</i> (= <i>H. ergaster</i>) (2 расы: африканская и дманисская)	2,3?-1,8-1,6 млн.л. 1,9 млн.л. 1,7-1,4 млн.л.
			<i>P. erectus erectus</i> (Ява) <i>P. erectus heidelbergensis</i> (Африка, Европа, материковая Азия) (= <i>H. rhodesiensis</i> = <i>H. antecessor</i> = <i>H. lantianensis</i>)	1-0,8 млн.л. 1,2-0,5 млн.л.
	Homininae	<i>Pithecantropus</i>	<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> <i>H. sapiens sapiens</i>	40-24 тыс.л. 24-0 тыс.л.