

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА**

На правах рукописи



Евтеев Андрей Алексеевич

**ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧЕРЕПА ЧЕЛОВЕКА ПО МАТЕРИАЛАМ
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**

03.03.02 – «антропология» по биологическим наукам

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва, 2021

Работа выполнена в лаборатории антропогенеза Научно-исследовательского
института и Музея антропологии имени Д.Н.Анучина
МГУ имени М.В. Ломоносова

**Официальные
оппоненты:**

Бахолдина Варвара Юрьевна,
доктор биологических наук
(МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический
факультет, кафедра антропологии, профессор)

Козинцев Александр Григорьевич,
доктор исторических наук,
(Музей антропологии и этнографии им. Петра Великого
(Кунсткамера) РАН, отдел антропологии, главный
научный сотрудник)

Чикишева Татьяна Алексеевна
доктор исторических наук
(Институт археологии и этнографии СО РАН
отдел археологии палеометалла, заведующая сектором
антропологии)

Защита состоится «23» июня 2021 г. в 14:30 на заседании диссертационного
совета МГУ.03.11 Московского государственного университета имени М.В.
Ломоносова по адресу: 125009, г. Москва, ул. Моховая, д. 11, НИИ и Музей
антропологии МГУ, ауд. 215. E-mail: 2020msu0311@gmail.com.

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки
МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27). Со сведениями о
регистрации участия в защите в удаленном интерактивном режиме и с диссертацией в
электронном виде можно ознакомиться, перейдя на страницу диссертационного
совета по ссылкам: <https://istina.msu.ru/dissertations/366051658/> и
https://istina.msu.ru/dissertation_councils/councils/50460456/.

Автореферат разослан « 21» апреля 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета МГУ.03.11
кандидат биологических наук



А.В. Сухова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы и степень её разработанности

Краниометрические данные в течение почти двух веков используются как источник информации о популяционной истории человеческих групп. Несмотря на развитие методов генетики, измерения черепа нисколько не теряют своей популярности и сегодня: в физической антропологии и судебной медицине, в отечественной и зарубежной науке (Biological Distance..., 2016; Spradley, Jantz, 2016). Однако признаки, используемые для реконструкции популяционной истории и родства групп, то есть признаки таксономически ценные, должны соответствовать ряду критериев: изменяться под воздействием селективно-нейтральных факторов – мутаций, дрейфа генов, метисации, но не должны при этом испытывать существенных средовых влияний. Изменения этих признаков должны происходить постепенно, равномерно во времени – согласно принципу «молекулярных часов» (Рэфф, Кофмен, 1986; Шаталкин, 1988; Северцов, 2005; Relethford, Lees, 1982; von Cramon-Taubadel, 2014). Соответствие краниометрических признаков данным критериям подвергалось и продолжает подвергаться сомнению. Известно, что расхождение между генетической и морфологической дифференциацией организмов является правилом, а их совпадение – скорее исключением, или редкостью (Baker et al., 1998; Morgan et al., 2005; Manier et al., 2007; Leinonen et al., 2013).

В начале XX века были опубликованы исследования, показывающие, что строение черепа человека может меняться под действием природной (Thompson, Buxton, 1923) и социальной среды (Boas, 1912). Эти исследования положили основу обширному и популярному направлению краниологии, изучающему влияние среды (в широком смысле) на форму черепа (Sparks, Jantz, 2002; Hubbe et al., 2009; Noback, Harvati, 2015; Menéndez, 2017; Stansfield et al., 2018). Впоследствии, ряд работ продемонстрировали невысокую наследуемость большинства краниометрических признаков (обзор – Martinez-Abadias et al., 2009), а первые данные популяционной генетики середины XX века пришли в противоречие с данными антропологии, в частности краниометрии: морфологические и генетические классификации человечества существенным образом отличались друг от друга (Boyd, 1950, 1958; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Таким образом, к 70-80 гг. XX века значение краниометрических данных как источника филогенетической информации стало подвергаться серьезному сомнению в западной антропологии (Angel, 1981), что привело к существенному сокращению числа публикаций по данной тематике (Buikstra et al., 1990).

Дальнейшее развитие популяционной генетики обозначило другую проблему антропологических классификаций. Было показано, что масштабы внутригрупповой изменчивости у человека существенно превышают масштабы межгрупповой (Lewontin, 1972), что было подтверждено впоследствии и для краниометрических признаков (Relethford, 2002). Нужно отметить, что соотношение двух форм изменчивости напрямую зависит от подхода к их определению и способу подсчета (Балановская, 2002). Однако не вызывает сомнений, что роль индивидуальной изменчивости в формировании межгрупповых отличий очень велика, но исследована недостаточно (обзоры: Козинцев, 2016; Широбоков, 2018; Stojanowski, Schillaci, 2006; Strauss, Hubbe, 2010).

Возрождение интереса к изучению формы черепа как показателю родства между группами в 1990-е годы на Западе было, парадоксальным образом, связано с тем же, с чем и предшествующий упадок этого интереса – с развитием методов популяционной генетики и применением их к антропологическим данным. Генетические модели, используемые для получения межгрупповых расстояний, были адаптированы к измерениям черепа в надежде получить «чистые» генетические расстояния из загрязненных «шумами» фенетических расстояний (Relethford, Blangero, 1990). При всей методической неоднозначности данного подхода, признаваемого самими его авторами (Relethford, 2016), он приобрел чрезвычайно большую популярность. Следующим шагом в интеграции краниометрических и генетических данных стало прямое сопоставление межгрупповых расстояний, получаемых по одной и другой системам, проводимое, как правило, методом матричной корреляции. Первые работы с применением данного подхода показали, что на глобальном уровне эти расстояния связаны корреляцией выше среднего, порядка 0,7 (Relethford, 2004a; Roseman, 2004). Несмотря на то, что дальнейшие исследования показали значительную вариабельность данной взаимосвязи в зависимости от целого ряда факторов, результаты упомянутых эвристических исследований были восприняты с большим энтузиазмом как своего рода «оправдание» краниометрических данных. Все это, а также развитие методов геометрической морфометрии, привело к ренессансу популяционных краниометрических исследований по всему миру в последние два десятилетия (von Cramon-Taubadel, 2014; Biological Distance..., 2016).

Тем не менее, вопрос об относительной роли факторов изменчивости черепа человека – генетического, средового, стохастического – остается далек от разрешения и вызывает оживленные дискуссии, отражающиеся в большом количестве научных публикаций (Lieberman, 2008; Noback et al., 2009; von Cramon-Taubadel, 2014; Lacruz et al., 2019).

В отечественной антропологии вопрос о факторах изменчивости черепа вызывал не меньший интерес, хотя подходы к их изучению существенно отличались. Во многих работах рассматривался вопрос о соотношении между морфологическим сходством и генетическим родством, и, безусловно, именно установление последнего считалось приоритетной задачей (Ярхо, 1934; Бунак, 1937, 1938, 1956, 1963; Дебец, 1948, 1956; Чебоксаров, 1951; Левин, 1956; Рычков, 1969; Алексеев, 1974; 2007а; Хрисанфова, Перевозчиков, 2005). Основным путем решения данного вопроса считается последовательное применение географического подхода с обязательным учетом данных истории и этнографии («...география полигенного признака – пока единственная основа для суждения о его генезисе» – Алексеев, 2007а: 480). В наиболее радикальной форме этот подход предполагает, что при классификации групп их этногеографическое происхождение имеет едва ли не большее значение, чем их морфологические особенности (Бунак, 1938, 1956; Чебоксаров, 1951). Однако во многих работах отмечались ограничения данного подхода, который особенно сложно применим к палеоантропологическому материалу (Ярхо, 1947; Дебец, 1948; Рычков, 1969; Гаджиев, 1965; Алексеев, 2007а, б). Другим важным методом повышения филогенетической информативности антропологических данных стал принцип таксономической неравноценности признаков (Ярхо, 1934, 1947). В то же время, популярные на Западе методы прямого сопоставления краниометрических данных с данными популяционной генетики и использования генетических моделей для получения межгрупповых расстояний в советское время развития не получили.

Все классики отечественной краниологии в той или иной мере признавали влияние средовых факторов на изменчивость черепа человека. Наиболее осторожную позицию занимали В.В. Бунак, по сути, отрицавший влияние среды на форму черепа (1938, 1956, 1959; 1980), и М.Г. Левин (1956). Г.Ф. Дебец сформулировал идею общих для всего человечества эпохальных изменений черепа и связывал эти изменения с влиянием среды в широком смысле, но воздерживался от предположений об их конкретных причинах (Дебец, 1948: 318-320). Возможное влияние урбанистической среды на форму черепа отмечалось Т.И. Алексеевой (1973: 130), она же показала, насколько существенным может быть влияние геохимического фактора на его рост (Алексеева, 1977: 9-19). Наиболее последовательными сторонниками роли климатического фактора в расообразовании были Н.Н. Чебоксаров (1951) и, в первую очередь, В.П. Алексеев (2007, 2007а, б, в). Последний был научным руководителем единственной, до недавнего времени, крупной отечественной работы, где

подробно анализируется взаимосвязь краниометрических признаков с климатом (Лущик, 1992). Но в целом этот вопрос не вызывал у отечественных исследователей такого интереса, как у западных и, несмотря на все достижения советской антропозологии, средовые воздействия на форму черепа населения СССР практически не изучались («...расообразовательный процесс пока неудовлетворительно изучен с географической точки зрения и здесь можно ожидать дальнейших открытий» Алексеев, 2007: 54).

Проблема влияния индивидуальной краниометрической изменчивости и морфологической неоднородности выборок на наблюдаемые межпопуляционные отличия остается, вероятно, одним из самых сложных вопросов физической антропологии. Как в отечественной, так и в мировой науке приоритет отдается сопоставлению средних (центроидов) выборок, а анализ внутригрупповой изменчивости, хотя и проводится во многих случаях, дает мало практических результатов. В целом для работ первой половины XX века характерно большее внимание к внутригрупповой краниометрической изменчивости, чем для исследований позднейшего времени. Чаще всего это внимание проявлялось в форме визуально-типологического анализа (обзор: Бунак, 1938), но параллельно развивались объективные методы ее изучения (Macdonell, 1904; Бунак, 1922, 1927а, б, 1936; Игнатьев, 1937). Использование параметров вариационных рядов отдельных признаков (стандартного отклонения, кривых распределения) на практике мало оправдывает себя (Бунак, 1927а, б, 1936; 1959; Ярхо, 1934, 1947; Дебец, 1948), и во многих теоретических работах высказывается мысль о том, что, в конечном итоге, наилучшая характеристика серии – это средняя величина (Дебец, 1948; Бунак, 1956, 1963; Алексеева, 1973). Несмотря на это, типологический подход к анализу внутригрупповой изменчивости удивительно «живуч», и, подкрепленный статистическим анализом, применяется и сегодня (Евтеев, 2007; Широбоков, 2019). Причиной этого может являться специфика формирования внутригрупповой изменчивости у *H. sapiens*: уникальная скорость расселения и миграций, а значит и смешения удаленных групп, сочетается со сниженной интенсивностью стабилизирующего отбора (Бунак, 1938).

Последние три десятилетия в российской антропологии в целом характеризовались снижением интереса к теоретическому анализу изменчивости черепа. Определенное возрождение этого интереса можно отметить в последние годы (Перевозчиков, 2013; Козинцев, 2013, 2016; Пестряков, Григорьева, 2017; Широбоков, 2018). Но, как правило, краниометрические данные используются для установления морфологического сходства серий, которое имплицитно приравнивается к генетическому родству. В эти же три

десятилетия в мировой антропологии, напротив, наблюдался всплеск интереса к изучению роли разнообразных факторов изменчивости черепа, относительного вклада генотипа и среды в формирование его фенотипа (von Cramon-Taubadel, 2014; Noback, Harvati, 2015; Reyes-Centeno et al., 2016a). Важную роль в этом сыграло появление общедоступных генетических баз данных и развитие вычислительных техник. Методической основой данного подхода является сопоставление матриц межгрупповых расстояний, получаемых по разным системам признаков: краниометрических, генетических, климатических и иных. Краниологические серии с территории бывшего СССР остались слабо изученными с данной точки зрения, а отставание российской науки от мировой в этой области антропологии усилилось, и только в последние годы стали появляться работы, направленные на заполнение этого пробела (Моисеев, де ла Фуенте, 2016; Солодовников и др., 2018; Evteev et al., 2014, 2017; Evteev, Movsesian, 2016; Evteev, Grosheva, 2019).

Таким образом, актуальность данного исследования определяется необходимостью дальнейшего изучения относительной роли генетики, средовых факторов и индивидуальной изменчивости в формировании межгрупповой изменчивости черепа человека. Стоит повторить, что все эти вопросы находятся в центре внимания антропологов всего мира и важны как для реконструкции относительно поздних этапов популяционной истории человечества, так и для изучения эволюции рода *Homo* (Harvati, 2003; Lieberman, 2008; Reyes-Centeno et al., 2016a; Lacruz et al., 2019). Особую актуальность имеет исследование краниологических серий популяций Северной Евразии (или бывшего СССР), которые до сих пор были очень мало изучены в данном аспекте. Как известно, генофонд населения Северной Евразии по степени дифференцированности наиболее близок к мировому генофонду и может служить его моделью (Балановская, Рычков, 1990). С учетом огромного размаха генетической, климатической и хозяйственно-культурной изменчивости групп Северной Евразии, изучение факторов их краниометрической изменчивости имеет большое значение для понимания общих механизмов воздействия этих факторов.

Цель исследования

Изучить роль различных факторов изменчивости черепа – генетического, средового, индивидуальной изменчивости – в популяциях Северной Евразии, их соотношение в различных регионах и на разных таксономических уровнях, с целью повышения информативной ценности краниометрических данных и объективности краниологических исследований.

Задачи исследования

1. Изучить взаимосвязь генетических и краниометрических межгрупповых расстояний в близких к современности популяциях Северной Евразии: с привлечением однородительских и аутосомных генетических маркеров, рассмотрением трех отделов черепа (мозговой и лицевой отделы, нижняя челюсть), на трех разных таксономических уровнях: межконтинентальном (Евразия в целом), континентальном (уровень больших рас) и региональном.

2. Выявить комплексы краниометрических признаков, межгрупповые расстояния по которым наиболее связаны с генетическими расстояниями. Проверить гипотезу о том, что такие комплексы будут уникальными для разных таксономических уровней и в разных регионах.

3. Рассмотреть взаимосвязь краниометрических межгрупповых расстояний с географическими расстояниями и расстояниями, основанными на дискретно-варьирующих признаках черепа (ДВП). Оценить, какая из систем краниологических признаков – метрических или неметрических – в большей мере отражает генетическую дифференциацию изучаемых групп.

4. Изучить влияние климатического фактора на краниометрическую изменчивость в разных регионах Северной Евразии и на различных таксономических уровнях (межконтинентальном, континентальном, региональном), по литературным данным сопоставить характер взаимосвязи климата и формы черепа в монголоидных группах Азии, Северной и Южной Америки. Оценить возможное воздействие данного фактора на морфологию черепа палеолитических и эппалеолитических *H. sapiens* Европы.

5. Изучить влияние факторов диеты и системы жизнеобеспечения на краниометрическую изменчивость в разных регионах Северной Евразии. Оценить биомеханические особенности черепов представителей разных хозяйственно-культурных типов с помощью метода компьютерного моделирования жевательных нагрузок (FEA).

6. Рассмотреть взаимосвязь внутри- и межгрупповой краниометрической изменчивости и степень влияния первой на вторую. Разработать методы анализа индивидуальной изменчивости и сопоставления ее в разных выборках, дополняющие результаты межгрупповых сопоставлений.

Научная новизна и теоретическая значимость работы

В данном исследовании взаимосвязь генетических и краниометрических межгрупповых расстояний впервые рассматривается комплексно: с привлечением различных систем генетических маркеров, рассмотрением трех основных отделов черепа, на трех разных таксономических уровнях (межконтинентальном, континентальном и региональном). В соответствии с принципом таксономической неравноценности признаков, были определены наборы «таксономически значимых» измерений черепа для каждого из рассмотренных регионов: Северной Евразии, Европы, Азии, Северо-Восточной Европы, Европы и Средиземноморья и Северной Азии. Эти наборы признаков могут использоваться в краниометрических исследованиях для получения межгрупповых расстояний, наиболее приближенных к генетическим.

Впервые морфология черепа многих групп Северной Евразии (в частности, популяции Северо-Восточной Европы) рассматривается с точки зрения адаптации к климату. Показано, что как в Европе, так и в Азии, наблюдается взаимосвязь климата и морфологии черепа, которая, однако, проявляется по-разному, и сильнее выражена в Северной Азии. С привлечением литературных показано, что взаимосвязь формы лицевого черепа с температурой воздуха одинаково, или очень сходно, проявляется во всех монголоидных группах, населяющих средние и высокие широты: Северную Азию, юг Южной и север Северной Америки: увеличивается высота лица, глазницы и носа, в меньшей степени увеличивается ширина лица и ослабевает горизонтальная профилировка. Подобная гипотеза высказывалась ранее (Алексеев, 2007; Hernandez, 1997), но в нашем исследовании она впервые объективно протестирована с привлечением обширных материалов по трем континентам. Помимо изучения наружного лицевого скелета, было проведено исследование внутренней носовой полости и синусов в 15 монголоидных популяциях Восточной и Северной Азии с использованием компьютерной томографии, рассмотрена связь формы этих структур с климатическими факторами. Это первое исследование такого масштаба для территории Северной Азии. Впервые на современном уровне знаний рассматривается морфология лицевого черепа верхнепалеолитических и мезолитических *H. sapiens* в контексте климатической адаптации. Показано, что морфологические особенности лицевого черепа сближают их с современными европеоидными группами Северо-Восточной Европы. Результаты настоящего исследования, впервые для Северной Евразии, дают представление о том, в каких климатических зонах, при каком типе расселения популяций и в каких краниометрических признаках следует ожидать влияния факторов среды на форму черепа,

а также о приблизительной интенсивности этого воздействия. Показано, что влияние климатического фактора может снижать связь морфометрических расстояний с генетическими, и это должно учитываться краниологами в своих работах при межгрупповых сопоставлениях.

Впервые рассмотрено влияние диеты и системы жизнеобеспечения (Крупник, 1989: 15) на морфологию черепа в группах Северной Евразии. Была выявлена хорошо выраженная специфика скотоводов-кочевников, связанная в первую очередь с увеличением ширины черепа и усилением выступления затылка. Эту специфику надо учитывать при исследовании древних групп, осваивавших кочевое скотоводство, например – степных групп Евразии эпох палеометалла, так как отличия более поздних групп кочевников от более ранних могут быть в некоторых случаях связаны с изменениями системы жизнеобеспечения, а вовсе не со сменой состава населения. Впервые к отечественному краниологическому материалу (исключая нижнюю челюсть – Bulygina et al., 2018) применен метод моделирования жевательных нагрузок FEA (finite-element analysis, метод анализа конечных элементов) (O'Higgins et al., 2011) для сопоставления шести моделей черепов представителей разных хозяйственно-культурных типов, и предварительно установлены отличия между ними в отношении распределения жевательных нагрузок и биомеханической эффективности.

Впервые в работе предложен метод анализа внутригрупповой изменчивости, основанный на применении мировых главных компонент (Evteev, Dvurechensky, 2017). Данный метод позволяет объективно оценить размах изменчивости в выборке по комплексу признаков, выявить наличие морфологически резко выделяющихся индивидов, или целых кластеров таких индивидов. Он также позволяет получить межгрупповые расстояния, основанные на среднем попарном расстоянии между индивидами двух выборок в морфопространстве главных компонент. Таким образом, с предлагаемым методом можно одновременно анализировать внутри- и межгрупповую изменчивость, которые в большинстве краниометрических работ остаются мало связанными друг с другом.

Научно-практическая значимость работы

В диссертации приведены объективные данные о том, какие именно морфологические особенности лицевого черепа связаны с влиянием климатических факторов. В частности, особенности формы носовой полости напрямую связаны с ее проводимостью и эффективностью обработки воздуха, а значит, косвенно, и со многими нарушениями работы и заболеваниями верхних дыхательных путей. Таким образом, географическая изменчивость

формы носовой полости, или исторически сложившаяся ее адаптированность к определенным климатическим условиям может быть фактором, влияющим на эпидемиологию респираторных заболеваний и комфортность дыхания. Полученные в работе данные могут использоваться для выработки более гибких региональных стандартов для оценки уровня заболеваемости дыхательных путей и ринометрических показателей.

Используемая в работе сравнительно простая методика построения FEA-модели (finite-element analysis, метод анализа конечных элементов) может применяться без чрезмерных затрат времени и привлечения мощной вычислительной техники, что позволяет более широко внедрять данный метод не только в научных целях, но и в медицине, например при планировании ортодонтического лечения или челюстно-лицевых операций.

Разработанная при участии автора компьютерная программа для анализа внутригрупповой изменчивости WorldPCA (Евтеев и др., 2020; Программа для ЭВМ...) позволяет объективно выявлять наличие в выборке морфологически резко выделяющихся индивидов, оценивать степень их специфичности. Выявление таких индивидов может способствовать более точной и объективной постановке диагноза в случае заболеваний, симптомы которых связаны с нерезким изменением морфологии черепа пациента (например, краниосиностозов), когда провести грань нормы и патологии достаточно сложно.

Методология и методы исследования

Теоретической основой анализа взаимосвязи краниометрической и генетической изменчивости были данные об особенностях наследования и генетической детерминации формы черепа (Rice, 2008), а также обширный массив данных о связи генетических и морфометрических межгрупповых расстояний у человека и других видов (Leinonen et al., 2013). Адаптация к рассматриваемому в работе температурному климатическому режиму связана в первую очередь с дыхательной системой, а, значит, ожидаемыми морфологическими маркерами адаптации в этом случае будут признаки носовой области (Franciscus, 1995). Высокие корреляции с климатическими температурными факторами других частей черепа могут быть косвенными и отражать, в первую очередь, образ жизни и систему питания групп (Алексеева, 1977). В более общем смысле, теоретической основой экогеографической части работы являются теории факторов естественного отбора (Шмальгаузен, 1968; Северцов, 2005) и гомологических рядов наследственной изменчивости (Вавилов, 1935). Представления о влиянии диеты на форму черепа имеют серьезную базу в

виде большого количества экспериментальных исследований, показывающих, что, во-первых, состав пищи сказывается на ростовых процессах черепа млекопитающих (Pucciarelli, 1980; Pucciarelli, Oyhenart, 1987), и, во-вторых, биомеханические нагрузки способны напрямую стимулировать или подавлять рост кости (Herring, 2008). Изучение индивидуальной изменчивости, являющейся основой естественного отбора и всех эволюционных преобразований (Шмальгаузен, 1968), занимает важное место общей теории эволюции (Северцов, 2005), но в краниологии человека ей хотя и уделяется внимание, но она находится явно «в тени» межгрупповой изменчивости.

Объект исследований: краниологические серии близкого к современности населения Евразии, компьютерные томограммы черепов из этих серий, а также данные по четырём системам генетических и квази-генетических маркеров по современным и близким к современности группам Евразии.

Предмет исследования: влияние ряда факторов – генетического, климатического, диеты, внутригрупповой изменчивости – на межгрупповую морфологическую изменчивость черепа в Евразии (преимущественно Северной Евразии).

Основной **метод** сбора исходного материала, применявшийся в данной работе – краниометрический. Для получения данных о строении внутренней носовой полости и придаточных пазух носа, а также для построения биомеханических FEA-моделей, использовались методы визуализации и обработки томографических снимков.

Анализ данных производился с использованием различных статистических методов, наиболее подходящих для решения той или иной задачи: матричной корреляции, метода частных наименьших квадратов, главных компонент. При необходимости, использовались параметрические и непараметрические методы одномерной статистики. Для построения биомеханических моделей использовался метод анализа конечных элементов (finite-element analysis), а для анализа внутригрупповой изменчивости – разработанная при участии автора компьютерная программа WorldPCA.

Положения, выносимые на защиту:

1. Корреляции краниометрических и генетических межгрупповых расстояний на территории Северной Евразии варьируют в зависимости от ряда факторов: используемой системы генетических маркеров, изучаемого отдела черепа, рассматриваемого таксономического уровня.

2. Степень связи разных краниометрических признаков с генетическими расстояниями отличается в разных исследуемых регионах и на разных рассматриваемых таксономических уровнях.

3. Уровень корреляций межгрупповых расстояний по краниометрическим признакам с генетическими расстояниями выше, чем с географическими расстояниями. Корреляции межгрупповых расстояний по метрическим и неметрическим признакам черепа с генетическими расстояниями в целом сходны.

4. Адаптация к экстремально выраженным в масштабах исследуемой территории климатическим условиям имеет разные морфологические проявления в монголоидных и европеоидных популяциях Северной Евразии в силу существенных отличий климатических факторов и плотности населения в Западной и Восточной Евразии, а также общих особенностей строения лицевого черепа европеоидов и монголоидов. В то же время можно ожидать, что в монголоидных группах Северной Азии, Южной и Северной Америки эти адаптивные изменения проявляются сходно.

5. Форма черепа современных популяций Северной Евразии в целом мало связана с системой жизнеобеспечения. Метод анализа конечных элементов (finite-element analysis) позволяет оценивать распределение жевательных нагрузок и преобразование усилия жевательных мышц в силу укуса, и эффективен для сопоставления популяций с разными системами жизнеобеспечения.

6. Метод мировых главных компонент может успешно применяться для оценки ряда аспектов внутригрупповой изменчивости черепа: степени однородности выборки, наличия в ней кластеров или отдельных морфологически своеобразных индивидов.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов диссертационного исследования обеспечивалась использованием в работе комплекса классических и современных краниометрических методов, принятых в мировой науке методик анализа генетических данных, а также современных статистических методов, показавших свою эффективность для решения сходных научных задач.

Основные результаты и положения диссертационной работы были представлены и обсуждены на 35 всероссийских и международных конференциях, включая следующие:

The 89th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists (онлайн презентация, Лос-Анджелес, США, 2020 г.), «Экология древних и традиционных обществ»

(Тюмень, Россия, 2020 г.), VIII Съезд Научного медицинского общества анатомов, гистологов и эмбриологов России (Воронеж, Россия, 2019), 1844èmes Journées de la Société d'Anthropologie de Paris (Париж, Франция, 2019 г.), Fourth annual symposium of the DFG Center (Tubingen) «Ancient Connections in Eurasia», (Тюбинген, Германия, 2018 г.), Frontiers in Human Biology (Сеферихисар, Турция, 2018 г.), 8th Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution (Фару, Португалия, 2018 г.), «Современные проблемы биологии человека» (Москва, Россия, 2018 г.), 3-я международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции», (Москва, Россия, 2017 г.), Юбилейный XII конгресс Российского общества ринологов, (Ярославль, Россия, 2017 г.), VII Алексеевские чтения (Казань, Россия, 2017 г.), Научный семинар «Применение геометрической морфометрии в археологии» (Москва, Россия, 2017 г.), VI Алексеевские чтения (Санкт-Петербург, Россия, 2015 г.), The 16th Congress of International Society of Craniofacial Surgery (Токио, Япония, 2015 г.), 5th Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution (Лондон, Великобритания, 2015 г.), 19th Congress of European Anthropological Association (Москва, Россия, 2014 г.), «Физическая антропология: методики, базы данных, научные результаты» (Санкт-Петербург, Россия, 2013 г.), 2nd Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution (Бордо, Франция, 2012 г.), Международная научная конференция «Современные проблемы экологии человека» (Москва, Россия, 2011 г.), IX Конгресс этнографов и антропологов России (Петрозаводск, Россия, 2011 г.), Юсуповские чтения -2011 (Уфа, Россия, 2011 г.), XVIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2011» (Москва, Россия, 2011 г.), 16th Annual Meeting of the European Association of Archeologists (Гаага, Нидерланды, 2010 г.), VIII Конгресс этнографов и антропологов России (Оренбург, Россия, 2009 г.), IV Алексеевские чтения (Москва, Россия, 2009 г.).

Личный вклад соискателя

Диссертационная работа является результатом самостоятельного законченного научного исследования. Автором проведен анализ отечественных и зарубежных литературных источников, определены состояние проблемы и круг нерешенных вопросов, и на основе этого организованы и проведены исследования, легшие в основу данной диссертации.

Докторантом лично измерены около 1000 черепов по программе, включающей порядка 50 краниометрических признаков всех отделов черепа (мозгового, лицевого и

нижней челюсти) в музеях Москвы, Санкт Петербурга, Саратова, Лондона, Бухареста, Парижа, Тюбингена и Вены, создана компьютерная база краниометрических данных. Автором лично исследованы методами визуализации и виртуальных измерений томографические снимки 173 взрослых мужских черепов, съемка 127 из которых была организована автором. Организован сбор и анализ генетических данных из опубликованных источников по аутосомным и однородительским маркерам. Данные о климатических параметрах в области проживания изучаемых групп и особенностях их традиционных систем жизнеобеспечения собраны автором из открытых источников.

Статистический анализ как собственных, так и литературных краниометрических данных и их интерпретация осуществлялись автором лично, на основании чего сформулированы и опубликованы результаты исследования. При участии автора разработана и написана компьютерная программа WorldPCA для анализа внутригрупповой изменчивости (Программа для ЭВМ...).

Непосредственное участие автора заключалось в планировании и организации всех проведенных исследований, в компьютерной обработке и анализе их результатов, написании статей в качестве главного автора или одного из соавторов.

Публикации

Достоверность полученных результатов подтверждается публикациями в отечественных и зарубежных рецензируемых научных журналах. Основные положения диссертации изложены в **26** публикациях, **20** из которых индексируются в международных базах: Scopus, Web of Science, RSCI, оформлен патент на программу WorldPCA (свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ №2020617834). Опубликованные работы в полной мере отражают содержание диссертации.

Структура работы подчинена решению ее основных задач. Диссертационное исследование изложено на 389 страницах, содержит 71 рисунок, 38 таблиц и включает: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты и их обсуждение, заключение и выводы, приложение. Список литературы включает 653 цитируемых источника (173 на русском и 480 – на иностранных языках).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовались измерения всех отделов черепа: мозгового, лицевого и нижней челюсти, всего 42 признака. Основная выборка, использованная в диссертации, составила 703 мужских черепа хорошей сохранности из 30 популяций Евразии. Эти выборки, в целом представляющие межконтинентальный уровень, в большинстве анализов поделены на следующие подгруппы разных таксономических уровней: континентальный уровень, включающий подгруппы «Европа» (17 выборок) и «Азия» (12), и региональный уровень с подгруппами «Северо-Восточная Европа» (7), «Европа и Средиземноморье» (10) и «Северная Азия» (10). В некоторых разделах работы привлекались данные по дополнительным выборкам общей численностью около 300 черепов. Межгрупповые краниометрические расстояния (Махаланобиса) подсчитывались отдельно для каждого набора серий и для каждого отдела черепа: лицевого отдела, мозгового отдела, черепа в целом (мозговой и лицевой отделы совместно), нижней челюсти. Для получения данных о строении внутренней носовой полости и придаточных пазух носа использовались методы визуализации и обработки томографических снимков. Исследованы томограммы 173 взрослых мужских черепов, представителей 15 популяций монголоидной расы. Большая часть, 127 черепов, хранятся в фондах НИИ и Музея антропологии МГУ, томограммы черепов эскимосов Аляски и Гренландии (40 снимков) были взяты из базы данных Л. Коупс (Copes, 2012). Шесть черепов японцев представляют коллекцию Musée de l'Homme в Париже. Измерительный протокол томограмм включает пять линейных размеров носовой полости и три размера левого синуса верхнечелюстной кости. Для части выборки (32 томограммы) объем и поверхность носовой полости определены путем сегментации. Томографические снимки использовались и для построения шести биомеханических FEA-моделей по опубликованному протоколу (Toro-Ibacache, O'Higgins, 2016). Три модели представляют северную, и три – тихоокеанскую ветви монголоидной расы. Большая часть работы выполнена с использованием методов традиционной морфометрии, т.е. анализа линейных размеров черепа, однако квантификация изменений FEA-моделей проводилась методами геометрической морфометрии.

Также собирались с использованием открытых ресурсов данные по географическим расстояниям между центрами ареалов исследованных групп, значения ряда климатических признаков для этих ареалов, а также сведения о традиционной системе жизнеобеспечения. По

этим параметрам рассчитывались евклидовы межгрупповые расстояния. Данные по генетическим маркерам и дискретно-варьирующим признакам получены от коллег-соавторов (к.б.н. И.Ю. Морозовой, к.б.н. А.Н. Грошевой, д.б.н. А.А. Мовсесян и П. Сантуш) в виде матриц межгрупповых расстояний. Общая генетическая выборка составила: по аутосомным маркерам - 1093 образца, генотипированных по панели Affymetrix и 1113 образцов, генотипированных по панели Illumina (всего 26 популяций); по маркерам Y-хромосомы - 6012 образцов для 29 популяций; по маркерам митохондриальной ДНК - 6965 образцов для 30 популяций. В исследовании были использованы данные о частотах 30 неметрических признаков черепа (Мовсесян, 2005) в 25 популяциях. Использовались расстояния Кавалли-Сфорцы для митохондриальной ДНК, Y-хромосомы и дискретно-варьирующих признаков, Fst – для аутосомных маркеров.

Помимо авторских измерений, привлечены литературные краниометрические данные по Европе (13 популяций), Азии (15 популяций), Северной Америке (18 популяций; все – по Hanihara, 1996, 2000) и Южной Америке (11 популяций, по Rothhammer, Silva, 1990). Сопоставление краниометрической изменчивости и климатических факторов по этим данным проводилось по средним значениям признаков методом PLS (см. далее). Также привлечены литературные данные по 10 черепам людей современного вида из Европы эпохи верхнего палеолита и мезолита (Homo Sungirensis..., 2000; Franciscus, 1995). В разделе, посвященном анализу внутригрупповой изменчивости, использовались неопубликованные данные Н.Н. Мамоновой по бурятам (93 индивида), предоставленные автору Д.В. Пежемским.

Анализ данных производился с использованием различных статистических методов, наиболее подходящих для решения той или иной задачи. Для изучения взаимосвязи краниометрической и генетической изменчивости применялся в основном метод матричной корреляции (тест Мантеля). Он же был основным для исследования связей морфологии черепа с климатическими факторами, географическими расстояниями и системой жизнеобеспечения, также для чего также был использован метод частных наименьших квадратов (partial least-squares; PLS). Основным аналитическим методом изучения FEA-моделей и внутригрупповой изменчивости был метод главных компонент. При участии автора разработана и написана компьютерная программа WorldPCA для анализа внутригрупповой изменчивости (Евтеев и др., 2020). При необходимости, в работе использовались параметрические и непараметрические методы одномерной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Взаимосвязь генетических и краниометрических межгрупповых расстояний

1.1. Корреляции генетических и краниометрических межгрупповых расстояний

Коэффициенты матричной корреляции между краниометрическими, генетическими и географическими расстояниями приведены в таблице 1.

Таблица 1. Корреляции между матрицами краниометрических, генетических и географических расстояний

	SNP	мтДНК	Y-хромосома	География
Евразия				
Лицевой череп	0,865*	0,767	0,61	0,76
Мозговой череп	0,416	0,428	0,448	0,36
Череп в целом	0,783	0,685	0,57	0,66
Нижняя челюсть	0,617	0,474	0,6	0,58
Азия				
Лицевой череп	0,426	0,25	0,5	0,39
Мозговой череп	0,08	0,19	0,34	0,36
Череп в целом	0,36	0,3	0,52	0,44
Нижняя челюсть	-0,03	-0,2	0,55	0,03
Европа**				
Лицевой череп	0,54	0,17	0,39	0,27
Мозговой череп	0,16	0,12	0,02	0,21
Череп в целом	0,29	0,15	0,19	0,27
Нижняя челюсть	0,69	0,003	0,47	0,49
Северная Азия				
Лицевой череп	0,685	0,56	0,19	0,5
Мозговой череп	0,22	0,24	-0,18	0,44
Череп в целом	0,55	0,45	-0,005	0,53
Нижняя челюсть	-0,17	-0,22	-0,1	-0,21
Европа и Средиземноморье ***				
Лицевой череп	0,35	0,1	0,21	0,25
Мозговой череп	0,21	0,12	-0,03	0,04
Череп в целом	0,2	0,15	0,08	0,11
Северо-Восточная Европа				
Лицевой череп	0,17	-0,11	0,39	0,27
Мозговой череп	0,2	0,81	0,17	0,18
Череп в целом	0,12	0,53	0,26	0,18
Нижняя челюсть	-0,31	0,54	0,06	-0,12

Примечания. * – полужирным шрифтом выделены коэффициенты, значимые на уровне $p < 0.05$. ** – выборка карелов была исключена из анализов с использованием расстояний по мтДНК в наборах «Европа» и «Северо-Восточная Европа» как выброс. *** – анализ признаков нижней челюсти не проводился в силу малочисленности выборок.

На рисунке 1 графически представлены результаты для всего набора выборок Северной Евразии в целом. Можно видеть, что связи генетических и краниометрических расстояний на этом уровне весьма высоки, но наблюдаются вполне определенные отличия между разными отделами черепа и разными системами маркеров.

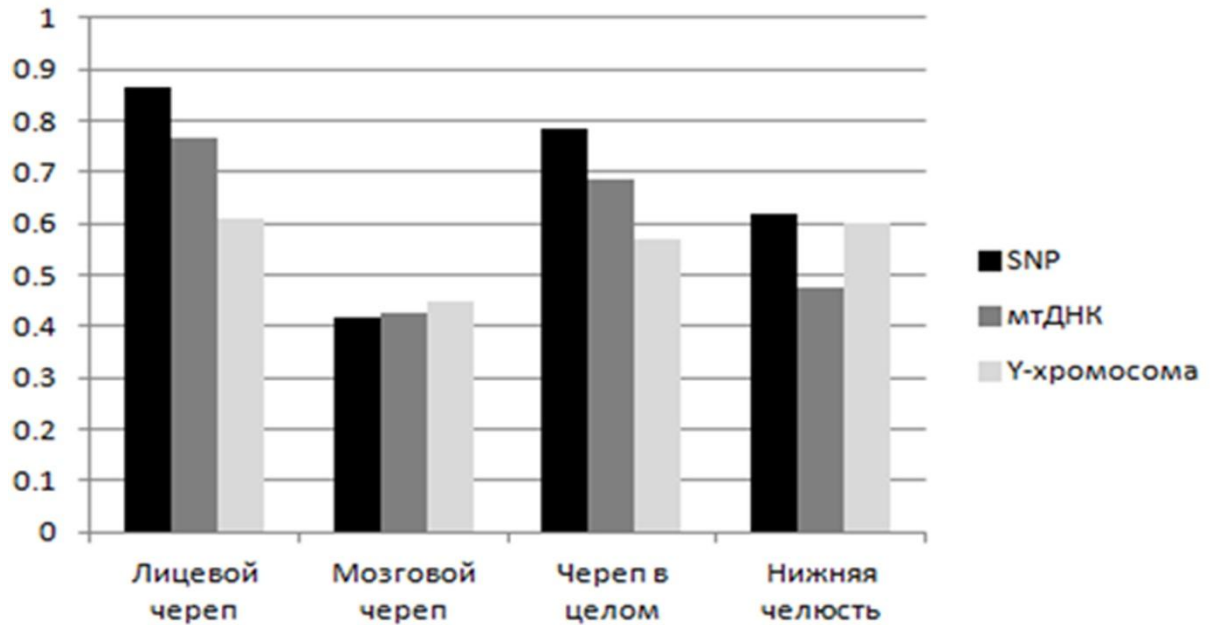


Рисунок 1. Корреляции краниометрических и генетических расстояний в Северной Евразии в целом

Наиболее «таксономически значимым» оказался лицевой отдел: его связи с генетическими расстояниями выше, чем у признаков черепа в целом. Данные тенденции прослеживаются, с отдельными исключениями, и на более низких таксономических уровнях: аутосомные расстояния наиболее связаны с морфологией черепа, а из его отделов наиболее отражает генетическую дифференциацию форма лицевого скелета. В целом же отчетливо выражено снижение силы корреляции генетических и краниометрических расстояний в отдельных регионах, то есть на более низких таксономических уровнях. Исключением является Северная Азия.

1.2. Краниометрические признаки, наиболее связанные с генетическими расстояниями, и их «таксономическая значимость»

В данном разделе работы использовались генетические расстояния по аутосомным SNP, которые демонстрируют наиболее высокие и устойчивые связи с морфологией черепа.

В предварительных анализах использовались размеры разных отделов черепа, но положительные результаты были получены только для признаков лицевого отдела. Было выявлено 9 таксономически значимых признаков для Европы, 8 – для Азии, 12 – для Северной Азии, по 7 – для Северо-Восточной Европы и Европы и Средиземноморья. Во всех регионах использование набора отобранных признаков привело к повышению связей краниометрических и генетических расстояний, особенно выраженному в Северо-Восточной Европе (рис. 2).

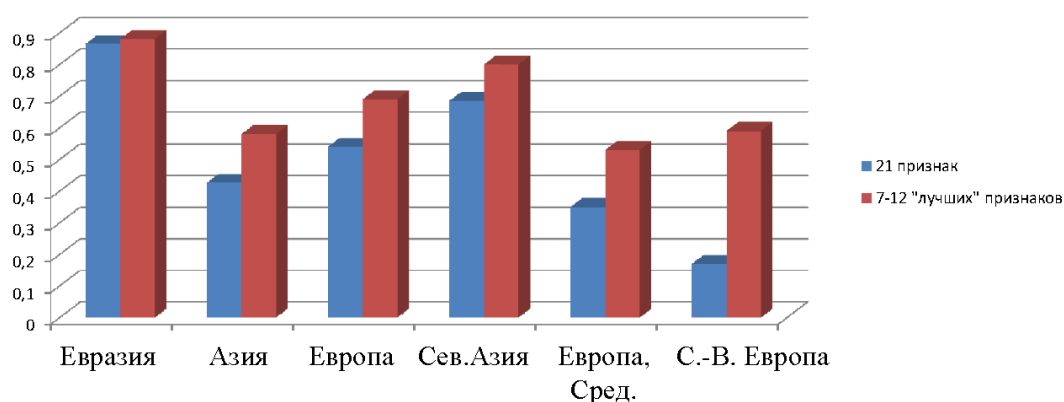


Рисунок 2. Корреляции расстояний по аутосомным маркерам с расстояниями по общему набору размеров лицевого отдела черепа (21 признак) и признакам, наиболее связанными с генетическими расстояниями

2. Связь краниометрических и географических расстояний

Модель изоляции расстоянием и использование географических расстояний как замены генетическим приобрели большую популярность в мировой краниологии последних десятилетий. Коэффициенты матричной корреляции между краниометрическими расстояниями, подсчитанными для признаков разных отделов и географическими расстояниями приведены в таблице 1. Можно видеть, что эти коэффициенты сходны с таковыми, полученными для аутосомных SNP, но в большинстве случаев несколько ниже их. Для них повторяются тенденции, наблюдавшиеся ранее для связей с генетикой: корреляции высоки при рассмотрении Евразии в целом, но снижаются на континентальном и, еще сильнее, на региональном уровне (за исключением Северной Азии).

3. Взаимосвязь изменчивости метрических и неметрических признаков черепа

Корреляции матриц межгрупповых расстояний по дискретно-варьирующим признакам (далее – ДВП) с матрицами генетических, географических и краниометрических расстояний представлены в табл. 2. Как и в случае с краниометрией, самые высокие связи наблюдаются с аутосомными маркерами, а также географическими расстояниями. Однако в целом уровень связи ниже, чем для метрических признаков.

Таблица 2. Корреляции матриц межгрупповых расстояний по дискретно-варьирующим признакам с матрицами генетических, географических и краниометрических расстояний

Регион	SNP	мтДНК	Y-хромосома	География	Лицевой череп	Череп в целом
Евразия	0,405*	0,32	0,23	0,43	0,42	0,39
Азия	0,54	0,35	-0,14	0,39	-0,008	0,1
Европа	-0,06	-0,11**	0,03	0,17	0,007	0,21
Северная Азия	0,46	0,32	-0,17	0,39	-0,014	0,21
Европа и Средиземноморье	0,34	-0,22	0,19	0,15	0,17	0,13
Северо-Восточная Европа	0,18	0,18**	0,27	0,43	0,68	0,55

*Примечания. * – полужирным шрифтом выделены коэффициенты, значимые на уровне $p < 0.05$. ** – выборка карелов была исключена из анализов с использованием расстояний по мтДНК в наборах «Европа» и «Северо-Восточная Европа» как выброс.*

Связь расстояний по ДВП с генетикой мало отличается от таковой по признакам черепа в целом, однако всегда существенно уступает связи расстояний по признакам лицевого отдела. Использование комбинированных матриц расстояний по метрическим и неметрическим признакам («суперматриц») оказывается продуктивным для Азии и Северной Азии, но не для европейских выборок.

4. Взаимосвязь климата и формы черепа

4.1. Изучение взаимосвязи климата и формы черепа в Северной Евразии

Обычные и частные корреляции (контроль по генетическим расстояниям) между матрицами краниометрических и климатических межгрупповых расстояний приведены в

таблице 3.

Таблица 3. Корреляции между матрицами краниометрических и климатических межгрупповых расстояний

	Климат, 8 признаков	Климат, 8 признаков, частная корреляция	Климат, 2 признака	Климат, 2 признака, частная корреляция
Евразия				
Лицевой череп	0,41*	0,09	0,63	0,34
Мозговой череп (основные размеры)	0,28	0,14	0,44	0,29
Нижняя челюсть**	0,49	0,35	0,77	0,69
Азия				
Лицевой череп	0,61	0,67	0,50	0,47
Мозговой череп (основные размеры)	0,36	0,37	0,33	0,38
Нижняя челюсть	0,70 (0,88)***	0,88	0,64 (0,85)	0,86
Европа				
Лицевой череп	0,28	-0,02	0,14	-0,15
Мозговой череп (основные размеры)	0,27	0,16	0,08	-0,07
Нижняя челюсть	0,55	0,24****	0,55	0,15
Северная Азия				
Лицевой череп	0,32	0,01	-0,03	-0,43
Мозговой череп (основные размеры)	0,17	0,14	0,002	-0,04
Нижняя челюсть	0,25 (0,32)***	0,44	0,19 (0,42)	0,47
Европа и Средиземноморье				
Лицевой череп	0,15	-0,01	0,02	-0,14
Мозговой череп (основные размеры)	0,19	0,06	0,07	-0,07
Северо-Восточная Европа				
Лицевой череп	0,05 (0,22)*****	0,18	0,21 (0,42)	0,40
Мозговой череп (основные размеры)	0,08	0,05	-0,12	-0,26
Нижняя челюсть	0,65	0,63	-0,53	-0,46

Примечания. * – жирным шрифтом выделены коэффициенты, значимые на уровне $p < 0.05$.

** – проводился дополнительный контроль с использованием матрицы по системе жизнеобеспечения, см. пояснения в тексте. *** – для некоторых популяций, для которых имеются данные по измерениям нижней челюсти, отсутствуют данные по аутосомным маркерам; вследствие этого в обычном и частном тестах Мантеля отличался набор анализируемых групп, что сказалось и на величине коэффициентов корреляции. **** – контроль проводился по маркерам панели Illumina. ***** – данные по аутосомным маркерам отсутствовали только для одной популяции из этого региона, латышей, но их исключение из анализа существенно меняло его результаты; приводятся обычные корреляции по 7 группам и (в скобках) по 6 группам, исключая латышей; результаты частного теста Мантеля – по 6 группам.

Ассоциации морфологии и климата на территории Северной Евразии в целом полностью объясняются спецификой монголоидных групп Северной Азии. Отмечается достоверная отрицательная корреляция (Спирмена) общей ростовой величины (ОРВ) мозгового отдела (по Пестрякову, 1995) и средней температуры января ($-0,5$; $p=0,005$), а также положительная того же уровня – для указателя гипсиоидности (по Пестрякову, 1995) ($0,52$; $p=0,003$). Таким образом, для свода черепа на территории Евразии нашими данными подтверждаются как выводы Билса (Beals et al., 1984) об увеличении общего размера мозговой капсулы в северных группах, так и идея Волкова-Дубровина и Рогинского (1960) об относительном увеличении высоты черепа в группах жаркого климата. Интересно отметить высокие и устойчивые корреляции, полученные для нижней челюсти.

На территории Азии связь морфологии черепа с климатом выражена значительно сильнее, чем в Северной Евразии в целом, что особенно ясно проявляется по результатам частного теста Мантеля (табл. 3). На рисунке 3 можно видеть противопоставление японцев, китайцев и, в какой-то мере, манси всем сибирским группам. Последних отличают бóльшая симотическая высота и длина носовых костей, бóльшая высота и ширина носа и орбиты, меньшая профилировка лица, особенно на уровне *subspinale*, бóльшая величина всех размеров верхней челюсти и неба, бóльшая длина и высота носовой полости и хоан, но не передней ширины полости. Для признаков нейрокраниума сила связи ниже, а конкретные отличия сибирских групп проявляются в увеличении длины и, в меньшей степени, ширины, уменьшении высоты свода черепа. На территории Азии отмечается довольно высокая и достоверная связь (корреляция Спирмена) ОРВ со средней температурой января ($-0,6$; $p=0,04$). Сибирские группы противопоставляются китайцам и японцам по форме нижней челюсти: у первых увеличены все ее размеры, за исключением толщины тела, особенно – ширина ветви и угловая ширина. Показательно, что на территории Северной Азии связей морфологии черепа и климата практически не прослеживается.

В Западной Евразии связи размеров мозгового и лицевого отделов черепа с климатическими признаками невысоки и падают до нуля при контроле по генетическим расстояниям, корреляции для признаков нижней челюсти несколько выше (табл. 3). С учетом того, что «проблема Гальтона», возможно, особенно актуальна для равнинных регионов европейского континента позволим себе привести результаты анализа PLS (рис. 4).

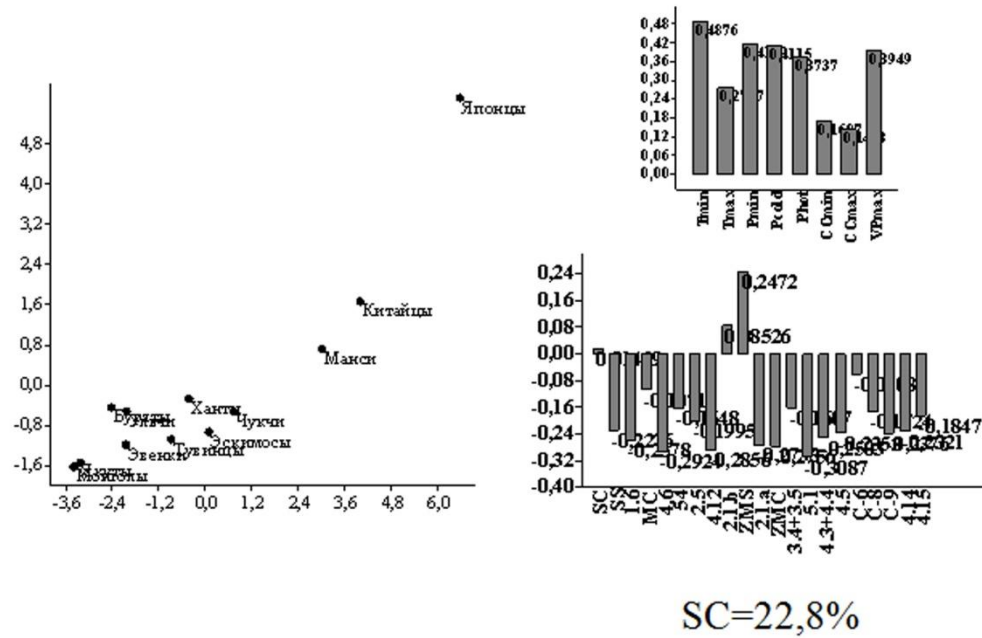


Рисунок 3. Связь краниометрических признаков лицевого отдела черепа и климатических показателей на территории Азии по результатам анализа частных наименьших квадратов (PLS)

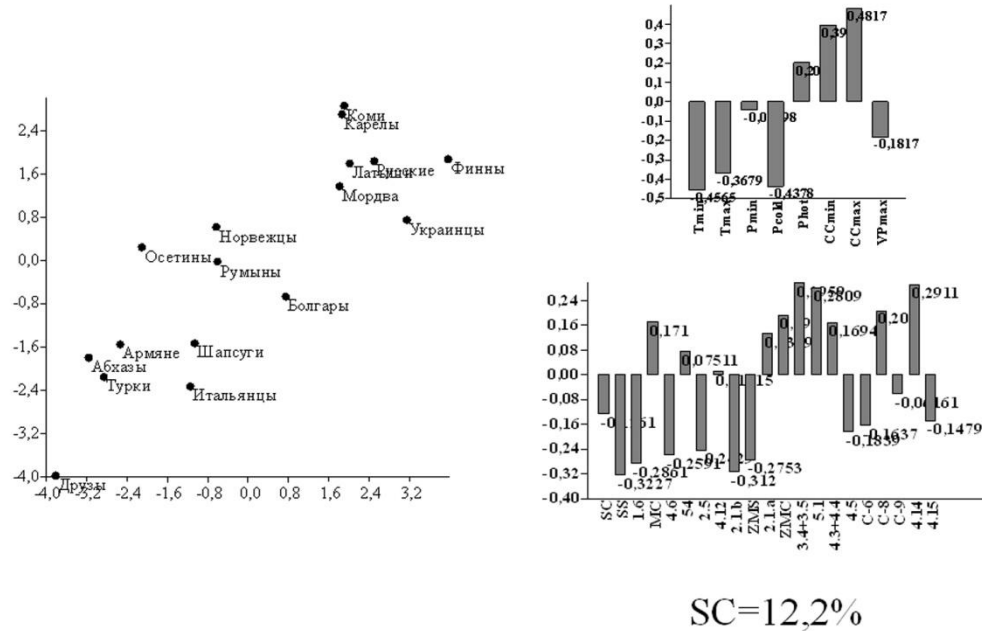


Рисунок 4. Связь краниометрических признаков лицевого отдела черепа и климатических показателей на территории Европы (в целом) по результатам анализа частных наименьших квадратов (PLS)

Популяции Северо-Восточной Европы противопоставляются группам других регионов Европы и Средиземноморья, в первую очередь – туркам, друзам и жителям Кавказа. Комплекс связанных с климатом особенностей жителей Северо-Восточной Европы включает в себя: уменьшение выступания и длины носовых костей, уменьшение высоты носа и орбиты, ослабление профилировки лица, увеличение ширины и сагиттальной длины верхней челюсти, а также высоты ее скулового отростка, увеличение высоты задней части носовой полости и хоан. Хотя сила связи краниометрических признаков лицевого отдела в азиатской и европейской частях рассматриваемой территории Евразии существенно отличается, в конкретных морфологических проявлениях этой связи есть много общего: в обоих случаях в северных популяциях по сравнению с южными уменьшается профилировка лица, увеличиваются поперечные и сагиттальные размеры верхней челюсти, увеличивается высота хоан и задней части носовой полости.

Связь размеров нижней челюсти с климатическими показателями в Европе остается высокой и устойчивой по сравнению с двумя другими отделами. Связь эта обусловливается противопоставлением выборок южных европеоидов, а также норвежцев, выборкам из Северо-Восточной Европы, у которых наблюдается общее увеличение размеров челюсти. Также в Северо-Восточной Европе наблюдается повышение связи климатических и краниометрических расстояний по признакам лицевого черепа и нижней челюсти (табл. 3). В случае лицевого черепа, анализ PLS противопоставляет карел и коми, обитателей самого холодного климата в регионе, русским, мордве, финнам-суоми и, особенно – украинцам. Для этого региона были получены достаточно высокие, хотя и, в силу малого числа выборок – недостоверные, корреляции средней температуры января с указателями долихоидности (0,61; $p=0,14$), гипсиоидности (-0,71; $p=0,09$) и степенью сферизации (-0,61; $p=0,14$) мозгового отдела. Увеличение сферичности черепа в более холодном климате укладывается в концепцию Билса (Beals et al., 1984), однако то, что оно происходит в первую очередь за счет увеличения высоты черепа, вступает в противоречие с представлениями об общем снижении его высоты в группах севера Евразии (Пестряков, Григорьева, 2011). Но полученный результат совпадает с наблюдениями Солодовникова и соавторов (2018), обнаруживших увеличение высоты свода черепа в алтайских группах бронзового века, обитавших в условиях более сурового климата. Уместно предположить, что в монголоидных и европеоидных группах округление и увеличение объема черепа может достигаться за счет различных морфогенетических механизмов. В целом, результаты климато-географических

сопоставлений для Северо-Восточной Европы нужно воспринимать с осторожностью, так как в этом регионе резко снижены расстояния между группами по климатическим признакам.

Нужно добавить, что во всех шести рассмотренных регионах наблюдалась невысокая и недостоверная, однако устойчивая отрицательная корреляция между указателем брахиоидности (Пестряков, 1995) и средней температурой января: от -0,19 в Европе и Средиземноморье до -0,44 в Азии. Это подтверждает представления о тенденции к брахикефализации или, по крайней мере, увеличению ширины черепа в группах из более холодного климата (Crognier, 1981; Beals et al., 1984).

4.2. Сопоставление взаимосвязи климата и формы черепа в средних широтах четырех континентов

Привлечение обширной краниометрической базы данных Ц. Ханихары (Hanihara, 1996, 2000; Hubbe et al., 2009), включающей измерения групп Восточной Азии и Северной Америки, а также данных по индейцам Южной Америки (Rothhammer, Silva, 1990), позволило провести сопоставление популяций трех континентов, заселенных представителями большой монголоидной расы. Анализ выборок индейцев Северной Америки показал, что экогеографические закономерности на этом континенте полностью повторяют таковые на территории Азии, только сила связи климата и морфологии существенно ослаблена. Индейцы Аляски и Британской Колумбии, обитающие в наиболее суровых климатических условиях, отличаются от индейцев других регионов увеличенными размерами орбит, большей высотой лица и носа, ослаблением горизонтальной профилировки лица и носовых костей. Сходные тенденции можно проследить и для южноамериканского континента. Аборигены Огненной Земли и Патагонии, обитатели сурового климата, демонстрируют хорошо выраженные морфологические отличия от индейцев субтропической зоны Южной Америки, связанные с изменчивостью климатических условий. Эти отличия аналогичны тем, что наблюдались для обитателей средних широт Азии и Северной Америки: в южных (т.е. более удаленных от экватора) группах увеличена ширина лица и глазницы, высота носа, а также длина неба, что сближает их с группами Северной Азии. Итак, на всех трех континентах, где представителям монголоидной расы приходилось адаптироваться к условиям холодного климата, у них происходили очень сходные морфологические изменения лицевого отдела черепа.

4.3. Морфология лицевого черепа верхнепалеолитических и мезолитических *H. sapiens* в контексте экогеографической изменчивости современных европеоидов

Для того чтобы рассмотреть вопрос о возможном влиянии климата на форму лицевого черепа людей современного вида в Европе эпохи верхнего палеолита и мезолита, были привлечены литературные данные (*Homo Sungirensis...*, 2000; Franciscus, 1995: Appendix 1, Appendix 7) по десяти взрослым мужским черепам этого периода.

Были составлены три выборки, отражающие тенденции экогеографической изменчивости современных европеоидов: южных европеоидов (абхазы, армяне, итальянцы), европеоидов Северо-Восточной Европы (латыши, мордва-эрзя, финны) и европеоидов Центральной и Западной Европы (норвежцы, французы, немцы и др.).

Согласно апостериорным вероятностям, полученным по результатам дискриминантного анализа, у всех древних черепов, за исключением Арене-Кандиде, вероятность принадлежности к выборке южных европеоидов минимальна, а к выборке европеоидов Северо-Восточной Европы – наиболее высока, особенно у индивидов Сунгирь 1, Пшедмости 3 и Grotte des Enfants 4 (Гримальди).

Хорошо известно, что находки верхнего палеолита и мезолита с территории Восточной Европы, да и не только, отличаются усиленной по европеоидным меркам уплощенностью лицевого скелета и большой его массивностью (Якимов, 1960; Бунак, 1959). Сходство изученных в данной работе черепов по определенным признакам и проявление у большинства из них черт, свойственных современным жителям Северо-Восточной Европы, более «экономно» объясняется адаптацией к сходным условиям среды, нежели генетическим родством между индивидами, которых разделяют тысячи лет и огромные пространства.

4.4. Строение внутренней носовой полости и верхнечелюстных синусов азиатских монголоидов по данным компьютерной томографии

Матрица краниометрических расстояний по 5 признакам носовой полости оказалась достаточно слабо скоррелирована с матрицей климатических расстояний по 7 показателям: $R=0,3$, $p=0,025$. При контроле по генетическим расстояниям, связь перестала быть достоверной: $R=0,26$, $p=0,07$. При использовании только двух климатических показателей, описывающих температурный режим, корреляция их с формой носовой полости выросла ($R=0,53$, $p=0,0009$) и перестала реагировать на «контроль филогении» ($R=0,54$, $p=0,0012$). Сходные результаты были получены и для объема носовой полости: $R=0,47$, $p=0,002$. Можно

заключить, что именно температура воздуха является наиболее значимым климатическим фактором на рассматриваемой территории. Степень взаимосвязи размеров носовой полости с климатом очень близка корреляциям, полученным на территории Азии для краниометрических признаков наружных структур лицевого черепа (табл. 3). Это неслучайно, так как многие наружные и внутренние измерения, как и следовало ожидать, связаны между собой. Объем носовой полости на индивидуальном уровне связан положительными корреляциями средней силы почти со всеми наружными размерами лицевого черепа, а на межгрупповом уровне – сильной корреляцией с геометрической средней этих размеров ($0,77$; $p = 0,002$). Таким образом, увеличение общих размеров лицевого черепа ведет и к увеличению размера внутренней носовой полости. Еще одно важное наблюдение – относительное увеличение площади поверхности носовой полости в тех группах северных монголоидов, в которых относительно невелик ее объем. Соотношение поверхность/объем у них выше, чем у представителей дальневосточной расы со сходными размерами полости. Это может означать, что значение имеет не столько объем полости как таковой, сколько площадь слизистой, способной обрабатывать поступающий воздух. Наконец, полученные данные показывают, что синусы верхней челюсти вряд ли играют большую самостоятельную роль в обогреве и увлажнении воздуха. Им свойственна очень высокая внутри- и межгрупповая изменчивость, которая во многом определяется изменчивостью соседних структур лицевого черепа.

5. Оценка возможности влияния диеты и системы жизнеобеспечения на форму черепа

5.1. Система жизнеобеспечения и морфология черепа

Проведенный анализ главных компонент позволил обобщить основные закономерности изменчивости признаков, описывающих системы жизнеобеспечения. Первая главная компонента (ГК) описывает 60,3% общей изменчивости и связана с противопоставлением земледельческих групп (нагрузка 0,83) группам охотников, собирателей и рыболовов. Вторая ГК (26,3% изменчивости) описывает увеличение доли скотоводства в хозяйственной жизни группы одновременно с сокращением роли земледелия. Собственные числа превышают 1 только у первых двух ГК, которые совместно описывают 86,6% общей изменчивости. Результаты простых и частных тестов Мантеля между матрицами краниометрических межгрупповых расстояний и расстояний по системе жизнеобеспечения представлены в таблице 4.

Таблица 4. Корреляции между матрицами краниометрических межгрупповых расстояний и расстояний по системе жизнеобеспечения

	Простой тест Мантеля	Частный тест Мантеля (климат)	Частный тест Мантеля (генетика)
Евразия			
Лицевой череп	0,49*	0,48**	0,36
Мозговой череп	0,49	0,49	0,39
Нижняя челюсть	0,42	0,11	0,29
Азия			
Лицевой череп	0,31	0,17	0,35
Мозговой череп	0,44	0,37	0,44
Нижняя челюсть	0,29	0,09	0,3
Северная Азия			
Лицевой череп	0,23	0,18	0,46
Мозговой череп	0,38	0,37	0,48
Нижняя челюсть	-0,29	0,09	-0,37
Европа			
Лицевой череп	0,1	-0,005	-0,19
Мозговой череп	0,04	-0,005	-0,03
Нижняя челюсть	0,33	0,15	-0,17
Европа и Средиземноморье			
Лицевой череп	0,02	-0,02	-0,17
Мозговой череп	-0,04	-0,1	-0,2
Северо-Восточная Европа			
Лицевой череп	0,03	0,13	-0,25
Мозговой череп	0,16	0,05	-0,28
Нижняя челюсть	0,37	-0,2	***

*Примечания. * – жирным шрифтом выделены коэффициенты, значимые на уровне $p < 0,05$. ** – для Евразии использовались два признака (средние температуры самого холодного и самого теплого месяцев), для остальных регионов – все восемь климатических показателей. *** – анализ не проводился в связи с малочисленностью выборки.*

Анализа признаков лицевого черепа показывает, что связь на территории всей Северной Евразии определяется спецификой групп североазиатской и арктической рас по сравнению со всеми остальными популяциями вне зависимости от расовой принадлежности. Отличия в первую очередь связаны с противопоставлением групп с присваивающими и производящими системами жизнеобеспечения. Весьма сходная картина наблюдается и при анализе признаков мозгового отдела, хотя противопоставление сибирских групп менее отчетливо. Поскольку корреляции остаются достоверными при контроле как климатических, так и генетических расстояний, нет оснований отрицать наличие морфологических отличий

земледельцев от охотников-собирателей вне зависимости от расовой принадлежности, но, как и в случае с влиянием климата, более продуктивным выглядит рассмотрение этих отличий на более низком таксономическом уровне.

На территории Азии только корреляция признаков мозгового отдела с расстояниями по системе жизнеобеспечения сохраняет достоверность при контроле по климату и генетике (табл. 4). Анализ PLS показывает, что основное значение имеют отличия земледельческих (китайцы и японцы) и скотоводческих групп, в наибольшей степени выраженные у бурят, монголов и якутов (рис. 5). Морфологическая специфика скотоводческих групп заключается в увеличении длины и, особенно, ширины мозгового черепа, некотором уменьшении его высоты, увеличении ширины основания черепа, относительном увеличении лобной кости по сравнению с теменной, а также резко выраженном усилении выступания затылочной кости. При рассмотрении отдельно Северной Азии, тенденции сохраняются: устойчивые связи с системой жизнеобеспечения демонстрирует только признаки мозгового отдела черепа. Особенностью скотоводов по сравнению с охотниками, собирателями и рыболовами в рамках северной ветви монголоидной расы является увеличение ширины черепа на всех уровнях: наибольшей, основания и лобной кости, а также усиление выступания затылка. Признаки лицевого отдела, на первый взгляд, не демонстрируют в Северной Азии связи с особенностями систем жизнеобеспечения, однако применение частного теста Мантеля с привлечением матрицы генетических расстояний приводит к резкому усилению этой связи и достижению ей уровня статистической достоверности. Анализ PLS показывают, что и в данном случае также группы таежных охотников-собирателей и рыболовов противопоставляются скотоводческим популяциям. Морфологическая суть отличий очень проста: у скотоводов увеличиваются практически все размеры лицевого черепа.

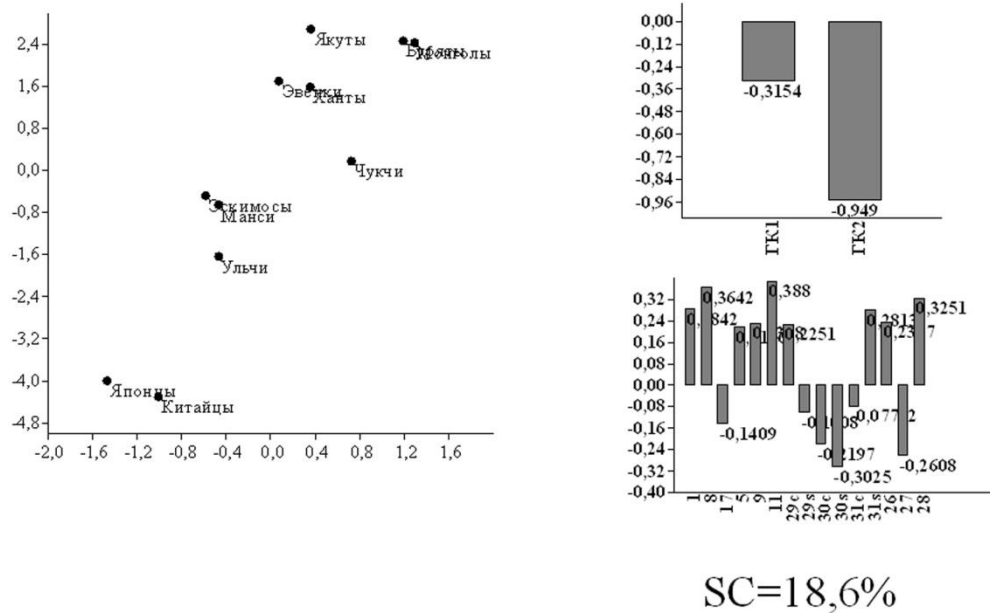


Рисунок 5. Связь краниометрических признаков мозгового отдела черепа и системы жизнеобеспечения на территории Азии по результатам анализа частных наименьших квадратов (PLS)

Во всех рассмотренных регионах Западной Евразии взаимосвязь краниометрических межгрупповых расстояний и расстояний по системе жизнеобеспечения полностью отсутствует (табл. 4).

5.2. Возможности использования метода конечных элементов (finite-element analysis, FEA) для изучения влияния диеты на форму черепа

Прежде всего, следует отметить, что пространственное распределение жевательных нагрузок, да и их общая интенсивность, оказались весьма сходным во всех шести моделях, что подтверждает представления о сходстве биомеханических особенностей лицевого черепа в разных популяциях современного человека (Ledogar et al., 2017). Визуально создается впечатление, что в целом степень деформации под воздействием жевательной нагрузки была несколько меньше в моделях более крупных и массивных черепов, во всяком случае, при укусе моляром. Объективно это наблюдение подтверждается результатами компонентного анализа, в котором были сопоставлены трехмерные конфигурации краниометрических точек на исследуемых моделях до и после нагрузки на первый моляр. Его результаты показывают, что более грацильные черепа деформируются при жевательном усилии сильнее. Но необходимо подчеркнуть, что в целом степень деформации крайне мала как у тех, так и у других.

Сопоставление силы сокращения мышц и силы укуса показывает, что грацильные черепа можно считать несколько более «эффективными» с биомеханической точки зрения: у них бóльший процент усилия, прилагаемого жевательными мышцами (в среднем на 20%), трансформируется непосредственно в силу укуса зубов. Возникает определенное противоречие: черепа, более эффективные с точки зрения создания большой силы укуса, обладают меньшими возможностями распределять возникающие при сильном укусе нагрузки.

6. Изучение внутригрупповой изменчивости формы черепа

6.1. Влияние численности выборок на результаты межгрупповых сопоставлений в краниологии

Рассмотрение изменчивости расстояний Махаланобиса случайных выборок разной численности из серий Козино и Новая Пырма от сравнительных серий показывают, что морфологические отличия выборки от представителей другой расы, или группы заведомо смешанного происхождения, хорошо проявляются и при самой малой численности выборок («макродиаκριтичность»). В то же время, расстояние от морфологически сходных групп может сильно варьировать, вследствие выборочного эффекта, даже при большой, по меркам краниометрии, численности серии. Будет ли проясняться картина межгрупповых соотношений при увеличении численности выборки, во многом зависит от степени однородности изучаемой группы: ответ на вопрос будет положительным в том случае, если эта группа достаточно гомогенна. Степень однородности выборки, согласно полученным результатам, мало зависит от ее численности. При анализе разнородной популяции, увеличение численности выборки не будет давать ожидаемого эффекта повышения надежности результатов межгруппового анализа, которые по-прежнему будут заключать в себе большую долю случайности. Приведем в качестве примера коэффициенты вариации расстояний Махаланобиса случайных выборок из серий Козина и Пырмы с выборками поволжских немцев (рис. 6а), карел (рис. 6б) и русских Себежа (рис. 6в). Коэффициенты вариации для серии из Новой Пырмы во всех случаях существенно ниже, чем для Козино, и равномерно сокращаются при увеличении численности выборки. Внесение поправки на общую бóльшую численность серии из Козина принципиально не меняет результаты (рис. 6г).

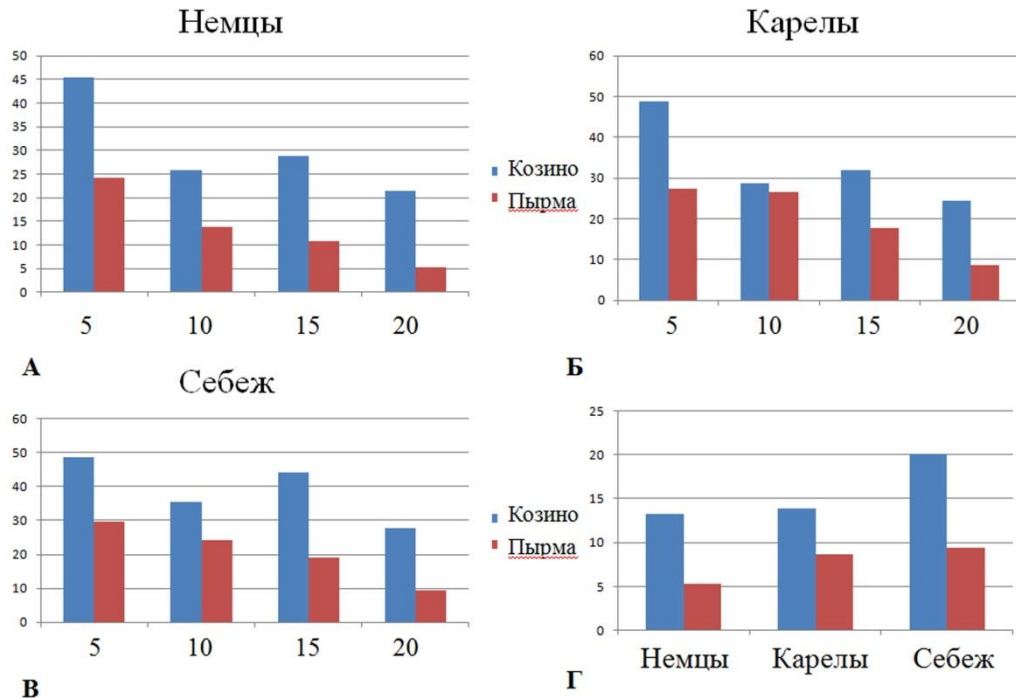


Рисунок 6. Коэффициенты вариации расстояний Махаланобиса серий из Козина и Новой Пырмы от сравнительных групп при использовании случайных выборок разной численности

Информативность анализа стандартных отклонений отдельных признаков подвергалась весьма жесткой критике еще в первой половине XX столетия. В данной диссертации были проведены расчеты, показывающие, что стандартные отклонения краниометрических признаков довольно мало чувствительны к пополнению состава выборки даже индивидами другой большой расы (сравн. Ярхо, 1947: 127; Дебец, 1948:24).

6.2. Мировые главные компоненты изменчивости лицевого черепа

Метод мировых главных компонент (Evtcev, Dvurechensky, 2017; <https://sites.google.com/site/worldpca/home>) является развитием идей В.Е. Дерябина о создании объективного количественного метода оценки индивидуальных особенностей телосложения (в нашем случае – формы лицевого черепа) с помощью факторного анализа (Дерябин, 1976, 1986, 1993, 2008). В данной работе, в компонентном анализе были использованы представители различных рас и популяций, что является весьма распространенным в мировой антропологии подходом, применявшимся многими известными краниологами (Заллер, 1964, Бахолдина, 2007; Howells, 1974; Harvati, 2003; Roseman, Weaver, 2004). Заданное таким образом морфопространство, с одной стороны, отражает весь имеющийся

размах внутривидовой изменчивости, с другой – остается постоянным и неизменным при анализе новых выборок, создает своего рода «фон» для их сопоставления.

Первая мировая главная компонента (ГК) вполне определенно представляет собой европеоидно-монголоидный «вектор». На одном ее полюсе располагаются, например, такие группы, как норвежцы и ливанские друзы, на другом – массивные северно-азиатские выборки (рис. 7). Можно обратить внимание на то, что степень пересечения монголоидного и европеоидного массивов в целом минимальна, хотя никаких специальных статистических приемов для их разделения не применялось. Основной морфологический смысл ГК2 – уменьшение ширины и выступления носовых костей, ширины переносья, в меньшей степени – зигоорбитальной ширины и ширины носа, сопровождающееся некоторым уменьшением выступления носа и общей грацилизацией лицевого скелета. Эта компонента сильно варьирует как в монголоидных, так и в европеоидных группах, но минимальные ее значения встречаются почти исключительно в европеоидных сериях, а максимальные – в монголоидных. В сумме первые две ГК описывают 48,4% общей изменчивости.

Третья и четвертая главные компоненты описывают суммарно значительно меньшую долю изменчивости, чем первые две ГК – около 19%. ГК3 описывает одновременное увеличение высоты глазницы, выступления носовых костей и горизонтальной профилировки, а также увеличение высоты лица. Четвертая ГК в первую очередь связана с увеличением высоты скулового отростка верхней челюсти («высота щеки») и зигомаксиллярной высоты, а также уменьшением симотической и зигоорбитальной ширины, ширины неба, ширины носа и высоты орбиты. На графике этих двух компонент отчетливо проявляется своеобразие негроидных серий: обе ГК имеют в них минимальные значения, распределение их на графике очень компактно. Интересно распределение групп других рас по отношению к негроидам. Некоторые монголоидные (буряты, якуты) и большая часть европеоидных групп совершенно не пересекаются на графике с выборкой африканцев, тогда как другие пересекаются с ней существенно. Набор этих групп интересен, это: малайцы и яванцы, эвенки, саамы, в меньшей степени – финны и латгалы. Другой особенностью третьей и четвертой ГК является достаточно ясное противопоставление по их комбинации южных (область больших значений ГК3 и малых значений ГК4) и северо-восточных (противоположное сочетание) групп европеоидов. «Классические» южные европеоиды – армяне, турки, друзы – формируют на графике компактный кластер.

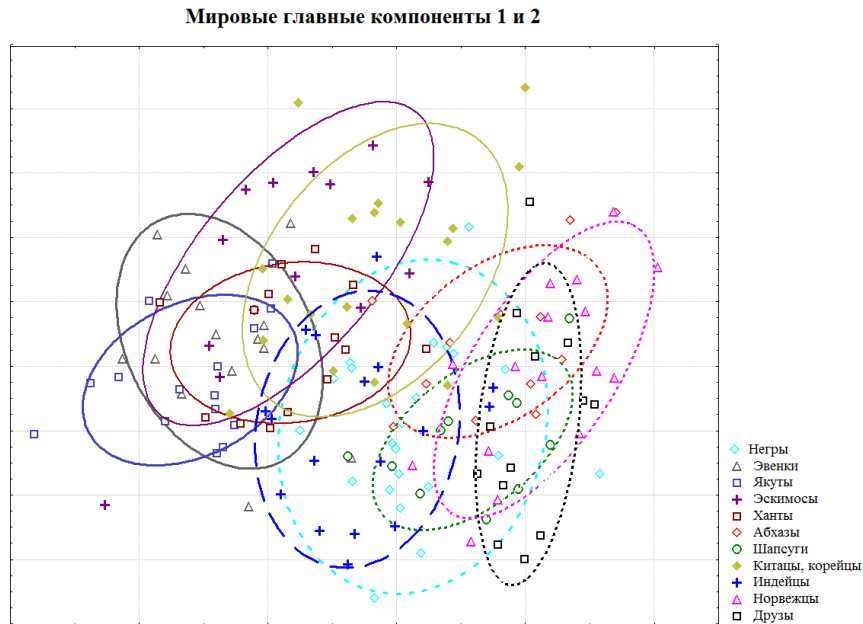


Рисунок 7. Распределение выборок в пространстве первой и второй мировых главных компонент

6.3. Применение метода мировых главных компонент для анализа внутригрупповой изменчивости и сопоставления ее в разных выборках

Основным методическим приемом, применявшимся в данном разделе диссертации, был подсчет средних попарных евклидовых расстояний (СПЕР) между индивидами на основе значений ГК1 и ГК2. На рисунке 8 приведено индивидуальное распределение СПЕР (т.е. среднее расстояние каждого индивида от других индивидов выборки) в серии коми-зырян.

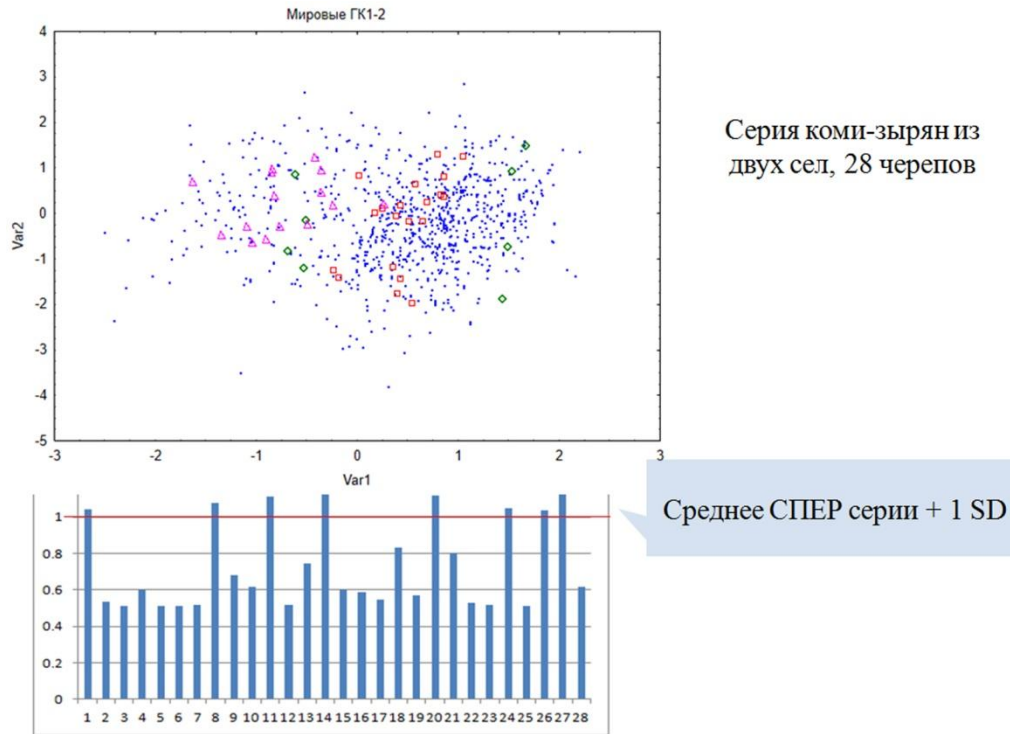


Рисунок 8. Внутригрупповая изменчивость лицевого черепа в серии коми-зырян

В этой выборке сразу у 8 индивидов СПЕР превышает пороговое значение (обозначены зелеными ромбами). На графике видно, что эти индивиды отделены от основного распределения выборки (красные квадраты) значительным хиатусом. Половина из них демонстрирует резкое усиление европеоидных черт (большие значения ГК1), тогда как другая половина – напротив, вполне отчетливые монголоидные черты, и попадает в центральную часть распределения хантыйской выборки (обозначена розовыми треугольниками). Таким образом, используя предлагаемый метод, можно объективно оценить наличие «выбросов» – индивидов, которые явно выбиваются из общей морфологической изменчивости выборки. Далее, рассматривая положение таких индивидов в пространстве мировых ГК, можно определить, с чем именно связано это своеобразие и к каким другим выборкам «тяготеют» данные индивиды. Этот прием наиболее подходит для выявления смешения на уровне больших рас.

В целом, можно объективно оценить общую морфологическую изменчивость выборки (по всем или по определенным ГК) и определить ряд важных особенностей этой изменчивости, кроме ее общего размаха: находится ли разброс точек выборки (независимо, велик он или мал) в рамках одной расы, или на границе распределения двух рас; равномерно ли распределение, или существует тенденция к формированию кластеров (рис. 9). Наличие

кластеров также можно не только определять «на глаз», но и тестировать статистически, определяя, достоверно ли расстояния между индивидами кластера с другими индивидами выборки отличаются от расстояния между всеми индивидами выборки.

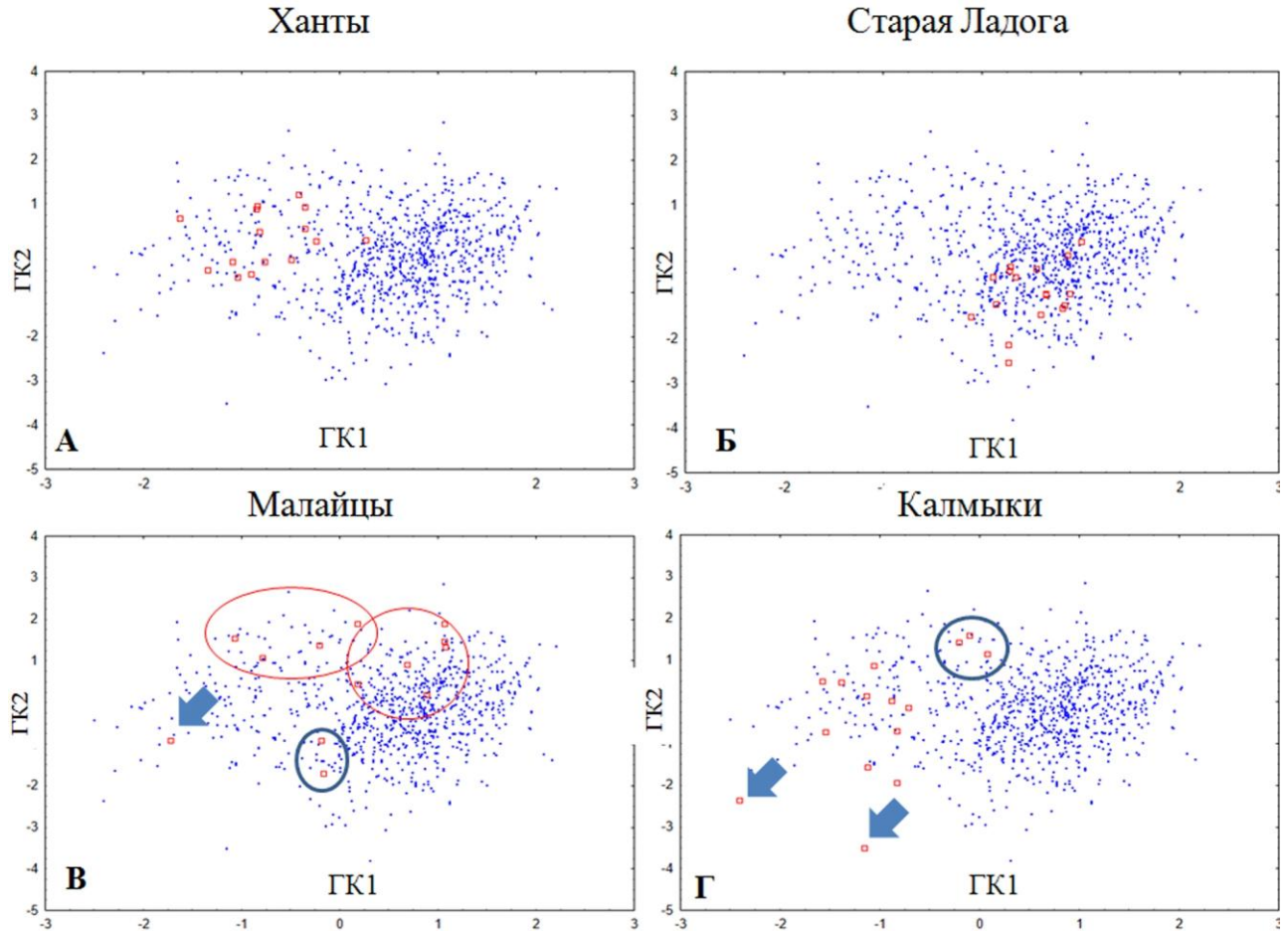


Рисунок 9. Разброс индивидов серий с большими (малайцы и калмыки) и малыми (ханты, русские Старой Ладogi) внутригрупповыми СПЕР в пространстве первых двух мировых ГК

Так, в выборке малайцев можно выделить три кластера индивидов, расстояние которых от других индивидов выборки достоверно выше, чем всех черепов серии между собой. Эти три кластера соотносятся с экваториальным, монголоидным и «смягченным» европеоидным антропологическим вариантами. Благодаря примененной методике, указанные варианты в составе малайцев удалось выделить объективно и оценить их пропорцию в общей выборке.

Согласно теории стабилизирующего отбора, усиленное давление среды, требующее поддержания уровня адаптированности, должно приводить к сокращению морфологической

изменчивости в популяции. Для того чтобы проверить, насколько данное правило применимо к изученным нами группам, были сопоставлены внутригрупповые СПЕР в выборках из средних и высоких широт с группами теплой зоны умеренного климата, субтропиков и тропиков (рис. 10). Средняя СПЕР в первой группе выборок составила 1,16, во второй – 1,37. Можно видеть, что большинство популяций из зоны холодного климата, вне зависимости от их расовой принадлежности (синие квадраты), распределяются в области малых значений внутригруппового СПЕР.

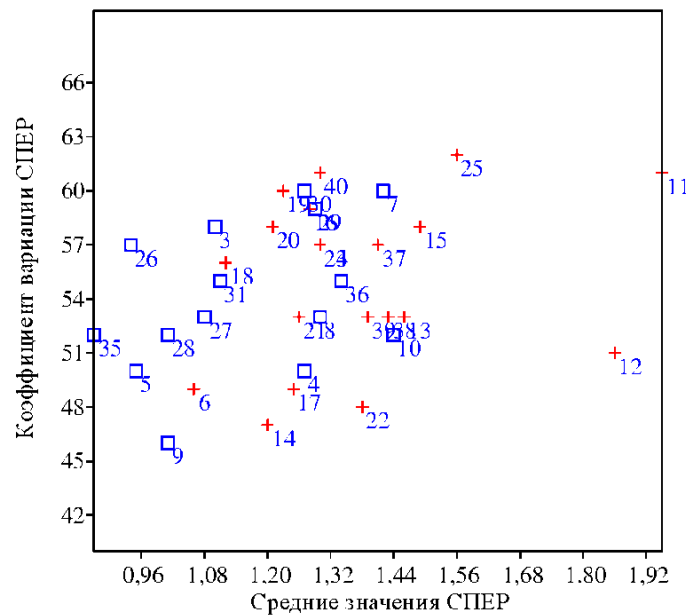


Рисунок 10. Внутригрупповые СПЕР в группах из средних и высоких широт по сравнению с популяциями более теплых регионов

6.4. Сопоставление межгрупповых краниометрических дистанций на основе СПЕР и расстояний Махаланобиса

Используя СПЕР между индивидами разных выборок можно получить дополнительную меру расстояния между сериями. Этот метод межгруппового сопоставления является не альтернативой, а, скорее, дополнением другим методам. Если расстояние Махаланобиса в большей мере отражает дистанцию между центроидами групп, а при сходстве этого расстояния распределения выборок могут отличаться весьма сильно, то межгрупповое СПЕР больше отражает соотношение этих распределений. При полном сходстве или отличии серий, когда близки или удалены не только центроиды, но и распределения, расстояния Махаланобиса и СПЕР очень сходны. Однако специфика выборок

с очень высокой изменчивостью проявляется лишь при использовании СПЕР.

В то же время, расстояние Махаланобиса показывает, что распределение этих выборок, как бы обширно оно не было, лежит не в стороне от разброса других серий, а включает их. Представляется, что использование расстояний Махаланобиса и СПЕР (внутригрупповых и межгрупповых) может весьма удачно дополнять друг друга, описывая разные аспекты изменчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При всей популярности исследований адаптивных изменений черепа и других теоретических аспектов его вариабельности, подавляющее большинство краниометрических работ имеет основной целью установление генетических связей между исследуемыми популяциями, как правило, на региональном уровне. Однако генетическое родство, единство происхождения – лишь один из факторов, предопределяющих морфологическое сходство краниологических выборок. Вполне вероятно, что фактор этот хоть и не единственный, но наиболее мощный, однако это справедливо, в первую очередь, для высоких таксономических уровней, тогда как по мере снижения этого уровня роль других факторов становится все более значимой и все менее предсказуемой. Последние весьма многочисленны: адаптация к климатическим и геохимическим условиям, особенностям хозяйственного уклада и диеты, воздействие различных социальных факторов. Чрезвычайно важную роль у человека, по сравнению с другими видами млекопитающих, играет внутригрупповая изменчивость, а, следовательно, повышенное значение в краниометрических исследованиях приобретает выборочный эффект. Все эти факторы могут рассматриваться как интересный и неисчерпаемый объект для изучения, а могут – как «помеха» при установлении родства групп.

Результаты данной работы показывают, что для изучения популяционной истории групп по краниометрическим данным наиболее пригодны признаки средней части лицевого отдела черепа. Их связь с генетическими расстояниями наиболее велика и устойчива. Несомненно, в некоторых случаях форма мозгового отдела может быть важна, особенно при дифференциации близких, морфологически сходных групп. Можно порекомендовать проводить анализы отдельно признаков мозгового и лицевого отделов, и затем сопоставлять их результаты. При расхождении результатов, приоритет следует отдавать лицевому отделу. Неожиданно сильные связи с генетическими расстояниями демонстрирует и форма нижней

челюсти, однако только на высоком таксономическом уровне.

С учетом роста возможностей привлечения данных генетики, принцип таксономической неравноценности признаков может применяться в новой форме, основанной не на их группоразграничительных возможностях (которые не обязательно имеют генетическую основу), а на связях с генетическими расстояниями. В данной работе было показано, что подобный отбор признаков существенно повышает связи краниометрических межгрупповых расстояний с генетическими. В полном соответствии с принципом таксономической неравноценности, набор «ценных» признаков неодинаков для разных рас и регионов. Из разных систем генетических маркеров, наиболее сходны по механизму наследования с морфологией черепа аутосомные SNP. Они же демонстрируют наибольшие связи с краниометрическими межгрупповыми расстояниями. Можно порекомендовать использование именно этой системы маркеров в сопоставлениях морфологии и генетики, несмотря на то, что подробность изученности популяций по аутосомным SNP существенно уступает таковой по однородительским маркерам. Большой интерес представляет одновременное использование разных систем генетических маркеров и их сопоставление.

Хорошо известно, что корреляция краниометрических расстояний с генетическими тем выше, чем больше сами эти расстояния для того или иного набора групп. Следовательно, картина межгрупповых соотношений при больших расстояниях устанавливается точнее, чем при малых. Поэтому на практике можно «увеличивать» краниометрические расстояния между сопоставляемыми выборками путем последовательного уменьшения масштаба сопоставления. То есть, определив, какие из сравнительных выборок резко отличаются от изучаемой серии, можно исключить их из анализа и провести его повторно. Среднее межгрупповое расстояние в наборе оставшихся выборок, тем самым, относительно увеличится, и их взаимоотношения можно будет установить точнее.

Изучение взаимосвязи межгрупповых расстояний по метрическим и неметрическим признакам черепа между собой и с генетическими расстояниями показало, что два типа морфологических расстояний слабо связаны между собой, однако краниометрическая изменчивость связана с генетикой сильнее. Это особенно относится к признакам лицевого отдела черепа. Использованный набор неметрических признаков гораздо более связан с генетическими расстояниями при рассмотрении групп монголоидной расы. Использование комбинированных матриц, в которых суммированы межгрупповые расстояния по метрическим и неметрическим признакам («суперматрицы») показало свою потенциальную

эффективность, но также только для монголоидных групп.

Представляется, что метод поиска таксономически ценных признаков, примененный в данной работе к краниометрическим данным, может с не меньшим успехом быть использован для отбора значимых дискретно варьирующих признаков.

Географические расстояния между исследованными популяциями демонстрируют достаточно высокие корреляции с генетическими расстояниями, однако коэффициенты эти не настолько велики, чтобы использовать первые в качестве замены вторых, особенно на низком таксономическом уровне. Географические расстояния одновременно отражают и генетическую, и адаптивную компоненты изменчивости, разделить которые чрезвычайно сложно.

Обобщая опыт многочисленных исследований связи морфологии черепа и климата (шире – средовых факторов), можно сформулировать некоторые несложные правила, соблюдение которых делает поиски такой связи продуктивными. Изучать адаптацию следует в рамках группы популяций сходного происхождения, по крайней мере – одной большой расы. Эта группа популяций должна быть расселена на границе двух (но не более) климатических зон, отличающихся настолько существенно, чтобы стимулировать адаптивные изменения. Данные антропоэкологических исследований живого населения показывают, что связь морфофизиологических признаков с климатом проявляется почти исключительно при экстремальных условиях последнего. Нужно, однако, учитывать, что понятие «экстремальности» будет отличаться для разных популяций в зависимости от их исходной адаптированности: например, условия Северо-Восточной Европы экстремальны для переселенцев из Африки, но не для выходцев из Центральной Европы. Необходимо контролировать возможность одновременного воздействия нескольких мощных, но не связанных климатических факторов. Обязательно нужно принимать во внимание популяционную историю сравниваемых групп, желательно с помощью формального контроля по генетическим расстояниям. Морфологию черепа следует описывать достаточно подробно и комплексно, так как адаптивные изменения редко проявляются в отдельных изолированных признаках.

Результаты данной работы показывают, что адаптация представителей монголоидной и европеоидной больших рас к условиям холодного климата имеет не одинаковые морфологические проявления. Это связано с отличием уровня холодового стресса в Северной Европе и Северной Азии, и, безусловно, с отличиями общего строения черепа, на основе которого формируется комплекс адаптивных морфологических особенностей. Тем не менее,

в северных группах обеих рас проявляются сходные черты строения лицевого скелета, которые соответствуют физиологически обоснованным представлениям о форме верхних дыхательных путей наиболее способствующей обработке наружного воздуха. Также общей чертой североазиатских популяций и групп Северо-Восточной Европы является заметное сокращение внутригрупповой морфологической изменчивости лицевого черепа, что согласуется с представлениями о воздействии стабилизирующего отбора в случаях повышенного давления среды.

Сама сила связи морфологии и климата значительно выше на территории Северной Азии, нежели Северо-Восточной Европы, однако это связано не со спецификой монголоидной расы, а именно со степенью суровости климата. На территории Северной Америки (исключая область расселения эскимосов) связь морфологии с климатом той же силы, что и на территории Европы, что отражает относительную мягкость климатических условий на обоих континентах. Однако в Северной и Восточной Азии климат является очень значимым фактором краниометрической изменчивости, и внесение поправки на среднюю температуру января существенно меняет результаты межгруппового сопоставления, а также усиливает связь краниометрических и генетических расстояний. Этого не наблюдается для современных популяций Европы, но вполне вероятно, что климат мог быть гораздо более важным фактором краниометрической дифференциации европеоидов в тех случаях, когда представители этой расы оказывались в условиях, сходных с североазиатскими: очень низких зимних температур и низкой плотности населения. С такими условиями столкнулись популяции неолита, бронзового и железного века, осваивавшие пространства евразийских степей и лесов, а также русское население Сибири и Урала. Представляется, что изучение морфологии черепа этих групп с экогеографической точки зрения может оказаться чрезвычайно информативным.

Неожиданным результатом данной работы стала высокая корреляция признаков нижней челюсти с климатическими показателями, проявляющаяся при рассмотрении различных таксономических уровней. По нашим данным, сходные экогеографические закономерности наблюдаются в рамках обеих больших рас, что подтверждает их неслучайность. В обоих случаях северные популяции отличаются большими размерами и массивностью нижней челюсти. Вполне вероятно, что здесь проявляется не адаптивная изменчивость челюсти как таковой, а скорее ее связь с изменениями общей формы скелета в северных популяциях. Так или иначе, полученные результаты свидетельствуют о большой «чувствительности» формы и размеров нижней челюсти к средовым факторам, изучение

которой может быть весьма продуктивным.

Результаты данной работы не позволяют судить об отличиях групп, практикующих присваивающее и производящее хозяйство в Северной Евразии в целом, так как охотники, собиратели и рыболовы представлены исключительно сибирскими монголоидными группами, и нет возможности отделить влияние системы жизнеобеспечения от общего антропологического своеобразие этих групп. Однако на территории Азии удалось установить связь системы жизнеобеспечения и формы черепа, которая проявляется в первую очередь в своеобразии скотоводческих групп (монголов, бурят и якутов), которые противопоставляются как земледельческому населению, так и другим сибирским группам. Своеобразие центральноазиатского варианта, таким образом, может быть связано не только с климатической адаптацией, но и с особенностями диеты или образа жизни. Влияние на особенности строения черепа скотоводческой системы жизнеобеспечения, в отличие от охотничье-собирательского, до сих пор было очень мало исследовано. Полученные результаты показывают, что этот фактор может быть достаточно мощным, и должен учитываться при изучении скотоводческих групп прошлого, в частности евразийских кочевников бронзового и железного веков. Анализ литературных данных показывает, что будущее исследований связей диеты и формы черепа – за использованием объективных методов оценки особенностей питания и жевательной нагрузки индивида по морфологическим, гистологическим и биохимическим маркерам скелета.

Повышенная внутригрупповая изменчивость формы черепа современного человека означает, что выборочный эффект оказывает особенно большое влияние на результаты межгрупповых сопоставлений. Надежность этих результатов зависит не только от численности, но и от уровня внутригрупповой изменчивости сравниваемых выборок. В том случае, если выборка неоднородна, даже при сравнительно большой численности сходство или отличие ее от других серий, особенно морфологически близких, будет в значительной мере определяться случайными факторами. Степень неоднородности выборки должна учитываться при интерпретации результатов межгруппового анализа: для однородной выборки можно рассматривать детальное сходство с конкретными группами (учитывая также численность и однородность самих этих групп), для неоднородной – лучше ограничиться перечислением достаточно широкого круга серий, с которыми она имеет сходство. Но объективно определить степень неоднородности выборки существующими методами оказывается довольно сложно. Другая сторона проблемы заключается в том, что при

близости центроидов двух выборок в них может наблюдаться большое отличие разбросов индивидуальных значений. Однако способы анализа внутригрупповой изменчивости, позволяющие установить подобные отличия, практически не разработаны. То же самое можно сказать про методы выявления «механической» примеси в выборках, то есть наличия в них индивидов другой расы, или вообще резко отличающихся морфологически.

В диссертации описывается метод анализа мировых главных компонент, позволяющий объективно выявить и подтвердить статистически наличие индивидов, явно выбивающихся из общей морфологической изменчивости выборки, оценить общий уровень внутригрупповой изменчивости и определить ряд важных особенностей этой изменчивости: общий размах, равномерность или наличие кластеров. Объективность выделения кластеров может быть протестирована статистически. Также возможно установить, находится ли разброс точек выборки, независимо от его размаха, в рамках одной большой расы, или на границе распределения двух рас.

В частности, метод дает возможность объективно выявить монголоидную или экваториальную примесь в европеоидных выборках (как и противоположную ситуацию), и оценить объем этой примеси. Метод также чувствителен к отличиям «классических» южных европеоидов и групп Северо-Восточной Европы.

Наконец, используя среднее попарное евклидово расстояние между индивидами разных выборок в пространстве мировых главных компонент, можно получить дополнительную меру межгрупповых краниометрических дистанций, которая, по сравнению с другими методами получения таких расстояний, больше отражает соотношение разброса индивидуальных наблюдений в выборках.

Результаты данной работы показывают, что при проведении межгрупповых сопоставлений по краниометрическим данным и интерпретации их результатов следует учитывать все разнообразие факторов морфологической изменчивости черепа человека. Помимо факторов, рассмотренных выше, существует и ряд других, воздействие которых на краниометрическую дифференциацию популяций может быть не менее значимым. Подробное изучение всех этих факторов и разработка методов учета их влияния на форму черепа будут способствовать достижению главной цели большинства краниометрических исследований: установлению точной картины генетических связей изучаемых групп.

ВЫВОДЫ

1. Уровень взаимосвязи краниометрических межгрупповых расстояний с генетическими расстояниями на территории Северной Евразии не является константой, а варьирует в зависимости от рассматриваемой системы генетических маркеров, изучаемого отдела черепа (мозгового, лицевого или нижней челюсти), и неодинаков на разных таксономических уровнях и в разных регионах. Наиболее высокий уровень связи устойчиво наблюдается между признаками лицевого отдела, с одной стороны, и аутосомными маркерами – с другой.

2. Уровень связи межгрупповых расстояний по отдельным краниометрическим признакам с генетическими расстояниями сильно варьирует: в каждом из рассмотренных регионов выделяется свой набор наиболее «таксономически ценных» признаков, использование которых повышает корреляции морфологических и генетических межгрупповых расстояний.

3. Корреляции географических и краниометрических расстояний между исследованными популяциями несколько снижены по сравнению с корреляциями генетических (аутосомных) и краниометрических расстояний. Географические расстояния демонстрируют сравнительно высокие корреляции с генетическими расстояниями, однако не настолько тесные, чтобы использовать первые в качестве замены вторых. Межгрупповые расстояния по метрическим и неметрическим признакам черепа слабо связаны между собой, однако связь метрических признаков с генетическими расстояниями выше.

4. Специфика и уровень взаимосвязи формы черепа с набором климатических факторов отличается в монголоидных и европеоидных популяциях Северной Евразии. Однако во всех монголоидных группах, населяющих высокие широты (Северную Азию, юг Южной и север Северной Америки) взаимосвязь формы лицевого черепа с температурой воздуха проявляется одинаково, или очень сходно: увеличивается высота лица, глазницы и носа, в меньшей степени увеличивается ширина лица и ослабевает горизонтальная профилировка. В наибольшей мере климатический фактор оказывает влияние на форму черепа популяций, населяющих экстремальные (в масштабах континента) климатические зоны, небольших по численности и репродуктивно изолированных.

5. Особенности диеты и системы жизнеобеспечения нельзя отнести к числу наиболее важных факторов изменчивости черепа на территории Северной Евразии, однако определенное влияние они могут оказывать. В частности, наблюдается специфика групп,

практикующих преимущественно скотоводческий образ жизни. Метод анализа конечных элементов (finite-element analysis) позволяет оценивать распределение жевательных нагрузок и преобразование усилия жевательных мышц в силу укуса, и эффективен для сопоставления популяций с разными системами жизнеобеспечения.

6. Степень сходства или отличия морфологически неоднородной выборки от других серий в значительной мере определяется случайными факторами. Следовательно, если для однородной выборки можно рассматривать детальное сходство с конкретными группами, то для неоднородной правильнее будет ограничиться перечислением достаточно широкого круга близких серий. Степень однородности выборок может объективно оцениваться методом мировых главных компонент, позволяющим определить ряд важных особенностей внутригрупповой изменчивости: общий размах, равномерность или наличие кластеров, наличие резко морфологически выделяющихся индивидов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Основные положения диссертации изложены в **26** публикациях, **20** из которых индексируются в международных базах: Scopus, Web of Science, RSCI. Общий объем – 300 страниц, на долю автора приходится 145,6 страниц.

1. **Евтеев А.А., Староверов Н.Е., Волков В.А., Выскубов С.П., Потрахов Н.Н. 2020.** Материалы к краниологии германоязычного населения Среднего Поволжья, юго-западной Германии и восточной Австрии. Вестник Московского университета. Серия. XXIII: Антропология. 3: 90-104. DOI: 10.32521/2074-8132.2020.3.090-104 (RSCI, РИНЦ, IF 0,500) (доля автора 0,2).
2. **Satanin L, Teterin I, Evteev A, Sakharov A, Kölby L, Lemeneva N, Roginsky V. 2019.** Introduction of spring-assisted cranioplasty for scaphocephaly in Russia: first cases evaluated using detailed craniometry and principal component analysis. Journal of plastic surgery and hand surgery. 53:173–179. DOI: 10.1080/2000656X.2019.1571501 (Web of Science, IF 1,235; Scopus, SJR 0,506) (доля автора 0,14).
3. **Evteev AA, Grosheva AN. 2019.** Nasal cavity and maxillary sinuses form variation among modern humans of Asian descent. Am J Phys Anthropol. 169:513-525. DOI: 10.1002/ajpa.23841 (Web of Science, IF 2,414; Scopus, SJR 1,11) (доля автора 0,5).
4. **Stansfield E, Evteev A, O'Higgins P. 2018.** Can diet be inferred from the biomechanical

- response to simulated biting in modern and pre-historic human mandibles? *Journal of Archaeological Science: Reports*. 22:433-443. DOI: 10.1016/j.jasrep.2018.07.019 (Web of Science, IF 2,787; Scopus, SJR 1,2931) (доля автора 0,34).
5. **Evteev A, Heuzé Y. 2018.** Impact of sampling strategies and reconstruction protocols in nasal airflow simulations in fossil hominins. *Proc Natn Acad Sci USA*. 115:E4737-E4738. DOI: 10.1073/pnas.1804197115 (Web of Science, IF 9,412; Scopus, SJR 5,165) (доля автора 0,5).
 6. **Evteev A, Anikin A, Satanin L. 2018.** Midfacial growth patterns in males from newborn to 5 years old based on computed tomography. *Am J Hum Biol*. 30:e23132. DOI: 10.1002/ajhb.23132 (Web of Science, IF 1,558; Scopus, SJR 0,565) (доля автора 0,34).
 7. **Nanova O, Prôa M, Fitton L, Evteev A, O'Higgins P. 2017.** Comparison of cranial performance between mainland and two island subspecies of the arctic fox *vulpes lagopus* (carnivora: Canidae) during simulated biting. *Biological Journal of the Linnean Society*. 121:923–935. DOI: 10.1093/biolinnean/blx029 (Web of Science, IF 1,1; Scopus, SJR 1,149) (доля автора 0,2).
 8. **Evteev A, Dvurechensky O. 2017.** Intra-Group Variation of the Facial Skeleton in 16th–19th Century Rural Russian Populations in the Worldwide Context: A Principal Component Analysis. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. 45:143-151. DOI: 10.17746/1563-0102.2017.45.4.143-151 (Scopus, SJR 0,593) (доля автора 0,5).
 9. **Evteev AA, Movsesian AA, Grosheva AN. 2017.** The association between mid-facial morphology and climate in Northeast Europe differs from that in North Asia: Implications for understanding the morphology of Late Pleistocene *Homo sapiens*. *J of Hum Evol*. 107:36–48. DOI: 10.1016/j.jhevol.2017.02.008 (Web of Science, IF 3,155; Scopus, SJR 1,771) (доля автора 0,34).
 10. **Сахаров А.В., Рогинский В.В., Капитанов Д.Н., Иванов А.Л., Шелеско Е.В., Горельишев С.К., Евтеев А.А., Леменева Н.В., Зинкевич Д.Н., Кочкин Ю.А., Озерова В.И., Сатанин Л.А. 2017.** Современные методы диагностики и лечения детей с врожденными базальными черепно-мозговыми грыжами. *Вопросы нейрохирургии имени Н.Н.Бурденко*. 81:30–38. DOI: 10.17116/neiro201781330-38 (Scopus, SJR 0,192; РИНЦ, IF 0,75) (доля автора 0,083).

11. **Evteev AA, Movsesian AA. 2016.** Testing the association between human mid-facial morphology and climate using autosomal, mitochondrial, Y chromosomal polymorphisms and cranial non-metrics. *Am J Phys Anthropol.* 159:517–522. DOI: 10.1002/ajpa.22894 (Web of Science, IF 2,414; Scopus, SJR 1,11) (доля автора 0,5).
12. **Евтеев А.А., Куфтерин В.В., Кубанкин Д.А., Четвериков С.И. 2016.** Палеоантропологические материалы из Болдыревского грунтового могильника (г. Саратов). *Вестник Московского университета. Серия. XXIII: Антропология.* 1: 4–19. (RSCI, РИНЦ, IF 0,500) (доля автора 0,25).
13. **Евтеев А.А., Олейников О.М. 2015.** Археологические и палеоантропологические исследования на Даньславской улице в Великом Новгороде. *Российская археология.* 1:136–152. (Scopus, SJR 0,14; РИНЦ I, IF 0,417) (доля автора 0,5).
14. **Evteev A, Cardini AL, Morozova I, O'Higgins P. 2014.** Extreme climate, rather than population history, explains mid-facial morphology of Northern Asians. *Am J Phys Anthropol.* 153: 449–462. DOI: 10.1002/ajpa.22444 (Web of Science, IF 2,414; Scopus, SJR 1,11) (доля автора 0,25).
15. **Schmidt RW, Evteev AA. 2014.** Iron Age nomads of southern Siberia in craniofacial perspective. *Anthropological Science.* 122:137–148. DOI: 10.1537/ase.140724 (Web of Science, IF 0,452; Scopus, SJR 0,301) (доля автора 0,5).
16. **Евтеев А.А. 2014.** Анализ корреляционной структуры измерительных признаков лицевого черепа как основа оптимизации краниометрической программы. *Вестник Московского университета. Серия. XXIII: Антропология.* 4:18–30. (RSCI, РИНЦ, IF 0,500) (доля автора 1,0).
17. **Evteev AA, Nanova OG. 2013.** Modularity and integration in ontogeny of the middle facial skeleton in two West African monkey species: collared mangabey (*Cercocebus torquatus*) and olive colobus (*Procolobus verus*). *Russian J Theriol.* 12:1-18. DOI: 10.15298/rusjtheriol.12.1.01 (Web of Science, IF 0,31; Scopus, SJR 0,218; РИНЦ, IF 0,782) (доля автора 0,5).
18. **Евтеев А.А., Нанова О.Г. 2012.** Исследование ростовых процессов отдельных костей лицевого скелета двух видов (*Cercocebus torquatus*, *Cercopithecinae* и *Procolobus verus*, *Colobinae*) отряда *Primates* методами геометрической морфометрии. *Зоологический журнал.* 91(10):1244-1260. (Web of Science, IF 0,297; Scopus, SJR 0,204; РИНЦ, IF 0,468)

(доля автора 0,5).

19. **Евтеев А.А. 2010.** Программа измерительных признаков для оценки изменчивости респираторного отдела лицевого отдела человека. Вестник Московского университета. Серия. XXIII: Антропология. 2:62–76. (RSCI, РИНЦ, IF 0,500) (доля автора 1,0).
20. **Евтеев А.А. 2009.** Топография погребений и краниологический полиморфизм в группе средневекового сельского населения Нижнего Поволжья (могильник Нижняя Студенка-I). Вестник Томского государственного университета. История. 1:49–57. (RSCI, РИНЦ, IF 0,519) (доля автора 1,0).

Статьи в других рецензируемых журналах

21. *Сатанин Л.А., Иванов А.Л., Рогинский В.В., Горелышев С.К., Сахаров А.В., Евтеев А.А., Тетерин И.А., Абузайд С.М., Шахнович А.Р., Озерова В.И., Леменева Н.В., Сельков Д.А. 2017.* Использование краниальных ортезов для нейрохирургической коррекции деформаций черепа при краниосиностозах у детей. Нейрохирургия и неврология детского возраста. 4(54):43–56. (РИНЦ, IF 0,26) (доля автора 0,083).

Статьи в сборниках

22. *Аксянова Г.А., Дубова Н.А., Евтеев А.А., Г.В. Рыкушина. 2009.* Анализ последствий адаптации у некоторых евразийских групп (по данным краниологии, соматологии и одонтологии) / Адаптация народов и культур к изменениям природной среды, социальным и техногенным трансформациям. М.: РОССПЭН. С. 182-191 (доля автора 0,25).
23. **Евтеев А.А. 2011.** Краниологическая серия XVIII века из некрополя села Козино (Московская область): внутригрупповая изменчивость и предварительные результаты межгруппового анализа / Археология Подмосковья: Материалы научного семинара. Т. 7. М.: Институт археологии РАН. С. 433–440 (доля автора 1,0).
24. **Евтеев А.А. 2015.** Методические аспекты анализа томографических снимков живых людей для изучения морфологии и ростовых процессов костных структур / Антропология в Московском университете: к юбилею МГУ: Сборник научных статей. М.: НИИ и Музей антропологии МГУ. С. 255-269 (доля автора 1,0).
25. **Евтеев А.А. 2019.** Межгрупповые расстояния на основе индивидуальных данных: чем

можно дополнить расстояния Махаланобиса? / Известия Института антропологии МГУ. Вып. 7. С. 31-36 (доля автора 1,0).

Патент

26. *Программа для ЭВМ “WorldPCA”* / Староверов Н.Е., Потрахов Н.Н., **Евтеев А.А.**
Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2020617834.
Дата регистрации патента 15.07.2020.