

СРАВНЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ЧЕРЕПА СОВРЕМЕННЫХ И ДРЕВНИХ ПОПУЛЯЦИЙ ЧЕЛОВЕКА ПРИ ПОМОЩИ МЕТОДОВ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Е.Ю. Булыгина, Н.Я. Березина, А.В. Рассказова

МГУ имени М.В.Ломоносова, НИИ и Музей антропологии, Москва

В статье представлена попытка применения метода геометрической морфометрии для сравнения краниологических останков современных и ископаемых групп человека. Цель сравнения состоит в определении степени сходства черепной коробки и, по утверждению некоторых современных публикаций, соответствующего генетического родства между популяциями. Метод геометрической морфометрии позволяет провести математическое сравнение трехмерного строения изучаемых структур, что обуславливает рост его популярности в палеоантропологических исследованиях последнего десятилетия.

Выборка включает в себя черепа мезолитических и раннеолитических групп Европейской части России и Украины, а также несколько сибирских находок. Современный материал представлен выборками народностей Европы, Азии, Африки и Америки, чьи филогенетические взаимоотношения на данный момент считаются установленными. Сбор материала производился путем сканирования трехмерных поверхностей мозгового черепа и определения на нем координат гомологичных точек. Анализ изменчивости в выборке произведен при помощи нескольких непараметрических статистических методов. Получены предварительные результаты, которые планируется проверить в дальнейшем исследовании проблем происхождения монголоидных популяций в Азии.

Ключевые слова: антропология, палеоантропология, геометрическая морфометрия, монголоидные популяции, мезолит, популяционная история

Методологический аспект исследования

Цель метода геометрической морфометрии не отличается от целей классических морфологических методов: использование информации, содержащейся в морфологии биологических объектов, для заключения об их сходстве и закономерностях изменчивости. Однако исходный материал для анализа имеет принципиально различные математические свойства. Классические расстояния, индексы и углы могут быть проанализированы как по отдельности, в одномерных статистических сравнениях, так и в рамках многомерного статистического анализа. Трехмерные координаты расположения точек на поверхности объекта, используемые в геометрической морфометрии, имеют смысл только в совокупности с другими такими же координатами и только при условии их соответствующего совмещения в пространстве. Приоритет данного метода состоит в возможности анализа полной трехмерной морфо-

логии объекта без потери ковариационных взаимоотношений между положением разных его частей в пространстве. Метод интенсивно разрабатывался группой математиков и статистиков разных стран специально для сравнения биологических структур в 1990–2000-х годах [Slice, 2005], хотя его основание можно проследить до работ Д'Арси В. Томсона [Thompson, 1992], где автор предложил сравнивать формы живых объектов с помощью законов геометрии.

На данный момент метод геометрической морфометрии получил значительное распространение и популярность среди антропологов и зоологов, так как он позволяет создавать графическое изображение изменчивости изучаемой морфологии. Особый интерес представляют публикации, в которых геометрическая морфометрия используется для получения статистических расстояний между популяциями современного человека и их сравнения с генетическими расстояниями между теми же популяциями [Harvati,

Weaver, 2006; von Cramon-Taubadel, 2009, 2011; Holló et al., 2010; von Cramon-Taubadel, Smith, 2012]. Согласно этим работам, наблюдается четкая корреляция между морфологическими и генетическими расстояниями в популяциях человека. Данный результат не всегда соответствует выводам, основанным на классических морфологических подходах в силу конвергентной эволюции и значительной пластичности в морфологии черепа среди позвоночных [McGee, 2011]. Если такая корреляция стабильно наблюдается при использовании геометрической морфометрии, возникает интересная возможность для установления взаимоотношений между археологическими популяциями, где генетический анализ все еще проблематичен [Pickrell, Reich, 2014]. Данное исследование полагается на результаты вышеуказанных статей и делает попытку проведения морфогенетического анализа выборки.

Нами проводилось морфогенетическое исследование нейрокраниума. В соответствии с выводом К. Харвати и Т. Уивера, расстояния, рассчитанные на основании морфологии височной кости, коррелируют с генетическими расстояниями, рассчитанными по микросателлитным данным, с коэффициентом корреляции 0,6 [Harvati, Weaver, 2006]. Более высокая степень корреляции (0,9) была обнаружена в работе Н. фон Крамон-Таубадел между расстояниями, рассчитанными по морфологии мозгового черепа и нейтральными генетическими расстояниями [von Cramon-Taubadel, 2009]. В своей статье 2011 г. Н. фон Крамон-Таубадел показала, что мозговой череп современных людей надежнее представляет генетические взаимоотношения между современными популяциями, чем другие отделы черепа [von Cramon-Taubadel, 2011].

При отсутствии генетических данных в выборке популяций иногда используются географические расстояния. Так, в статье 2013 г. Н. фон Крамон-Таубадел с соавторами провела попытку анализа мезолитических и неолитических популяций Европы и Передней Азии. Авторами была рассчитана матрица корреляций между морфологическими, временными и экологическими параметрами популяций. Результат работы показал ясные различия в морфологии черепа между двумя временными слоями населения: неолитическим и мезолитическим. Соответствия, однако, были найдены внутри временных слоев между морфологическими и географическими расстояниями, которые в отсутствие генетической информации, были использованы авторами как адекватная замена при условии нейтральности эволюционного процесса [von Cramon-Taubadel et al., 2013].

Настоящее исследование апробирует методологический подход для сравнения современных и древних популяций с общей целью исследования происхождения монголоидных черт среди раннего населения Евразии. Основываясь на результатах выше приведенного исследования, нулевая гипотеза предполагает, что морфологические различия между современными и древними популяциями будут соответствовать их географическим и временным расстояниям.

Антропологический аспект исследования

В настоящей статье закладывается основа для дальнейшего широкого исследования происхождения «монголоидных» черт среди современного населения Азии. Несмотря на значительный масштаб археологических и антропологических исследований, данный вопрос остается нерешенным. Косвенное указание на временные границы происхождения монголоидности можно найти в работе М. Хаббе с соавторами, которые показали, что ранние палеоиндейцы Южной Америки не имеют монголоидных черт [Hubbe et al., 2011]. Учитывая, что самые ранние миграции населения из Северной Азии в Америку, возможно, произошли 15 тыс. лет назад, эта дата может быть принята как ранняя граница развития монголоидности.

Еще одно исследование, проведенное М. Карно с соавторами, показывает, что скелетные останки индивидов, найденные в пещере Лонглин и в местечке Малудонг в Юго-Западном Китае и датированные временем около 14,3–11,5 тыс. лет назад, обладают комбинацией современных и архайческих характеристик, которые четко отличают их от современных популяций [Curnoe et al., 2012]. Например, лицо человека из пещеры Лонглин описывается как особенно широкое, выпадающее за пределы вариаций современного человека.

На данный момент, наибольшую поддержку имеет гипотеза наличия нескольких миграционных волн заселения Азии. Например, южно-азиатские народы, австралийцы, гвинейцы и меланезийцы, сохраняют следы южного пути расселения [Reyes-Centeno et al., 2014]. Данные авторы основывают свой вывод на сравнении данных генетики и морфометрии, проверяя несколько миграционных сценариев. По их результатам южноазиатская волна, скорее всего, датируется средним и поздним плейстоценом. Х. Рейес-Сентено с соавторами предполагает возможность метисации с более древним населением вдоль миграционного пути, наличие которой, однако, сложно доказать [Reyes-Centeno et al., 2014].

Возможный сценарий заселения Восточной и Северной Азии был предложен на основании исследований по датированию и географическому распределению N гаплогруппы Y-хромосомы. Было предположено наличие очага миграций в Южном Китае около 21 тыс. лет назад. Отсюда миграции в Северный Китай были осуществлены 12–18 тыс. лет назад, достигнув Сибири к 12–14 тыс. лет назад. Дальнейшее распространение происходило на запад в Центральную Азию и Северо-Восточную Европу около 8–10 тыс. лет назад [Shi et al., 2013; Rootsi et al., 2007].

Отсутствие в Сибири палеоантропологического материала, датируемого наиболее важным периодом между 14 и 8 тысячелетиями, делает проверку генетической гипотезы почти невозможной. Самые ранние останки современного человека с этой территории датируются 7–6 тысячелетиями. Наиболее полные из них включают череп и фрагменты посткраниального скелета из Иркутска, Прибайкалье (Локомотив Р8/Райсовет) [Basaliski et al., 2013] и останки из Нижней Джилинды, близ реки Витим, в Северном Забайкалье [Vetrov et al., 1993]. Находки представляют собой два мужских черепа, возможно, разделенных тысячелетием по времени происхождения и сильно различающихся морфологически.

Череп из Локомотива принадлежит взрослому мужчине. Он отличается длинной и узкой мозговой коробкой, прогнатным лицом, плоской лобной костью с высоким положением назиона и малым расстоянием между глазными орбитами. Авторы антропологического описания этой находки ассоциируют ее с «азиатско-американским расовым типом», подчеркивая его сходство, как с восточноазиатскими народами, так и с ранними американскими мигрантами [Basaliski et al., 2013]. Череп из Нижней Джилинды, возможно, на тысячелетие моложе, чем из Локомотива, и отличается от него морфологически [Vetrov et al., 1993]. Так, черепная коробка человека из Нижней Джилинды характеризуется брахикранией и вертикальной лобной костью [Пежемский, Рыкушина, 1998]. Причина разительных отличий между двумя находками на данный момент не ясна.

Возможно, что имеющиеся находки мезолитических популяций с европейской территории России и Украины могут помочь определить внешний облик древних обитателей Сибири. В свое время советские исследователи горячо дискутировали о наличии азиатских мигрантов на этой территории в связи с «монголоидными» чертами лица и черепа среди мезолитических популяций, подразумевая наличие развитого «монголоидного» морфотипа среди населения Сибири. Происхож-

дение плоских лиц в свое время подверглось широкой дискуссии и были предложены две альтернативные гипотезы. Одна из них предполагала, что «монголоидные» черты мезолитических людей на северо-западе России являются наследием популяционных миграций из Урала и Сибири [Дебец, 1961]. Вторая гипотеза предполагала наличие древнего аборигенного не дифференцированного морфотипа, который только случайно напоминает черты монголоидных популяций в горизонтальной профилировке лица [Бунак, 1956; Гохман, 1958, 1966].

На фоне приведенных мнений Т.И. Алексеева [Алексеева, 1997] считала, что общие характеристики черепа среди мезолитических людей России и Украины включают долихокранию, большие размеры черепной коробки, широкой и относительно низкое лицо и относительно широкий нос. Нос, однако, сильно выступает, делая назомаллярный угол относительно узким, что сходно со строением лица современных европейцев. В то же время, ряд мезолитических индивидов России и Украины имеют широкий назомаллярный угол, делая лицо плоским [Алексеева, 1997].

В данной работе закладывается основа для нового анализа известных материалов ключевого периода, наиболее близкого к предполагаемому времени миграций из Восточной Азии в Сибирь и Восточную Европу. Для выполнения данной задачи, нами использовался метод геометрической морфометрии и соответственно был собран абсолютно новый набор данных. В работах Н. фон Крамон-Таубадель, К. Харвати и Т. Уивера, а также Г. Холло с соавторами основной акцент делается на использование морфологии мозгового черепа для представления нейтральных генетических расстояний между популяциями человека [Harvati, Weaver, 2006; Cramon-Taubadel, 2009, 2011, 2012; Holló et al., 2010]. Мозговая часть является одной из наиболее часто сохраняющихся частей черепа, что важно для построения сравнительной выборки. Консервативные ожидания предполагают, что любые различия между популяциями смогут быть объяснены временными и географическими различиями между ними.

Материалы и методы

Современные люди представлены четырьмя популяциями: китайцы, эскимосы, норвежцы и африканцы племени Игбо из Западной Африки. Мезолитическая и неолитическая выборки включают индивидов из коллекций археологических

захоронений с Южного Оленьего Острова (Северо-Западная часть России), Васильевки II, Волошское, Скеля и Вовниги (Украина) и Локомотив/Райсовет (Иркутск, Восточная Сибирь). Все мезолитические/неолитические индивиды, за исключением Южного Оленьего Острова, хранятся в коллекции Музея антропологии МГУ имени М.В.Ломоносова (Москва, Россия). Оленеостровский материал был любезно предоставлен Музеем антропологии и этнографии (Кунсткамера) (Санкт-Петербург, Россия). В анализ были включены только мужские черепа. Общее число индивидов составило 45. Низкая численность во многом является результатом плохой сохранности древних археологических останков человека. Численность и разнообразие современных выборок предполагается увеличить в последующих работах.

Основной материал был собран при помощи сканирования трехмерных поверхностей. Достоинство данного метода состоит в возможности повторного изучения материала без риска разрушения оригиналов ручной обработкой, а также в использовании методов геометрической морфометрии. В работе использовался сканер структурного света «Artec®» и прилагаемое к нему программное обеспечение, которые позволили быстро и эффективно оцифровать поверхности объектов.

Для сохранения оригинальной структуры объектов сглаживание и редактирование полученных поверхностей было минимальным. Редактирование также не применялось для устранения «теневых дыр», то есть для реконструкции отсутствующих участков поверхности, где тень не позволила сканировать. На данный момент библиотека трехмерных поверхностей в коллекции Института и Музея антропологии МГУ составляет около 150 индивидов из современных и археологических популяций. К сожалению, многие из них требуют реконструкции из-за плохой сохранности или деформации. Однако в настоящей работе не ставилась задача по исправлению недостатков отдельных индивидов в выборке, несмотря на доступность разработанной методологии по цифровой реконструкции антропологических объектов [Gunz et al., 2009].

Следующий этап работы включал сбор координат анатомических точек (далее *меток*) и полуметок (*semilandmarks*) [Bookstein, 1997] с поверхности мозгового черепа (всего 109, табл. 1). Метки и полуметки были выбраны так, чтобы наилучшим образом описать строение лобной кости, черепной коробки и основания черепа, избегая наиболее часто разрушенные районы сфенозатылочного синхродроза и затылочного отверстия (рис. 1). Сбор трехмерных координат был произ-

веден А.В. Рассказовой. Ошибка при сборе была оценена как незначительная по сравнению с индивидуальной изменчивостью в выборке, что согласуется с выводом Н. фон Крамон-Таубадель с соавторами в аналогичной работе [von Cramon-Taubadel et al., 2007].

Собранные координатные данные были подвергнуты предварительной обработке. Утраченные в силу разрушения метки были реконструированы при помощи функции сплайна тонкой пластинки [Gunz et al., 2009a]. Данный метод уже был ранее успешно использован одним из авторов данной статьи [Stansfield (nee Bulygina), Gunz, 2011; Gunz, Bulygina, 2012]. Двухсторонние координаты были так же подвергнуты симметризации, что позволило улучшить результаты последующего анализа, уменьшив влияние флуктуирующей асимметрии в выборке [Gunz et al., 2009b]. Симметризация включила отражение индивидуальной конфигурации точек и расчет средней формы между отражением и оригиналом.

Полуметки, анатомическое положение которых было невозможно точно определить при помощи окружающей костной топологии, были дополнительно обработаны при помощи функции тангентного скольжения по отношению к соседним точкам, обеспечив геометрическое соответствие («гомологию») между сопоставимыми точками на поверхностях разных индивидов [Gunz et al., 2005]. Случайная изменчивость данных, связанная с разным положением объектов в пространстве, была устранена при помощи стандартного подхода, при котором трансляция, вращение в пространстве и приведение к «единичному» размеру производится путем прокрустового метода суперпозиции, при этом минимизируется разница между квадратичными расстояниями между трехмерными точками в пространстве [Rohlf and Slice, 1990]. Индивидуальная конфигурация точек приведена на рис. 1.

Широта внутривидовой изменчивости была рассчитана при помощи подхода, предложенного Н. фон Крамон-Таубадель [von Cramon-Taubadel, 2009]. Сначала были определены средние конфигурации для каждой из представленных популяций и рассчитаны квадратичные расстояния между каждым индивидом и его популяционным средним. Затем было определено среднее расстояние внутри каждой популяции. В силу стандартизации размеров всех индивидов, это расстояние представляет дробное число, которое при умножении на 100 позволяет сравнить размер внутривидовой изменчивости между группами и является метрическим эквивалентом коэффиценту вариации [von Cramon-Taubadel, 2009].

Таблица 1. Список использованных анатомических меток и геометрически определенных полуметок

№	Название
1	Назион
2	Брегма
3	Ламбда
4	Инион
5	Опистион
6, 7	Затылочные мышелки, постериальные точки слева и справа
8, 9	Фронтотемпорале, левая и правая сторона
10	Глабелла
11	Офрион
12	Базион
13	Центр нижней выйной линии
14, 34	Максиллофронтале, левая сторона и правая сторона
15, 35	Фронталареорбитале, левая сторона и правая сторона
16, 36	Фронталаретемпорале, левая сторона и правая сторона
17, 37	Нижняя вырезка на височной дуге, левая сторона и правая сторона
18, 38	Латеральная точка на суставной поверхности височной кости, левая сторона, и правая сторона
19, 39	Антериальная точка на суставной поверхности височной кости, левая сторона и правая сторона
20, 40	Средняя точка на суставной поверхности височной кости, левая сторона и правая сторона
21, 41	Барабанная пластинка, средне-нижняя точка, левая сторона и правая сторона
22, 42	Барабанная пластинка, латерально-нижняя точка, левая сторона и правая сторона
23, 43	Порион, левая сторона и правая сторона
24, 44	Радикуляре, левая сторона и правая сторона
25, 45	Мастоидале, левая сторона и правая сторона
26, 46	Мастоидная вырезка, левая сторона и правая сторона
27, 47	Затылочная бороздка, левая сторона, и правая сторона
28, 48	Средняя точка на возвышении средней стенки затылочной бороздки, левая сторона и правая сторона
29, 49	Антериальная точка на затылочном мышелке, левая сторона и правая сторона
30, 50	Стефанион, левая сторона и правая сторона
31, 51	Кротапион, левая сторона и правая сторона
32, 52	Височная вырезка, левая сторона и правая сторона
33, 53	Астерион, левая сторона и правая сторона
54-58, 59-63	Полуметки на левом и на правом надбровье
64-69, 70-75	Полуметки на чешуе затылочной кости, левая и правая стороны
76-84, 85-93	Полуметки на париетальной кости, левая и правая стороны
94-101, 102-109	Полуметки на лобной кости, левая и правая стороны

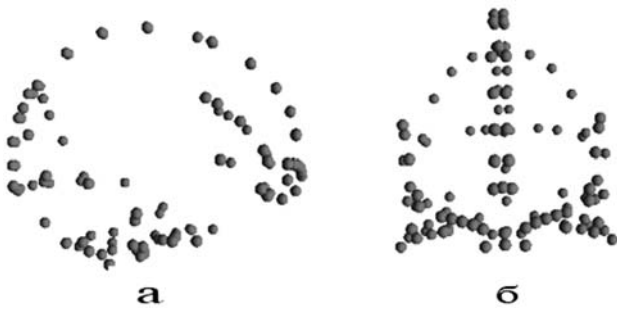


Рис. 1. Конфигурация меток и полуметок: (а) вид с боку; (б) вид спереди

Взаимоотношения между группами было исследовано при помощи построения иерархических кластеров на основании координатных данных после суперпозиции (Mathematica® Wolfram Research inc.). Данный подход можно считать грубым приближением к фенотипическим расстояниям между популяциями, полученным в отсутствии информации об эффективном или общем размере популяции [Relethford, Blandero, 1990; Reyes-Senteno et al., 2014]. Аналогичный метод был использован для исследования взаимоотношения между современными людьми и ранними ископаемыми гоминидами среднего и верхнего плейстоцена [Gunz et al., 2009; Harvati et al., 2010].

Далее изменчивость всей выборки была исследована путем расчета ковариационной матрицы координатных данных и выделения ее главных векторов (анализ главных компонент). В отличие от многих других статистических методов, расчет главных компонент не требует параметрического распределения исходных данных, а значит, может быть использован для определения координат расположения меток в пространстве.

В целом, главные компоненты объясняют строение ковариационной матрицы множественного числа переменных при помощи их линейной арифметической комбинации. Хотя общее число полученных компонент равно числу первоначальных переменных, большая часть изменчивости объясняется несколькими первыми компонентами [Johnson, Wichern, 2002]. Настоящий методологический подход основан на математической дискуссии о визуализации различий биологических объектов по форме [Rohlf, 1993; Slice, 2005]. Ковариационная матрица описывает положение индивидуальных трехмерных меток и не требует предварительного знания о групповой структуре в выборке. Исследователи предложили относиться к выборке биологических объектов как к гомогенной для целей проведения компонентного анализа и различать группы уже по получении ре-

зультата при помощи различного цвета или знака для каждой популяции [Rohlf, Slice, 1990]. Также было опубликовано математическое доказательство и статистическое обоснование использования главных компонент для сравнения форм биологических объектов на основании координатных данных [Rohlf, 1993].

Визуализация изменчивости формы черепа, описанной главными компонентами, была произведена путем деформации средней поверхности при помощи функции сплайна тонкой пластинки [Bookstein, 1991] в соответствии с положением меток, предсказанным при их помощи. Средняя поверхность для этого была рассчитана по данным всей выборки.

Результаты

Изменчивость формы мозгового черепа на основании главных компонент

Главные компоненты симметричных данных по современным популяциям описывают изменчивость выборки так, что 23% приходится на первую и 15% – на вторую главные компоненты. Третья главная компонента описывает 11% изменчивости, в то время как четвертая – 10% изменчивости. Современные популяции в выборке различаются по морфологии мозгового черепа лишь в некоторых случаях (рис. 2). Так, главные компоненты разделяют Игбо (Африка) и Наукан (эскимосы Сибири). В то же время норвежцы проявляют большое разнообразие черт, а китайцы значительно пересекаются с норвежцами (рис. 2).

Добавление мезолитических и неолитических индивидов в анализ дает неожиданный результат. Во-первых, изменчивость внутри древних групп велика и охватывает весь размах, представленный в современных популяциях. Во-вторых, явной сгруппированности индивидов по их временному и географическому происхождению в пространстве главных компонент не проявляется. Первые четыре главные компоненты описывают 56% изменчивости выборки (рис. 3, 4). На первую компоненту приходится 20%, на вторую – 15%, на третью – 13% и на четвертую – 8% изменчивости.

Морфологически, большая часть индивидов из Васильевки и Волошского имеют длинные, низкие и узкие мозговые черепа с относительно выраженным надбровным рельефом. В то же время, их сосцевидные отростки относительно малы. Этот результат согласуется с особенностями Васильевцев, описанными Т.С. Кондукторовой [Кондукторова, 1973]. В отличие от Васильевцев и

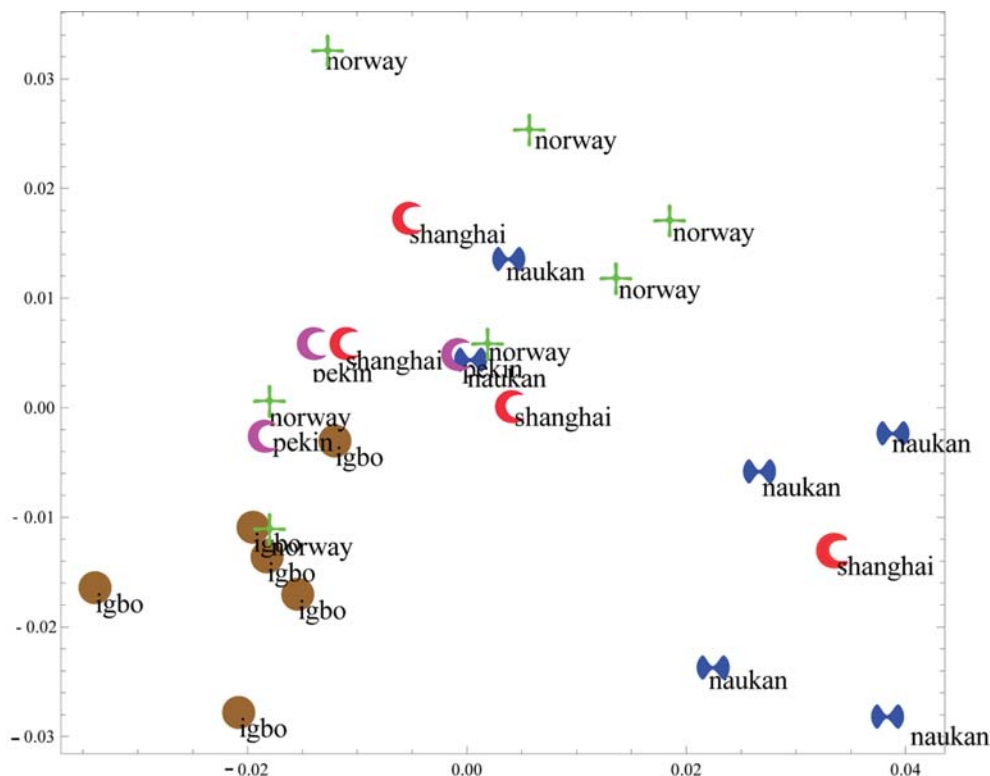


Рис. 2. Распределение современных популяций в пространстве первых двух компонент (38% изменчивости)

Волошцев, большинство современных людей, а также мезолитические черепа с Южного Оленьего Острова, имеют более округлые черепные коробки и большие сосцевидные отростки.

Вторая главная компонента в данном анализе различает африканцев Игбо и эскимосов Наукан. Игбо характеризуются округлой и высокой черепной коробкой в комбинации с узким фронтально-темпоральным диаметром лобной кости. В то же время эскимосы характеризуются относительно более низким и брахикранным черепом с широкой лобной костью. Все промежуточные варианты между этими двумя полюсами распределены как между современными, так и ископаемыми черепами. Несмотря на то, что назо-темпоральная профилировка верхней части лица имеет большое значение для расового анализа современных популяций, ни одна из первых четырех главных компонент в нашем анализе не зависит от этого признака.

Морфологические черты некоторых из важных палеоантропологических находок позволяют обсудить их сходство с представителями разных популяций. Например, череп Локомотив/Райсовет из Иркутска сильно отклоняется в сторону долихокраничных индивидов из Васильевки и Волошского, что может означать определенную степень сход-

ства между евразийскими популяциями на рубеже 7 тыс. лет назад. Тем не менее, некоторые особенности этого черепа, такие как более вертикальный лоб и более округлый профиль черепной коробки, сближают его с эскимосами Наукан.

Череп из Скеля, напротив, лучше ассоциируется с современной выборкой с точки зрения общей формы мозгового черепа. Только относительная величина лобной кости, описанная третьей главной компонентой, сближает этот череп с мезолитическими индивидами из Васильевки и Волошского.

Два индивида из Вовнигов, чей возраст, скорее всего, относится к более позднему периоду, чем Васильевка и Волошское (около 6 тыс. лет назад), отличаются от всех сравниваемых индивидов. Причина такого различия (естественная разница или деформация) пока что не ясна.

Групповая изменчивость

Современные группы имеют очень сходный размер изменчивости (табл. 2). При смешении групп «коэффициент вариации» увеличивается, указывая на присутствие значительной межгрупповой компоненты.

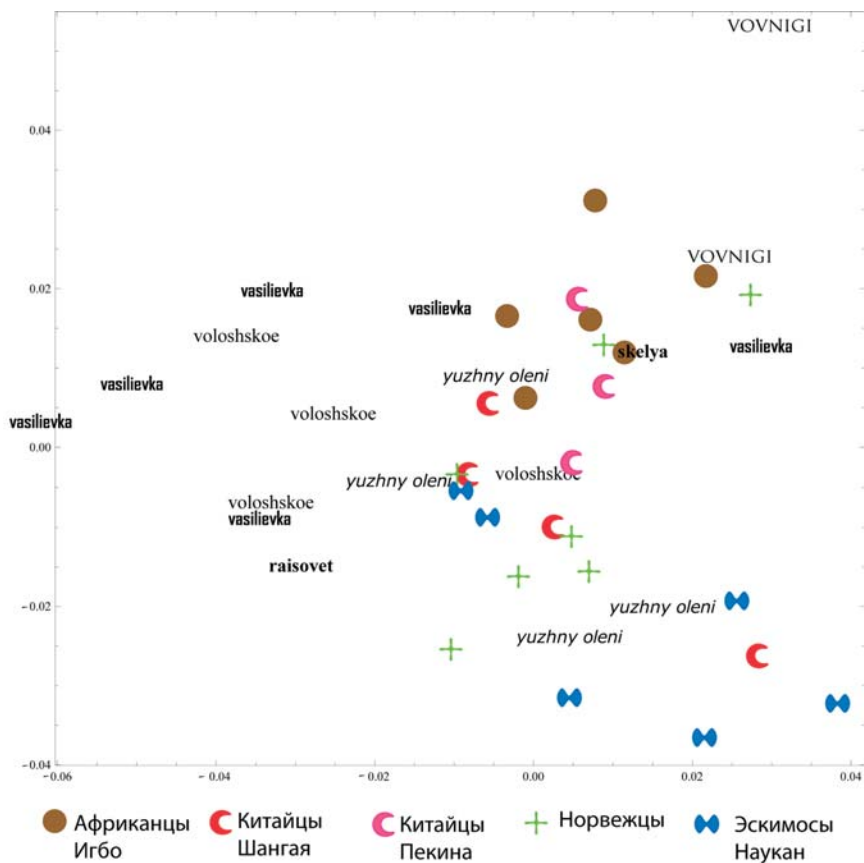


Рис. 3а. (Первая (PC1) и вторая (PC2) главные компоненты в анализе, включая мезолитических индивидов

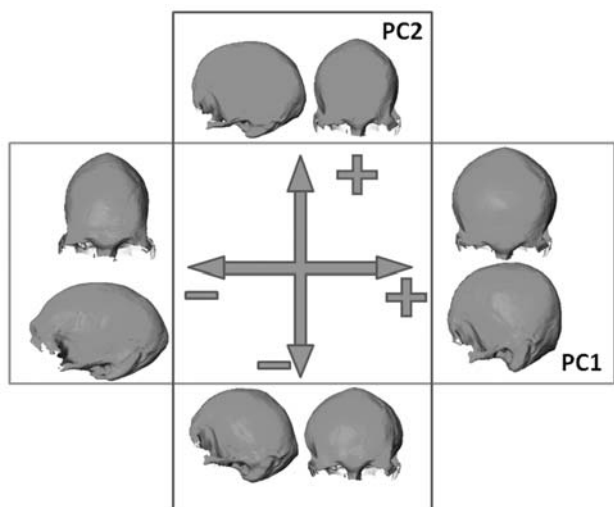


Рис. 3б. Морфологические изменения, суммированные первой (PC1) и второй (PC2) главными компонентами

Таблица 2. Внутригрупповые коэффициенты вариации

Популяция	Коэффициент вариации
Все современные	6,66
Китайцы	4,38
Норвежцы	3,82
Эскимоса Наукан	4,71
Африканцы Игбо	3,37
Все мезолитические и раннеолитические	16,20
Васильевка	28,00
Волошское	19,78
Южный Олений Остров	30,52
Вовниги	29,00



Рис. 4а. Третья (PC3) и четвертая (PC4) главные компоненты в анализе, включившем мезолитических индивидов

Палеоантропологические группы имеют значительно более высокий уровень внутригрупповой изменчивости в сравнении с современными группами. При смешении всех мезолитических и неолитических индивидов в одну большую группу, её изменчивость оказывается ниже, чем изменчивость каждой из древних групп по отдельности. Этот эффект может быть объяснен включением большего числа индивидов и низким уровнем межгрупповых различий между мезолитическими и неолитическими популяциями.

Иерархические кластеры

Кластеры средних форм, рассчитанных для каждой из групп, подтвердили аномальную близость норвежцев и китайцев в анализе. Расстояние между средними этих двух популяций оказалось меньше, чем расстояния с эскимосами Наукан. Науканцы проявили относительно большие отличия от всех групп в анализе (рис. 5).

При включении мезолитических и неолитических групп в анализ основная структура класте-

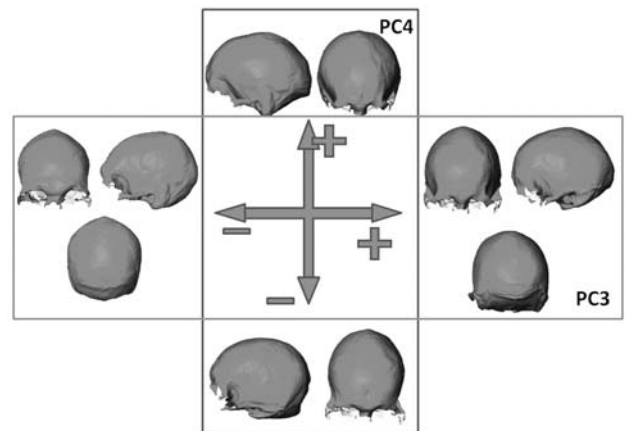


Рис. 4б. Морфологические изменения, суммированные третьей (PC3) и четвертой (PC4) главными компонентами

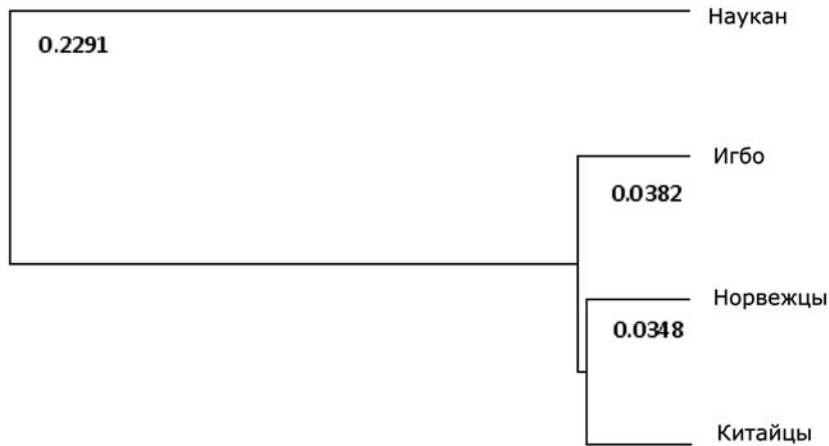


Рис. 5. Иерархические кластеры современных групп. Числа указывают длину кластерных ветвей

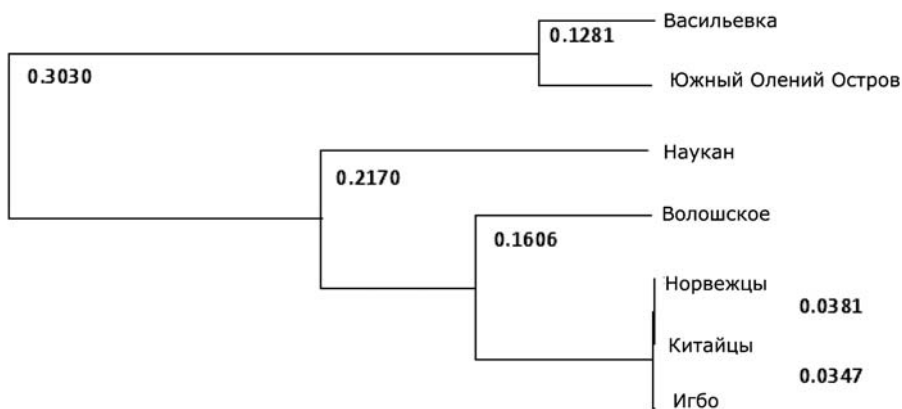


Рис. 6. Иерархические кластеры современных и археологических групп. Числа указывают длину кластерных ветвей

ров современных групп остается неизменной. Васильевка и Южный Олений Остров, несмотря на различное географическое происхождение, объединяются в один кластер, отличный от всех других групп. Однако мезолитическая группа из Волошского, сходная по датировке и географии происхождения с Васильевкой, лучше ассоциируется с кластером современных групп, то есть с кластером, образованным норвежцами, китайцами и Игбо, чем с палеоантропологическими популяциями (рис. 6).

Обсуждение

Хотелось подчеркнуть, что заключения на основании вышеприведенных результатов будут подвергнуты проверке и переоценке при помощи

более многочисленной выборки. Цель настоящей работы состоит в попытке применения и настройке методологического подхода к сравнительному анализу современных и археологических популяций с использованием геометрической морфометрии.

В результате анализа имеющихся в литературе публикаций и собственных экспериментов по сбору и анализу данных было решено остановиться на шести основных шагах:

1. Использование сканера структурного света и программного обеспечения «Artec®» для оцифровки поверхностей. Сбор координатных точек и полуточек при помощи бесплатного программного обеспечения «Landmark®».
2. Выбор оптимальной конфигурации меток и полуметок, избежание наиболее часто разрушенных частей основания черепа.
3. Применение минимально необходимой реконструкции отсутствующих меток и полуметок в

- случаях, где таковые были утрачены в силу разрушения.
4. Симметризация данных для уменьшения случайной изменчивости в выборке за счет флуктуирующей асимметрии.
 5. Расчет метрического эквивалента коэффициенту вариации для оценки и сравнения размера изменчивости внутри популяций.
 6. Кластеризация на основании средних форм, полученных для каждой из представленных в выборке популяций. Расчет производится при помощи встроенных формул в программное обеспечение «Mathematica®».

Результаты, полученные при помощи выше описанного подхода, приносят новую интерпретацию уже известного материала и закладывают основу для будущего исследования на более многочисленной выборке. В последующих исследованиях предполагается возможность разрешения конфликтов, обозначенных данной работой.

Нулевая гипотеза о временной и географической ассоциации между популяциями данной работы не поддерживается. Было, однако, обнаружено, что эскимосы Наукан, то есть люди за многие тысячелетия адаптировавшиеся к суровым условиям Крайнего Севера, отличаются от других современных популяций в большей степени, чем мезолитические группы. Этот результат согласуется с замечаниями в публикациях других авторов, где полярные «высоко адаптированные» группы не вписываются в общую картину морфологических расстояний между современными популяциями [Harvati, Weaver, 2006; Holló et al., 2010; von Cramon-Taubadel, 2012, 2011, 2009].

Значительная разница между эскимосами Наукан и китайцами в приведенном анализе не позволяет группировать все азиатские популяции в одну монголоидную когорту на основании морфологии мозгового черепа. В классическом подходе многие азиатские группы объединяются за счет черт «монголоидного комплекса», которые по большей части относятся к строению лица и зубов [Алексеев, Гохман, 1984]. Согласно нашим предварительным результатам, строение мозгового черепа предполагает сложную структуру среди монголоидных групп. Так, с морфологической точки зрения, эскимосы Наукан характеризуются низким и широким мозговым черепом, как описано второй главной компонентой, отличающим их от всех групп в анализе. Китайцы не обладают этой чертой, объединяясь друг с другом за счёт более вертикального лба и относительно более широкого основания черепа, как описано четвертой главной компонентой.

Еще один интересный результат относится к более широкой изменчивости внутри мезолити-

ческих популяций по сравнению с современными. Если этот результат подтвердится в последующих исследованиях, он сможет указать на меньшую степень групповой дифференциации среди мезолитических популяций. В свою очередь, это позволит сделать вывод о высокой скорости внутригрупповой эволюции в популяциях современного человека.

Учитывая сложности в определении специфично «азиатских» или «монголоидных» характеристик, способных объединить монголоидные группы по морфологии черепной коробки, любые выводы о наличии специфично монголоидных черт среди мезолитических групп кажутся поверхностными. В целом, оленеостровские индивиды с северо-западной части России похожи на монголоидные группы в анализе не больше, чем васильевцы из Приднепровья. Более того, несмотря на очевидную разницу в форме черепной коробки: у васильевцев он долихокранный, а у оденеостровцев – брахикранный, морфологическое расстояние между этими двумя группами меньше, чем между ними и какими-либо другими группами в анализе. На настоящий момент, результаты соответствуют гипотезе случайного сходства между мезолитическими людьми с Южного Оленьего Острова и монголоидными группами, как было предложено В.В. Бунаком и И.И. Гохманом [Бунак, 1956, 1958; Гохман, 1966]. Для проверки данного результата требуются дальнейшие исследования.

Выводы

Геометрическая морфометрия – мощный инструмент, способный обнаружить сложные взаимосвязи в отношениях между современными и археологическими популяциями.

Тип данных, то есть координаты положения точек в пространстве, не позволяет использовать параметрические методы статистики для исследования. Использован ряд непараметрических методов, позволивших выявить взаимоотношения внутри и между исследуемыми группами.

Полученные в данной работе пробные результаты требуют дальнейшего подтверждения с использованием более широкой выборки. Планируется проверить верность гипотезы о более широкой изменчивости внутри мезолитических популяций по сравнению с современными группами. Такой анализ должен будет включать больший набор азиатских и других групп. На данный момент, наши результаты согласуются с предположением В.В. Бунака и И.И. Гохмана о наличии

плохо дифференцированного древнего морфотипа среди мезолитических популяций Восточной Европы, который только случайно сходен с монголоидными популяциями [Бунак, 1956, 1958; Гохман, 1966].

Продолжение настоящей работы должно привести к более глубокому пониманию популяционной структуры среди монголоидных групп Азии и проложить путь к дальнейшим исследованиям по популяционной истории и филогении.

Благодарности

Авторский коллектив глубоко благодарен следующим организациям за предоставленную возможность исследовать современные и архаичные группы: Музею естественной истории (Великобритания), Музею антропологии МГУ имени М.В.Ломоносова (Россия) и Музею антропологии и этнографии им. Петра Великого (Кунсткамера) РАН (Россия). Данная работа была выполнена при поддержке гранта РФФИ № 13-06-00045.

Библиография

- Алексеев В.П., Гохман И.И. Антропология Азиатской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Алексеева Т.И. Древнее население восточной Европы // Восточные славяне. Антропология и этническая история. М.: Научный Мир, 1999.
- Базалийский В.И., Лозей Р.Д., Пежемский Д.В., Гарьев-Лок С., Жермонпре М., Леонард Д.А. Комплекс эпохи мезолита с погребением волка в Прибайкалье // Российская археология, 2013. № 3. С. 92–104.
- Бунак В.В. Антропологические исследования в южной Белоруссии // Труды Института этнографии АН СССР. Новая серия. М.: АН СССР, 1956. Т. XXXIII. С. 3–36.
- Ветров В.М., Задонин О.В., Инешин Е.М. Многослойное местонахождение Нижняя Джиллинда (Сивакон-1) в Бамбуйской котловине // Культуры и памятники эпохи камня и раннего металла Забайкалья. Новосибирск, 1993.
- Гохман И.И. Антропологические материалы из неолитического могильника Васильевка II в Днепровском надпорожье // Советская этнография, 1958. № 1.
- Гохман И.И. Население Украины в эпоху мезолита и неолита. М.: Научный Мир, 1966. 124 с.
- Дебец Г.Ф. О путях заселения северной полосы Русской равнины и Восточной Прибалтики // Советская этнография, 1961. № 6. С. 51–69.
- Кондукторова Т.С. Антропология населения Украины мезолита, неолита и эпохи бронзы. М.: Наука, 1973. 123 с.
- Пежемский Д.В., Рыкушина Г.В. Человек из нижней Джиллинды // Вестник антропологии, 1998. № 4. С. 115–135.
- Bookstein F.L. Morphometric tools for Landmark data // Morphometry and Biology. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1997. 435 p.
- Curnoe D., Xueping J., Herries A.I.R., Kanning B., Tacon P.S.C., Zhende B., Fink D., Yunsheng Z., Hellstrom J., Yun L., Cassis G., Bing S., Wro S., Shi H., Parr W.C.H., Shengmin H., Rogers N. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of southwest China Suggest a complex evolutionary history for East Asians // PLOS, 2012. Vol. 7. N 3. e31918.
- Gunz P., Bulygina E. The Mousterian child from Teshik-Tash is a Neanderthal: A geometric morphometric study of the frontal bone // Amer. J. Phys. Anthropol., 2012. Vol. 149. N 3. P. 365–379.
- Gunz P., Bookstein F., Mitteroecker P., Stadlmayr A., Seidler H., Weber G. Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex Out-of-Africa scenario // PNAS, 2009b. Vol. 15. P. 6094.
- Gunz P., Mitteroecker P., Bookstein F.L. Semilandmarks in three dimensions // Modern morphometrics in physical anthropology. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2005. P. 73–98.
- Gunz P., Mitteroecker P., Neubauer S., Weber G., Bookstein F. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania // J. Hum. Evol., 2009a. Vol. 57. N 1. P. 48–62.
- Harvati K., Hublin J., Gunz P. Evolution of middle-late Pleistocene human cranio-facial form: A 3-D approach // J. Hum. Evol., 2010. Vol. 59. N 5. P. 445–464.
- Harvati K., Weaver T. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures // The Anatomical Record. Part A, Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology, 2006. Vol. 288. N 12. P. 1225–1233.
- Holló G., Szathmáry L., Marcsik A., Barta Z. Linear measurements of the neurocranium are better indicators of population differences than those of the facial skeleton: comparative study of 1,961 skulls // Human Biology, 2010. Vol. 82. N 1. P. 29–46.
- Hubbe M., Harvati K., Neves W. Paleoamerican morphology in the context of European and East Asian Late Pleistocene variation: implications for human dispersion into the New World // Amer. J. Phys. Anthropol., 2011. Vol. 144. P. 442–453.
- Johnson D.R., Wichern D.W. Applied Multivariate Statistical Analysis // Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, 2002.
- McGee G.R. Convergent evolution: limited forms most beautiful / Vienna Series in theoretical biology. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge (MA), 2011.
- Pickrell J.K., Reich D. Toward a new history and geography of human genes informed by ancient DNA // Trends in Genetics, 2014. Vol. 30. N 9.
- Reyes-Centeno H., Ghiroto S., Détroit F., Grimaud-Hervé D., Barbujani G., Harvati K. Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia // PNAS, 2014. Vol. 111. N 20. P. 7248–7253.
- Rohlf F.J. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings / ed.: Markus L.F., Bello E., Garcia-Valdecasas A. Madrid, Spain: Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), 1993. P. 131–159.

- Rohlf F.J., Slice D.E. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.*, 1990. Vol. 39. P. 40–59.
- Rootsi S., Zhivotovsky L., Baldoviu M., Kayser M., Kutuev I., Khusainova R., Bermisheva M., Gubina M., Fedorova S., Ilumde A., Khusnutdinova E., Voevoda M., Osipova L., Stoneking M., Lin A., Ferak V., Parik J., Kivisild T., Underhill P., Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe // *Eur. J. Hum. Genet.*, 2007. Vol. 15. N 2. P. 204–211.
- Shi H., Qi X., Zhong H., Peng Y., Zhang X., Ma R.Z., Su B. Genetic evidence of an East Asian Origin and Paleolithic northward migration of y-chromosome haplogroup N // *PLOS*, 2013. Vol. 8. N 6. e66102.
- Slice D.E. *Modern Morphometrics // Modern morphometrics in physical anthropology*. New York: Kluwer Press, 2005. P. 1–45.
- Stansfield (nee Bulygina) E., Gunz P. Skhodnya, Khvalynsk, Satanay, and Podkumok calvariae: possible Upper Paleolithic hominins from European Russia // *J. Hum. Evol.*, 2011. Vol. 60. N 2. P. 129–144.
- Thompson D'Arcy W. *On Growth and Form. The Complete Revised Edition*. Dover Publications, 1992. 1116 p.
- von Cramon-Taubadel N., Frazier B.C., Lahr M.M. The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods and modifications // *Amer. J. Phys. Anthrop.*, 2007. Vol. 134. P. 24–35.
- von Cramon-Taubadel N., Stock J.T., Pinhasi R. Skull and limb morphology differentially track population history and environmental factors in the transition to agriculture in Europe // *Proc. Royal Society, Biology*, 2013. Vol. 280: 20131337.
- von Cramon-Taubadel N. Revisiting the homology hypothesis: the impact of phenotypic plasticity on the reconstruction of human population history from craniometric data // *J. Hum. Evol.*, 2009. Vol. 57. P. 179–190.
- von Cramon-Taubadel N. The relative efficacy of functional and developmental cranial modules for reconstructing global human population history // *Amer. J. Phys. Anthrop.*, 2011. Vol. 146. P. 83–93.
- von Cramon-Taubadel N., Smith H.F. The relative congruence of cranial and genetic estimates of hominoid taxon relationships: Implications for the reconstruction of hominin phylogeny // *J. Hum. Evol.*, 2012. Vol. 62. P. 640–653.

Контактная информация:

Бulygina Екатерина Юрьевна: e-mail: ebulygin@yahoo.com;
 Бerezina Наталья Яковлевна: e-mail: berezina.natalia@gmail.com;
 Рассказова Анна Владимировна: e-mail: rasskazova.a.v@yandex.ru.

COMPARISON OF CRANIAL MORPHOLOGY IN MODERN AND ARCHAEOLOGICAL HUMAN POPULATIONS WITH THE HELP OF GEOMETRIC MORPHOMETRICS

E.Yu. Bulygina, N.Ya. Berezina, A.V. Rasskazova

Lomonosov Moscow State University, Institute and Museum of Anthropology, Moscow

The paper presents an attempt to apply geometric morphometrics for comparing neurocranial morphology in recent and archaeological populations of modern humans. The aim of the comparison is to resolve genetic relationships between the groups in the study, following the according claim of certain recent studies. This approach enables the comparison of complete three-dimensional morphology of studied organisms and has become very popular in palaeoanthropological literature of recent years. The sample included Mesolithic and early Neolithic groups from the European Russia and Ukraine. A modern comparative sample is represented by groups from Europe, Africa, Asia and America whose phylogenetic relationships are considered to be resolved. The raw data is collected by means of 3D surface scans of neurocrania. Landmarks and semilandmarks are subsequently marked on the surfaces. We apply several analytical techniques available for the non-parametric set of data. We receive a number of preliminary results which will be further tested in light of the investigation of the origin of mongoloid populations in Asia.

Keywords: *anthropology, palaeoanthropology, geometric morphometrics, mongoloid populations, Mesolithic, population history*