

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИСКОПАЕМЫХ НАХОДОК ДЕТСКОГО ВОЗРАСТА И АНАЛИЗ МЕЖВИДОВЫХ ОТЛИЧИЙ ОНТОГЕНЕЗА ЛОБНОЙ КОСТИ ПРИ ПОМОЩИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Е.Ю. Булыгина

НИИ и Музей антропологии МГУ, Москва

В настоящей работе представляется и обсуждается метод филогенетического сравнения ископаемых находок детского возраста при помощи методов геометрической морфометрии. Осуществляется попытка построения и тестирования постнатальных онтогенетических регрессий в ряде позднплейстоценовых групп гоминин и современных популяций человека. Полученные данные применяются для идентификации ископаемых находок детей «неизвестной» групповой принадлежности: Тешик-Таш, Староселье, Сунгирь 2 и Сунгирь 3. Обсуждается значимость различий в направлении постнатального развития между родственными группами гоминин и тестируется правомерность реконструкции взрослых индивидов из «неизвестных» находок детского возраста при помощи онтогенетических регрессий «известных» групп.

Работа проводилась на материале по лобной кости. Морфология кости была запечатлена с помощью трехмерных координат. Обработка данных производилась путем применения базового подхода геометрической морфометрии и комбинации ряда статистических методов, таких как расчет линейных регрессий, метода главных компонент и тестирования групповых различий с помощью метода бутстрапа.

Представленная методология обнаружил значительный потенциал для проведения морфологических сравнений разно-возрастных групп, а также для филогенетического анализа ювенильных ископаемых индивидов. Результат проекции оригинальных данных в онтогенетическое пространство главных компонент позволил увидеть распределение индивидумов, как вдоль онтогенетической так и вдоль межгрупповой составляющей.

По результатам анализа, ребенок из Тешик-Таш однозначно ассоциируется с неандертальцам, в то время как дети из Сунгирия и Староселья – с современными людьми. Кроме того, результаты показали отсутствие статистической значимости различий между коэффициентами регрессий разных видов. Несмотря на это, показано наличие разницы в направлении постнатального онтогенеза, которая наиболее четко проявляется между современными людьми и ископаемыми гомининами. Последнее оказывает значительное влияние на результат реконструкции взрослых на основании детской современной выборки, указывая на невозможность восстановления выборки взрослых современного человека при помощи «архаичных» регрессий. Предположено, что групповая разница между современными людьми и неандертальцами достигается как за счет пренатальных и ранних постнатальных различий в морфологии лобной кости, так и за счет разницы в направлении постнатального онтогенеза. В то же время, разница в морфологии ранних переднеазиатских сапиенсов и современных людей достигается в основном за счёт постнатального роста и развития.

Ключевые слова: антропология, эволюционная морфология, геометрическая морфометрия, онтогенетические траектории, лобная кость, гоминины позднего плейстоцена

Введение

Таксономическая оценка палеоантропологических находок является первым и незаменимым этапом анализа ископаемого материала, необходимым при построении гипотез об эволюции и расселении человека. Несмотря на доступность большого разнообразия методов соответствующих исследований, включая новейшие достижения в области анализа древней ДНК, геохронологии и микроэлементного состава ископаемых костей, морфология продолжает оставаться ведущим подходом сравнительного анализа, являясь уникальным методом исследования внутри и межгрупповой изменчивости ископаемых находок. Кроме того, с развитием методов геометрической морфометрии появилась возможность производить морфологический анализ со значительно большей эффективностью и точностью, чем в прошлом позволяли многие классические подходы.

Настоящая работа затрагивает вопрос таксономического анализа ископаемых находок детского возраста и является развитием конкретной темы по определению таксономического статуса находки ребенка из Тешик-Таш. Проблема происхождения Тешик-Ташского ребенка, казалось, была разрешена с публикацией анализа его митохондриальной ДНК [Krause et al., 2007]. Однако Glanz с соавторами [Glanz et al., 2009] показали, что на основании многомерного статистического анализа классических черепных размеров и индексов морфологически Тешик-Таш выпадает из группового распределения неандертальцев и приближается к современным людям. Кроме того, разница результатов анализа митохондриальной и ядерной ДНК неандертальцев в сравнении с современными людьми в определенной мере открыла ворота для пересмотра морфологии этой находки [Green et al., 2010].

Работа Glanz с соавторами [Glanz et al., 2009] отличается высокой точностью и сложностью статистических методов. Но она, однако, придает недостаточное значение возрастной изменчивости исследуемых находок, объединяя в одну группу детей разного возраста. С нашей точки зрения, более корректный подход для сравнительного анализа детских онтогенетических серий должен включать расчет внутригрупповых регрессий.

На настоящий момент накоплен значительный опыт межгруппового сравнения онтогенетических групп в области аукологии [например, Vogin, 1999]. Его ключевой позицией является построение онтогенетических регрессий и постадиальное сравнение состояния признаков у детей. Кроме того, в последнее десятилетие был опубликован целый ряд работ, строящих аналоги онтогенетических ростовых траекторий для срав-

нительного исследования онтогенеза черепа и лицевого скелета разных видов приматов [Ponce de Leon, Zollikhofer, 2001; Ackermann, Krovitz, 2002; Strand Vidarsdottir et al., 2002; Penin et al., 2002; Cobb, O'Higgins, 2004; Gunz, 2005; Mitteroecker et al., 2004; McNulty et al., 2006], а также популяций современного человека [Strand Vidarsdottir et al., 2002; Bulygina et al., 2006]. Как правило, каждая из вышеперечисленных работ использует свой особенный подход к анализу, что приводит к определенной полемике и разногласию между публикациями.

Центральный вопрос указанной выше дискуссии состоит в определении роли постнатального онтогенеза в формировании межвидовых и межпопуляционных различий. Наиболее популярной и радикальной гипотезой является полная зависимость специфических различий в морфологии взрослого организма от пренатальной и ранней постнатальной экспрессии генетического, предполагающей параллелизм в схеме развития разных видов на более поздних этапах онтогенеза [Ponce de Leon, Zollikhofer, 2001; Ackermann, Krovitz, 2002]. Противоположная точка зрения предполагает более значительный вклад постнатального онтогенеза в развитие специфических признаков, например в форме висцерального скелета, у разных видов *Papioni* [O'Higgins, Collard, 2002], человекообразных обезьян [Cobb, O'Higgins, 2004; Mitteroecker et al., 2004], а также человека и его предков [Strand Vidarsdottir et al., 2002].

В отличие от традиционной дискуссии о направлении онтогенетических траекторий разных видов, центральная задача данной работы состоит в сравнительном анализе разновозрастной выборки позднплейстоценовых находок и современного человека, а также определение морфологических связей «неизвестных» ископаемых находок. Вопрос разницы в направлении ростовых векторов рассматривается как этап анализа. Использовался основной протокол, предложенный Gunz [Gunz, 2005] для сравнения разновозрастных представителей австралопитеков, человекообразных обезьян и современного человека на основании методов геометрической морфометрии. В процессе анализа рассчитывались линейные регрессии конфигурации точек на размер черепа для нескольких известных групп. Затем результаты групповых регрессий использовались для создания пространства главных компонент, куда проецировались все индивидуумы сравниваемой выборки. Результат такого подхода позволяет увидеть распределение индивидуумов, как вдоль онтогенетической, так и вдоль межгрупповой составляющей [Gunz, 2005].

Основой сравнительного исследования послужила морфология лобной кости. Лобная кость

является одним из наиболее хорошо представленных фрагментов в археологических и палеоантропологических коллекциях. В этой связи существует значительный объем литературы, посвященной межвидовым различиям в строении лобной кости гоминин [Cunningham, 1908; Weidenreich, 1943, 1951; Smith, Ranyard, 1980]. Так, например, зарегистрирован дискретный комплекс неандертальских и современных характеристик надбровного рельефа и выпуклости лобной кости [Smith, Rainard, 1980], которые в свою очередь отличны от более древних представителей рода *Homo*. При этом гоминины среднего плейстоцена, такие как *Homo erectus* и *Homo heidelbergensis/helmei*, проявляют меньше различий в строении лобной кости, чем позднплейстоценовые представители рода, что предполагает определенную консервативность в строении лобного отдела на древнем этапе эволюции человека [Athrea, 2006].

Настоящая работа использует четыре индивидуума: Тешик-Таш, Староселье, Сунгирь 2 и Сунгирь 3 в качестве «неизвестных» ископаемых находок детского возраста. Использование Сунгирцев в качестве опытных индивидов здесь имеет только теоретическое значение для проверки степени разрешения методологии. Староселье заслуживает статуса «неизвестной» находки в связи с полемикой о его возможной принадлежности к ранним сапиенсам, таким как, переднеазиатские люди из Схул и Кафзех [Alexeeva, 1997]. Для сравнения используется в основном позднплейстоценовый материал, датируемый промежутком времени между 100 000 лет назад и современностью и включающий ранние находки сапиенса с территории Передней Азии, а также неандертальцев и современных людей, начиная со времени сосуществования двух видов около 40 000 лет назад.

Материалы и методы

Материалы насчитывают 122 лобных костей из археологических серий девяти современных популяций с разных континентов (взрослые и дети) (табл. 1), а также шесть представителей раннего сапиенса с территории Израиля (3 взрослых и 3 детей), 14 неандертальцев (10 взрослых и 4 детей), 16 верхнепалеолитических людей (14 взрослых и 2 детей) и 14 ископаемых гоминин, не вошедших ни в одну из вышеперечисленных групп, включая Тешик-Таш, Староселье, Сунгирь 2 и Сунгирь 3 (табл. 2). Современная сравниваемая выборка составлялась так, чтобы максимально отразить нормальную современную изменчивость человека. Каждая популяция включила мужчин,

женщин и детей разного возраста. Пол и возраст индивидуумов определялся автором на основании протокола, предложенного Buikstra and Ubelaker [Buikstra, Ubelaker, 1994] по признакам полового диморфизма на черепе и зубной формуле соответственно. Каждая популяция оценивалась отдельно.

Данные собирались в виде трехмерных координат точек на поверхности лобной кости при помощи сканера Microscribe3DX. Всего сканировались 19 анатомических точек, четыре дуги и вся поверхность лобной кости. Процесс получения меньшего числа равномерно распределенных полуточек (semilandmarks) на поверхности лобной кости включил проекцию предварительно сканированной сети точек на одном из индивидов на все другие лобные кости в сравниваемой выборке. Равномерно распределенные полуточки на дугах были рассчитаны математически (всего 215 полуточек). Геометрическая гомология между полуточками всех индивидов была достигнута путем применения протокола скольжения [Gunz et al., 2005]. Полученная комбинация точек и полуточек на поверхности лобной кости обеспечивает наиболее полное описание геометрии этого отдела черепа и гомологию (анатомическую и геометрическую) между данными разных индивидов (рис. 1).

Для сохранения полного набора сравниваемых данных, несколько ископаемых находок подверглись процедуре математической реконструкции утраченных, как правило небольших, участков лобной кости. Подробное описание реконструкции опубликовано Stansfield (nee Bulygina) and Gunz [Stansfield, Gunz, 2011]. Все расчеты производились автором при помощи программы Mathematica (Wolfram Research) на основании формул, разработанных доктором Philipp Gunz.

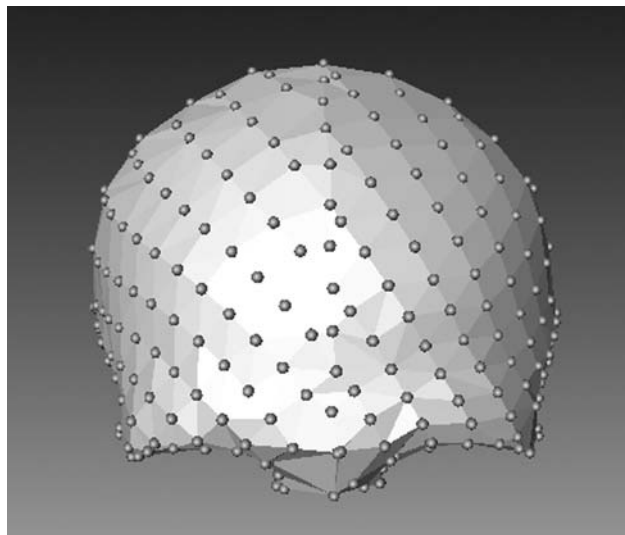


Рис. 1. Точки и полуточки на лобной кости

Таблица 1. Современные популяции

Группа	Место хранения	Состав	Происхождение и время
Европа			
Британцы	Дакворт Лаборатория, Кембридж, Великобритания	4 мужчин, 4 женщины, 1 подросток и 4 детей	Брэндон, Суффолк, возможно, Римское время
Африка			
Египтяне	Дакворт Лаборатория, Кембридж, Великобритания	6 мужчин, 6 женщин и 5 детей	Гизех, время 25-30 династии; Накада, прединастические
Тейта	Дакворт Лаборатория, Кембридж, Великобритания	8 мужчин, 6 женщин и 2 детей	Кения, современность
Азия			
Андаманцы	Музей естественной истории, Лондон, Великобритания	5 мужчин, 5 женщин и 2 детей	Андаманские острова, современность
Буряты	Музей антропологии МГУ	6 мужчин, 7 женщин и 3 детей	Несколько местонахождений вблизи озера Байкал, современность
Чукча	Музей антропологии МГУ	3 мужчин, 3 женщин и 4 детей	Полуостров Чукотка, современность
Эскимосы	Музей антропологии МГУ	7 мужчин и 6 женщин	Наукан, полуостров Наукан, современность
Америка			
Санта Круз	Музей естественной истории, Лондон, Великобритания	5 мужчин, 5 женщин и 4 детей	Чумашские индейцы с острова Санта Круз, одного из островов вблизи побережья Калифорнии, современность
Австралия			
Австралийские аборигены	Музей естественной истории, Лондон, Великобритания (13 человек); и Дакворт Лаборатория, Кембридж, Великобритания (4 человека)	6 мужчин, 3 женщин и 5 детей	Новый Южный Уэльс, современность; Южная Австралия, современность; Западная Австралия, современность; Квинсленд, современность; происхождение неизвестно – 1 человек

Таблица 2. Ископаемые находки

Ископаемые находки	Группа	Возраст	Страна	Место хранения
Европа				
Гибралтар 1	НЕА	взрослый	Гибралтар	Музей естественной истории, Лондон
Фельдхофер 1	НЕА	взрослый	Германия	Рейнский национальный музей, Бонн
Ла-Шапель-о-Сен	НЕА	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Ла Ферраси	НЕА	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Ла Кина	НЕА	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Шала 1	НЕА	взрослый	Республика Словакия	Словацкий национальный музей, Братислава
Спи 1	НЕА	взрослый	Бельгия	Томография, через Nespos
Спи 2	НЕА	взрослый	Бельгия	Томография, через Nespos
Печ дел'Азэ	НЕА	3 года	Франция	Музей человека, Париж
Энгис	НЕА	4.5 года	Бельгия	Университет Льежа
Ле Мустье	НЕА	взрослый	Франция	Музей предистории и ранней истории, Берлин
Гибралтар 2	НЕА	4 года	Гибралтар	Музей естественной истории, Лондон
Абри Пато	ВП	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Кроманьон 1	ВП	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Кроманьон 2	ВП	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Кроманьон 3	ВП	взрослый	Франция	Музей человека, Париж
Дольни-Вестонице 1 ^с	ВП	взрослый	Чешская Республика	Музей естественной истории, Лондон
Дольни-Вестонице 3 ^с	ВП	взрослый	Чешская Республика	Дольни-Вестонице, музей
Дольни-Вестонице 15	ВП	взрослый	Чешская Республика	Дольни-Вестонице, музей
Дольни-Вестонице 16	ВП	взрослый	Чешская Республика	Дольни-Вестонице, музей
Павлов	ВП	взрослый	Чешская Республика	Дольни-Вестонице, музей
Младеч 1	ВП	взрослый	Чешская Республика	Музей естественной истории, Вена
Младеч 2	ВП	взрослый	Чешская Республика	Музей естественной истории, Вена
Младеч 5 ^с	ВП	взрослый	Чешская Республика	Музей естественной истории, Лондон
Пржедмости 3 ^с	ВП	взрослый	Чешская Республика	Дольни-Вестонице, музей
Сунгирь 1	ВП	взрослый	Российская Федерация	Лаборатория реконструкции, Институт этнологии и антропологии РАН, Москва
Сунгирь 2	ВП	13 лет	Российская Федерация	Лаборатория реконструкции, Институт этнологии и антропологии РАН, Москва
Сунгирь 3	ВП	9 лет	Российская Федерация	Лаборатория реконструкции, Институт этнологии и антропологии РАН, Москва
Западная Азия				
Амуд 1	НЕА	взрослый	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Шанидар 1 ^с	НЕА	взрослый	Ирак	Музей человека, Париж
Зутти ^с	АрС	взрослый	Израиль	Музей человека, Париж
Кафзех 1 ^с	ВП	взрослый	Израиль	Музей человека, Париж
Кафзех 2 ^с	ВП	взрослый	Израиль	Музей человека, Париж

Примечания. НЕА – неандертальцы, ВП – верхний палеолит, РС – ранние сапиенсы из Израиля; СЛ – современные люди, АрС – архаичные сапиенсы

^с Копия высокого качества

Продолжение таблицы 2

Ископаемые находки	Группа	Возраст	Страна	Место хранения
Кафзах 6 ^c	РС	взрослый	Израиль	Музей человека, Париж
Кафзах 9	РС	взрослый	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Схул 5 ^c	РС	взрослый	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Схул 1	РС	5 лет	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Кафзах 10	РС	6 лет	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Кафзах 11	РС	12 лет	Израиль	Кафедра анатомии и антропологии, Тель-Авивский университет
Центральная Азия				
Тешик-Таш	НЕА	9 лет	Узбекистан	Музей антропологии МГУ, Москва
Африка				
Брокен-Хилл	АрС	взрослый	Замбия	Музей Естественной Истории, Лондон
Синга	АрС	взрослый	Судан	Музей Естественной Истории, Лондон

Методологический подход к обработке материала стал на данный момент типичным для геометрической морфометрии. Трехмерные координаты точек и полуточек всех индивидов были первым делом преобразованы так, чтобы привести все индивидуальные конфигурации к одному (единичному) размеру и положению в пространстве, производя трансляцию и ротацию индивидуальных конфигураций путем минимизации квадратичных расстояний между гомологичными точками (Прокрустова суперимпозиция) [Dryden, Mardia, 1998].

Онтогенетические траектории были рассчитаны для неандертальцев (НЕА), ранних сапиенсов из Израиля (РС) и современных людей (СЛ). Для расчета онтогенетических траекторий использовалась линейная регрессия трехмерных конфигураций точек после прокрустовой суперимпозиции на зубной возраст индивидов, который явился независимой переменной. При этом детский возраст определялся по зубной формуле [Buikstra, Ubelaker, 1994], тогда как взрослые после появления МЗ присваивались единый возраст 25 лет. Ископаемым находкам, где зубная формула неизвестна, присваивались возраст, опубликованный в литературе [Schwartz et al., 2005].

Процесс роста и развития человека, а также разделов его скелета не является прямолинейным. На ранних этапах онтогенеза рост и развитие происходят гораздо быстрее, чем, например, в позднем детстве. Однако было показано, что на

краниологическом материале линейная регрессия является хорошим приближением роста после появления М1 (McNulty et al., 2006). Линейная регрессия также является предпочитаемым методом при межвидовых сравнениях направлений онтогенетических траекторий, поскольку исторически принято рассчитывать разницу между направлениями в виде размера угла между соответствующими векторами [O'Higgins et al., 2001; Ponce de Leon, Zollikhofer, 2001; O'Higgins, Collard, 2004; McNulty et al., 2006].

Линейная регрессия рассчитывалась отдельно для каждой координаты каждой точки. Результат по каждой группе гоминид записывался как вектор коэффициентов регрессий координат. Попарные различия между групповыми онтогенетическими траекториями рассчитывались как разница между векторами. Статистическая достоверность различий оценивалась непараметрическим методом бутстрапа (bootstrap). Для этого индивиды из трех вышеуказанных групп смешивались в один пул, из которого набирались новые три группы (количество индивидов в которых соответствовало изначальному) случайным образом. Процедура повторялась 1000 раз и каждый раз производился расчет регрессионных уравнений для координат и попарная разница между групповыми векторами регрессионных коэффициентов. В случае, если в результате пермутации групп разница между векторами была больше оригинальной, результат записывался как 1. На конеч-

ном этапе количество результатов, где регрессионные векторы пермутированных групп различались больше, чем векторы оригинальных групп, делилось на количество пермутаций +1. Полученная величина, таким образом, представляла уровень достоверности различий.

На следующем этапе оценивалось общее направление различий в сравниваемой выборке. Для этого, сначала рассчитывались регрессионные значения конфигурации точек для каждого индивида из трех групп (НЕА, РС и СЛ) по соответствующей групповой траектории. Затем на основании полученных данных рассчитывались главные компоненты (основные векторы ковариационной матрицы). И в конце концов, все индивиды из сравниваемой выборки проецировались в пространство трех первых главных компонент путем перемножения прокрустовых координат каждого индивида на соответствующие собственные числа.

Визуальная оценка величины различий трех онтогенетических траекторий (НЕА, РС и СЛ) была произведена (1) путем восстановления соответствующих прямых в пространстве трех первых главных компонент и (2) путем применения трех траекторий к современным детям. В последнем случае конфигурации точек лобной кости каждого из современных детей были «выращены» на величину индивидуально соответствующую зубному возрасту ребенка до их «взрослого» значения. Подобная реконструкция взрослого из ребенка ранее предпринималась в работах McNulty с соавторами [McNulty et al., 2006], Singleton с соавторами [Singleton et al., 2009]; Frost и Strait [Frost, Strait 2006].

Помимо теста достоверности попарных различий между групповыми коэффициентами регрессии рассчитывалась угловая разница между регрессионными онтогенетическими траекториями в пространстве трех главных компонент. Для этого сначала каждая онтогенетическая траектория представлялась в виде вектора разницы между начальным и конечным ее значением в пространстве трех главных компонент. Угол между траекториями затем находился как \arccos попарного скалярного произведения векторов разделенного на произведение их соответствующих длин.

Результаты

После прокрустовой суперимпозиции всех индивидов сравниваемой выборки, онтогенетические регрессии были рассчитаны для неандертальцев, современных людей и ранних передне-

азиатских сапиенсов. Бутстрап-тест попарных групповых различий полученных регрессионных коэффициентов не выявил их статистической значимости. Тем не менее, полученные регрессионные траектории использовались для расчета регрессионных предсказаний для каждого индивида соответствующей группы, и результаты послужили исходными данными для выделения главных компонент (см.: Материалы и методы).

Первые три из главных компонент описывают 98.5% изменчивости в описанной выше выборке из предсказанных регрессией значений. Проекция всех реальных данных в построенное пространство представлена на рис. 2. Здесь, овальные облака охватывают 95% интервал распределения оригинальных данных по взрослым индивидам в соответствующей группе, тогда как регрессионные данные представлены прямыми. Индивидуальное положение ископаемых индивидов отмечено их названиями на рисунке. Современные дети представлены черными точками.

Полученная картина в первую очередь дает представление о четком различии неандертальцев и современных людей в строении лобной кости. При этом различия прослеживаются у детей также хорошо, как и у взрослых. Ранние сапиенсы из Передней Азии занимают промежуточное положение. Интересно, что положение их детей (Кафзех 10 и Схул 1) совпадает с распределением данных по детям в современных популяциях, тогда как взрослые ранние сапиенсы тяготеют к более «архаичному» полюсу, определенному неандертальской морфологией лобной кости.

В целом, распределение спроецированных индивидов не вызывает удивления и во многом повторяет работы, в которых расчет главных компонент производился с использованием оригинальных исходных данных [Brauer, 1984, 1989; Stringer, Andrews, 1988; Simmons et al., 1991; Lahr, 1996; Turbon et al., 1997]. Так, большинство верхнепалеолитических находок ассоциируется с современными людьми, тогда как Брокен-Хилл представляет максимально удаленный от современного человека морфотип, во многом за счет его исключительно развитого надбровного рельефа. Древние ископаемые находки с более генерализованной морфологией, такие как Зуттие и Синга, сходны и с ранними сапиенсами и с неандертальцами.

Положение Тешик-Таш совпадает с положением других неандертальских детей в выборке, таким образом, опровергая гипотезу о его морфологической схожести с современными людьми [Glanz et al., 2009]. Верхнепалеолитические дети из Сунгирия и ребенок из Староселья ассоциируются с современными людьми.

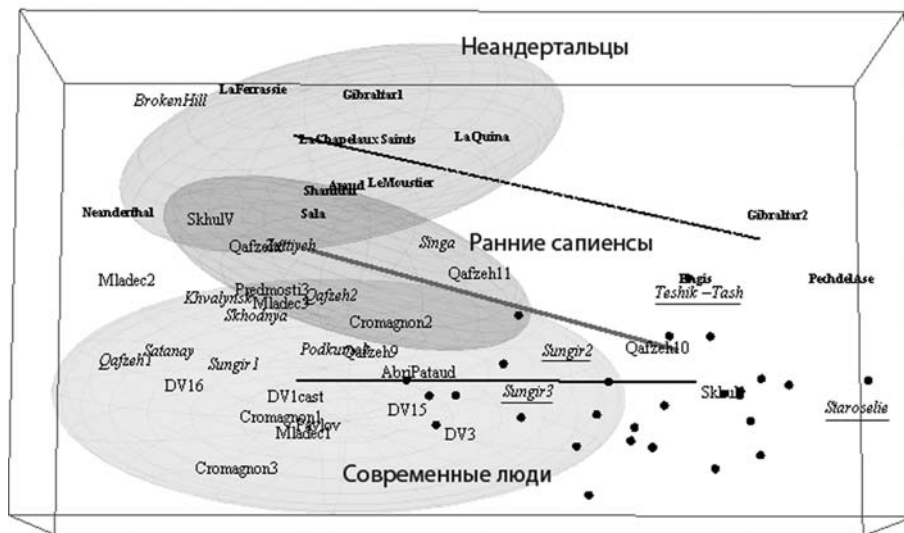


Рис. 2. Проекция реальных данных сравниваемой выборки в пространство первых трех главных компонент, рассчитанных на основании онтогенетических регрессий в трех группах: неандертальцев, современных людей и переднеазиатских ранних сапиенсов. Овальные облака охватывают 95% интервал распределения оригинальных данных по взрослым индивидам. Неандертальцы отмечены жирным шрифтом и пунктирной прямой, современные люди сплошной прямой и переднеазиатские сапиенсы широкой прямой серого цвета. Кроме того, данные представляют выборку верхнепалеолитических сапиенсов и гоминин, не вошедших ни в одну из группировок, включая Тешик-Таш, Староселье, Сунгирь 2 и Сунгирь 3

Для того, чтобы определить насколько разница в направлении постнатального развития может отвечать за наличие групповых различий в морфологии лобной кости, все дети из современной выборки были «выращены» до 25-летнего возраста с использованием каждой из трех рассчитанных регрессий. Графически результаты представлены на рис. 3. Здесь векторы соединяют положение молодого современного индивида и реконструкцию его взрослого в соответствии с неандертальской, реннесапиентной и современной траекториями. Несмотря на отсутствие статистической достоверности между коэффициентами групповых регрессий, невозможно не отметить разницу в направлении онтогенетических прямых в пространстве первых трех главных компонент на рис. 2 и 3. Расчет углов между траекториями в пространстве трех главных компонент дал следующие результаты:

- современные люди – неандертальцы: 16°,
- современные люди – ранние сапиенсы: 22°,
- ранние сапиенсы – неандертальцы: 6°.

В результате такой регрессионной реконструкции были получены искусственные группы взрослых «неандертальцев», «ранних сапиенсов» и «современных людей». Схожесть этих искусственных групп с оригинальными выборками оценивалась на основании попарной прокрустовой дистанции между индивидами из двух сравниваемых

групп. Статистическая значимость этой разницы рассчитывалась методом бутстрапа (табл. 3). Выяснилось, что искусственная популяция современных людей полностью совпадает с оригинальной. Искусственная группа ранних сапиенсов схожа с оригинальными данными по ранним сапиенсам. Искусственная группа неандертальцев также схожа с ранними сапиенсами (если использовать 0.01 как минимальный приемлемый уровень совпадения распределений). Ни одна их восстановленных групп не похожа на оригинальную выборку неандертальцев. В то же время, реконструированные группы ранних сапиенсов и неандертальцев не совпадают с распределением современных взрослых из исходной выборки.

Таблица 3. Вероятность схожести между группами на основании метода бутстрапа (1000 пермутаций). Схожие комбинации отмечены жирным шрифтом

	СЛ	РС	НЕА
Реконструкция СЛ	1.000	0.005	0.001
Реконструкция РС	0.001	0.052	0.001
Реконструкция НЕА	0.001	0.046	0.001

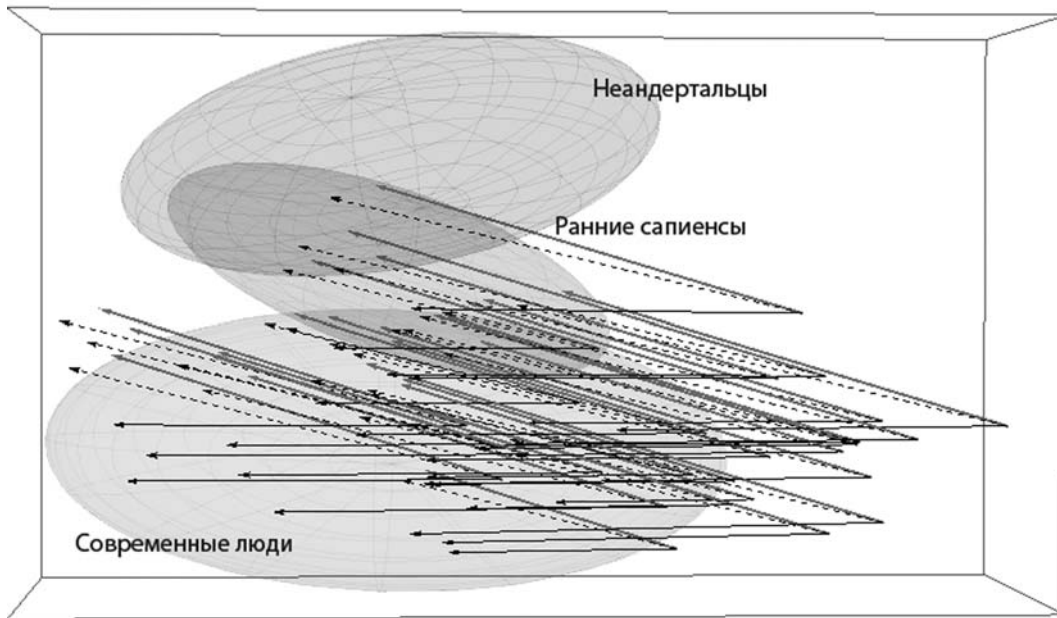


Рис. 3. Проекция векторов между современными детьми и реконструированными взрослыми на основании трех регрессий для СЛ, РС и НЕА. Неандертальцы отмечены жирным шрифтом и пунктирной прямой, современные люди сплошной прямой и переднеазиатские сапиенсы широкой прямой серого цвета. Кроме того, данные представляют выборку верхнепалеолитических сапиенсов и гоминин, не вошедших ни в одну из группировок, включая Тешик-Таш, Староселье, Сунгирь 2 и Сунгирь 3

Обсуждение результатов

Целью данной работы явилось проведение сравнительного анализа разновозрастных выборок ископаемых находок и определение морфологических связей «неизвестных» находок детского возраста. Работа проводилась на материале по лобной кости трех родственных групп: современных людей, ранних переднеазиатских сапиенсов и неандертальцев. Исследовалась роль направлений векторов постнатального развития лобной кости в формировании видовых различий между взрослыми индивидами и результативность методологии для филогенетического анализа ювенильных индивидов.

Лобная кость объединяет два функционально различных отдела черепа: лицевой скелет (надбровье) и мозговой отдел (чешуя кости), рост и развитие которых происходят в разное время. Мозговой череп современного человека достигает 90% взрослых размеров уже к возрасту 6 лет [Humphrey, 1998]. Имеются основания предполагать, что рост и развитие неандертальских детей шло даже быстрее [Rozzi, de Castro, 2004]. В то

же время, рост и формирование лицевого скелета продолжается вплоть до появления третьего моляра. У современных людей роста висцерального скелета, таким образом, может происходить до 21-летнего возраста. В результате онтогенез лобной кости неизбежно объединяет два гетерохронических процесса, где увеличение в размере случается раньше, чем матурация формы. Таким образом, онтогенетическое исследование лобной кости требует определенной осторожности. Для разрешения имеющихся сложностей, данная работа использует зубной возраст в качестве независимой переменной, таким образом избегая проблемы раннего достижения взрослых размеров лобной кости, с одной стороны, и обеспечивая биологическую корреляцию возраста разных групп гоминин – с другой.

Проведение межвидового морфологического сравнения в разновозрастной выборке чрезвычайно тяжело, если вообще возможно в связи с влиянием факторов роста и развития детей. С этой точки зрения метод геометрической морфометрии на основании прокрустовой суперимпозиции органично разрешает сложности, связанные с разни-

цей размеров путем приведения всех данных к единичному размеру на первых этапах анализа. Кроме того, предложенный Gunz [Gunz, 2005] вариант расчета главных компонент для нескольких групп также учитывает влияния онтогенетической аллометрии, используя ее для исходных данных анализа в прямой форме. Последующая проекция данных в пространство главных компонент естественным образом распределяет оригинальные данные в соответствии с их онтогенетической стадией и групповой принадлежностью.

Основным подходом к реконструкции онтогенетических траекторий явился метод построения регрессий всех трехмерных координат, в каждой из трех сравниваемых групп на величину зубного возраста индивидов. Наличие различий в направлении видовых онтогенетических траекторий предполагает два возможных теоретических сценария:

1. Если онтогенетические траектории близки к параллельным (то есть, нет различий в их направлении), величина сходства между молодыми индивидами полностью определяет таковую между взрослыми. С точки зрения реконструкции «взрослого» из ребенка, применение любой траектории приведет к единому результату;
2. Если онтогенетические траектории разных групп расходятся (имеют разное направление), исходная величина сходства между детьми имеет малое значение для развития различий между взрослыми. Другими словами, при необходимости реконструировать «взрослого» из ребенка, применение траекторий разных видов или групп приведет к разным результатам.

Вышеуказанные сценарии предполагают очевидное: если различия между ювенильными индивидами достаточно велики и сравнимы с межвидовыми, дальнейший онтогенез не изменит их взаимоотношений.

На материале по лобной кости, с одной стороны, показано отсутствие статистической значимости различий между коэффициентами регрессий разных видов, что совпадает с выводами целого ряда работ по онтогенезу лицевого и мозгового отделов черепа гоминин [Ponce de Leyn, Zollikhofer, 2001; Ackermann, Krovitz, 2002; McNulty et al., 2006]. С другой стороны, предсказания трехмерных конфигураций точек для взрослых дает разные результаты в зависимости от использованной траектории. Если современная траектория гарантирует, что расчет взрослой популяции совпа-

дает с оригинальными данными по современным взрослым людям, применение раннесапиентной и неандертальской траектории к современным детям приводит к выборке, которая статистически ближе к взрослым ранним сапиенсам. Кроме того, в пространстве трех первых главных компонент, описывающих 98.5% изменчивости, направления векторов регрессий не совпадают. Наиболее отличной оказывается современная траектория, тогда как угол между неандертальской и раннесапиентной траекторией значительно ниже. Данный результат во многом сближается с выводами в работах Strand Vidarsdottir с соавт. [Strand Vidarsdottir et al., 2002], Cobb и O'Higgins [Cobb, O'Higgins, 2004], Gunz [Gunz, 2005] и Mitteroecker с соавт. [Mitteroecker et al., 2004].

Результаты представленной работы указывают на некоторый средний вариант. С одной стороны, траектории роста лобной кости недостаточно различны для статистической достоверности. С другой – очевидно присутствие определенной разницы в направлении роста между современными людьми и древними гоминидами. С моей точки зрения, такой вариант подчеркивает близкое родство между сравниваемыми видами в целом. Однако вклад постнатального развития в формирование имеющихся видовых различий не может игнорироваться. В случае предсказания взрослых конфигураций точек для современных детей его влияние имеет центральное значение. При этом, как показал результат реконструкции популяций при помощи неандертальской траекторий, величина разницы в направлении постнатального онтогенетического развития современных людей и неандертальцев недостаточна для получения «неандертальца» из «сапиенса». Наличие пренатальной и ранней постнатальной дифференциации, таким образом, необходимо.

Проекция оригинальных данных в пространство первых трех главных компонент, рассчитанных на основании регрессионных предсказаний для современных людей, ранних сапиенсов и неандертальцев привела к интересному распределению индивидов. Во-первых, три перечисленных группы хорошо разделяются в данном пространстве. Во-вторых, очевидны видовые различия между неандертальскими и современными детьми. При этом ребенок из Тешик-Таш однозначно ассоциируется с неандертальцем, что с моей точки зрения, разрешает вопрос о его возможной ассоциации с современными людьми отрицательно. Сунгирь 1, Сунгирь 2 и Староселье больше похожи на современных детей. В случае Сунгирцев,

их ассоциация совпадает с картиной пересечения распределений современных и верхнепалеолитических взрослых. Сходство ребенка из Староселья с современными детьми не разрешает вопроса о его потенциальной связи с переднеазиатскими сапиенсами [Alexeeva, 1997], поскольку дети последних (Схул 1 и Кафзех 10) также ассоциируются с современными детьми. Интересно, что взрослые сапиенсы из Передней Азии занимают промежуточное положение. Данный результат совпадает с мнением А.-М. Tiller [Tiller, 1989] в том, что дети переднеазиатских ранних сапиенсов из Схул и Кафзех имеют больше сходства с современными людьми, чем с неандертальцами.

Представленный в настоящей работе результат в совокупности с малым углом различия между неандертальцами и ранними сапиенсами указывает на возможный путь эволюционного развития ранних сапиенсов, когда сближение детской морфология с современным человеком произошло раньше, чем была в полной мере достигнута современная схема онтогенетического развития. Дальнейшие исследования необходимы для развития и тестирования данной гипотезы.

В целом, представленный методологический подход обнаружил значительный потенциал для проведения морфологических сравнений разновозрастных групп, а также для филогенетического анализа ювенильных ископаемых индивидов. Наиболее важным результатом использования предложенного Gunz [Gunz, 2005] подхода, является возможность определить положение «неизвестных» ювенильных ископаемых индивидов в общем пуле сравниваемого материала, что было успешно показано для ребенка из Тешик-Таш и с меньшей степенью разрешения для детей из Сунгиря и Староселья. Предположительно, методология могла бы обеспечить более значимую групповую спецификацию, если бы изначальные регрессии строились по большему набору групп и индивидов.

Выводы

1. Представленный методологический подход обнаружил значительный потенциал для проведения морфологических сравнений разновозрастных групп, а также для филогенетического анализа ювенильных ископаемых индивидов.
2. Показано отсутствие статистической значимости различий между коэффициентами регрессий разных видов, с одной стороны, и очевидное присутствие разницы в направлении роста между современными людьми и древними гоминидами – с другой, что оказывается важным при реконструкции взрослых на основании детской современной выборки.
3. Различие в направлении постнатального онтогенеза наиболее четко проявляется между современными людьми и ископаемыми гоминидами в данном анализе. При этом разница с неандертальцами достигается как с помощью пренатальных и ранних постнатальных различий в морфологии лобной кости, так и за счет разницы в направлении постнатального онтогенеза.
4. Ребенок из Тешик-Таш однозначно ассоциируется с неандертальцами, в то время как дети из Сунгиря и Староселья – с современными людьми.
5. Переднеазиатские ранние сапиенсы представляют морфологически промежуточный вариант, в котором дети обнаруживают больше сходства с современными людьми, чем взрослые. Таким образом, предложена гипотеза о пути эволюции ранних сапиенсов, когда морфологическое сходство с современными детьми появляется геохронологически раньше, чем происходит изменение в схеме дальнейшего постнатального развития.

Библиография

- Ackermann R.R., Krovitz G.E.* Common patterns of facial ontogeny in the human lineage // *Anatomical record. Part B. New anatomist*, 2002. Vol. 269. P. 142–147.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B.* Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology*, 1979. Vol. 5. P. 296–310.
- Alexeeva T.I.* More on Starosele // *Current Anthropol.*, 1997. Vol. 38. P. 647–650.
- Athreya S.* Patterning of geographic variation in Middle Pleistocene Homo frontal bone morphology // *J. Hum. Evol.*, 2006. Vol. 50. P. 627–643.
- Bogin B.* *Patterns of Human Growth*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- Bräuer G.* A craniological approach to the origin of anatomically modern Homo sapiens in Africa and implications for the appearance of modern Europeans // In: Smith F.H. and Spencer F., eds. *The Origin of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. New York: Alan R. Liss., 1984. P. 327–410.

- Bräuer G.* The evolution of modern humans: a comparison of African and non-African evidence // In: Mellars P. and Stringer C., eds. *The Human Revolution*. Edinburgh: University of Edinburgh Press, 1989. P. 121–154.
- Buikstra J.E., Ubelaker D.H.* Standards for Data Collection from Human Skeletal Remains. Fayetteville, Arkansas: Arkansas Archaeological Survey Report Number 44, 1994.
- Bulygina E., Mitteroecker P., Aiello L.* Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 2006. Vol. 131. P. 432–443.
- Cobb S.N., O'Higgins P.* Hominins do not share a common postnatal facial ontogenetic shape trajectory // *J. Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evol.*, 2004. Vol. 302B. P. 302–321.
- Cunningham D.J.* The evolution of the eyebrow region of the forehead, with special reference to the excessive supraorbital development in the Neanderthal face // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 1908. Vol. 46. P. 283–311.
- Dryden I.L., Mardia K.V.* *Statistical shape analysis*. Chichester: John Wiley and Sons, 1998.
- Frost S.R., Strait D.S.* Examining affinities of the Taung child by developmental simulation // *J. Hum. Evol.*, 2006. Vol. 51. P. 274–296.
- Glanz M., Athreya S., Ritzman T.* Is Central Asia the eastern outpost of the Neanderthal range? A reassessment of the Teshik-Tash Child // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 2009. Vol. 138. P. 45–61.
- Gould S.J.* *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, 1977.
- Green R.E., Krause J., Briggs A.W. et al.* A draft sequence of the Neanderthal genome // *Science*, 2010. Vol. 328. N 5979. P. 710–722.
- Gunz P.* Statistical and geometric reconstruction of hominid crania: Reconstructing australopithecine ontogeny. PhD Thesis. 2005. Dep. of Anthropology, University of Vienna.
- Gunz P., Mitteroecker P., Bookstein F.L.* Semilandmarks in three dimensions // In: Slice D.E., ed. *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. New York: Kluwer Academic Plenum Publishers, 2005.
- Humphrey L.T.* Growth patterns in the modern human skeleton // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 1998. Vol. 105. P. 57–72.
- Krause J., Orlando L., Serre D., Viola B., Pruefer K., Richards M.P., Hublin J.J., Haenni C., Derevianko A.P., Paabo S.* Neanderthals in Central Asia and Siberia // *Nature*, 2007. Vol. 449. P. 903–904.
- Lahr M.M.* *The Evolution of Modern Human Cranial Diversity: A Study in Cranial Variation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- McNulty K.P., Frost S.R., Strait D.S.* Examining affinities of the Taung child by developmental simulation // *J. Hum. Evol.*, 2006. Vol. 51. P. 274–296.
- Mitteroecker P., Gunz P., Bernhard M., Shaefer K., Bookstein F.L.* Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans // *J. Hum. Evol.*, 2004. Vol. 46. P. 679–698.
- O'Higgins P., Chadfield P., Jones N.* Facial growth and the ontogeny of morphological variation within and between the primates *Cebus paella* and *Cercocebus torquatus* // *J. Zoology*, 2001. Vol. 254. P. 255–272.
- O'Higgins P., Collard M.* Sexual dimorphism and facial growth in papionin monkeys // *J. Zoology*, 2002. Vol. 257. P. 255–272.
- Penin X., Berge C., Baylac M.* Ontogenetic study of the skull of modern humans and the common chimpanzee: neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional Procrustes analysis // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 2002. Vol. 118. P. 50–62.
- Ponce de Leon M., Zollikofer C.P.E.* Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity // *Nature*, 2001. Vol. 412. P. 534–538.
- Rozzi F.V.R., de Castro J.M.B.* Surprisingly rapid growth in Neanderthals // *Nature*, 2004. Vol. 428. P. 936–939.
- Schwartz J.H., Tattersall I., Holloway R.L., Broadfield D.C., Yuan M.S.* *The Human Fossil Record*, 4 Volumes. Wiley-Liss., 2005.
- Simmons T., Falsetti A.B., Smith F.H.* Frontal Bone Morphometrics of Southwest Asian Pleistocene Hominids // *J. Hum. Evol.*, 1991. Vol. 20. P. 249–269.
- Singleton M., McNulty K.P., Frost S.R., Soderberg J., Guthrie E.H.* Bringing up baby: developmental simulation of the adult cranial morphology of *Rungwecebus kipunji* // *The Anatomical Record*, 2010. Vol. 293. P. 388–401.
- Smith F.H., Ranyard G.C.* Evolution of the supraorbital region in Upper Pleistocene fossil hominids from South-Central Europe // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 1980. Vol. 53. P. 589–610.
- Stansfield E., Gunz P.* Skhodnya, Khvalynsk, Satanay, and Podkumok calvariae: possible Upper Paleolithic hominins from European Russia // *J. Hum. Evol.*, 2011. Vol. 60. P. 129–144.
- Strand Vidarsdottir U., O'Higgins P., Stringer C.B.* A geometric morphometric study of regional differences in the growth of the modern human facial skeleton // *J. Anatomy*, 2002. Vol. 201. P. 211–229.
- Stringer C.B., Andrews P.* Genetic and Fossil evidence for the origin of Modern Humans // *Science*, 1988. Vol. 239. N 4845. P. 1262–1268.
- Tiller A-M.* The evolution of Modern humans: Evidence from young Mousterian individuals // In: Mellars P. and Stringer C., eds. *The Human Revolution*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1989. P. 286–297.
- Turbon D., Perez-Perez A., Stringer C.B.* A multivariate analysis of Pleistocene hominids: Testing hypotheses of European origins // *J. Hum. Evol.*, 1997. Vol. 32. P. 449–468.
- Weidenreich F.* The skull of *Sinantropus pekinensis*: a comparative study of a primitive hominid skull // *Palaeontologia Sinica*, 1943. N 10.
- Weidenreich F.* Morphology of Solo man // *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 1951. Vol. 43. P. 205–290.

Контактная информация:

Бulygina Екатерина Юрьевна: ebulygina@yahoo.com.

FRONTAL BONE GROWTH TRAJECTORY IN THREE GROUPS OF HOMININS

E. Bulygina

Anuchin's Research Institute and Museum of Anthropology, Moscow State University, Moscow

Here we present a case of application and discuss usage of a geometric morphometric approach for phylogenetic analysis of juvenile fossils. We calculate and test post-natal ontogenetic regressions on frontal bone material in a number of late Pleistocene hominins as well as in a modern human sample. The obtained data is further used for identification of "unknown" juvenile fossils: Teshik-Tash, Staroselie, Sungir 2 and Sungir 3. Furthermore, we discuss the influence of differences in the direction of the post-natal trajectories and reliability of reconstruction of adult individuals from "unknown" juveniles with the help of ontogenetic regressions of "known" groups.

The material included a comparative sample of frontal bone. The morphology was captured with the help of 3D coordinates. Data analysis involved basic geometric morphometric approach together with a combination of regression analysis and principal components analysis. Group differences were tested with the help of bootstrap approach.

The presented combination of methods yielded interesting results in morphological analysis of the multi-age data sample. The projection of the original data into the ontogenetic space of the principal components has allowed observation of both ontogenetic and group differentiation among individuals.

The analysis has shown that the Teshik-Tash fossil has strong association with Neanderthals, whereas Staroselie and Sungir' children – with modern humans. It has been also demonstrated that differences between ontogenetic regression coefficients in modern humans, early West Asian Homo sapiens and Neanderthals are not statistically significant. At the same time, the differences in directions of post-natal development are present and best seen between recent modern humans and other fossils hominins in the sample. This plays central role in reconstruction of an adult sample from juveniles. It is suggested that differentiation between adult modern humans and Neanderthals is achieved due to their pre-natal differences in the frontal bone morphology as well as due to the divergence in the post-natal growth trajectories. At the same time, differentiation between modern humans and West Asian hominins could be achieved mostly due to the differences in the postnatal development.

Keywords: anthropology, evolutionary morphology, geometric morphometrics, ontogenetic trajectories, frontal bone, Late Pleistocene hominins