

**The system of species of African bipedal primates from 6.2–0.9 млн
(Система видов африканских прямоходящих приматов
периода 6.2–0.9 млн.лет)**

S. V. Vyrskiy

Ключевые слова: bipedal primates, Africa, *Australopithecus*, *Homo*, stone tools.

Предисловие

Здесь мы сообщаем о результатах установления родственных связей между видами африканских прямоходящих приматов из отложений 6.2–0.9 миллион лет назад (млн).

Для этого автор разработал методику оценки диагностического "веса" признаков фоссилий, а также сформулировал несколько уравнений и соотношений, которые, при использовании морфометрических измерений, позволяют восстанавливать такие важные параметры палеонтологических особей, как масса тела, эндокраниальный объём, индекс церебролизации, и идентифицировать их диету.

Рассмотрев в одной работе все морфометрические описания костных остатков прямоходящих (в прямом переводе двухступнёвых) приматов и установив единым методом оценки признаков степень их родства, автор восстановил филетические линии, объединил практически все диагностически значимые образцы, и систематизировал т.о. палеоантропологический материал периода 6.2–0.9 млн.

Проверка филетически связанных костных остатков на соответствие биологической концепции вида (по Э.Майру) показала что, к началу исследуемого периода, в Африке существовало только два вида прямоходящих приматов. Позднее возник третий вид, формирование которого коррелирует с началом экспоненциального роста индекса церебролизации особей и с изготовлением первых каменных инструментов.

ISBN 978-3-903115-71-2

UDC 599.89

© Vyrskiy Sergey Vladimirovich, Russia, Saratov
E-mail: sergey.vyrskiy@gmail.com

© "East West" Association for Advanced Studies
and Higher Education GmbH, 2017.

Содержание

Введение.....	3
I. Объект исследования.....	4
II. Методы.....	6
III. Предварительное трофическое таксонирование.....	8
IV. Ревизия признаков костных остатков прямоходящих приматов.....	10
4.1. <i>Orrorin tugenensis</i>	10
4.2. <i>Ardipithecus (ramidus) kadabba</i>	10
4.3. <i>Australopithecus (Ardipithecus) ramidus</i>	12
4.4. <i>Australopithecus anamensis</i>	13
4.5. <i>Australopithecus afarensis</i>	14
4.6. <i>Australopithecus sp. indeterminate from Woranso-Mille</i>	20
4.7. <i>Australopithecus deyiremeda</i>	21
4.8. <i>Kenyanthropus platyops</i>	22
4.9. <i>Australopithecus bahrelghazali</i>	22
4.10. <i>Australopithecus africanus</i>	23
4.11. <i>Homo sp. indeterminate from Ledi-Geraru</i>	25
4.12. <i>Australopithecus garhi</i>	25
4.13. <i>Australopithecus aethiopicus</i>	27
4.14. <i>Australopithecus sediba</i>	27
4.15. <i>Homo rudolfensis</i>	28
4.16. <i>Homo habilis</i>	29
4.17. <i>Australopithecus boisei</i>	30
4.18. <i>Australopithecus robustus</i>	31
4.19. <i>Homo erectus, Homo ergaster</i>	35
4.20. <i>Homo naledi</i>	38
V. Результаты ревизии.....	38
VI. Вертикальная по отложениям система видов африканских прямоходящих приматов.....	47
VII. Результаты.....	54
VIII. Дискуссия (возможные возражения).....	56
Заключение.....	57
Благодарности.....	57
Источники.....	58

Введение

Современный этап изучения африканских прямоходящих приматов характеризуется расширением географии площадей и углублением возраста отложений, в которых ищут костные остатки, а также совершенствованием датировки залежей и появлением новых инструментальных методов анализа фоссилий.

Однако, несмотря на большое количество и разнообразие костного материала, у научного сообщества отсутствует общее понимание взаимосвязи найденных видов прямоходящих приматов. Большинство существующих филетических схем объединяет лишь небольшое количество видов, как правило, расположенных близко пространственно и во времени, а сопоставление таких схем между собой во многих случаях показывает разнонаправленный характер родственных связей.

Более того, при номенклатурном назначении палеонтологических таксонов разные авторы основываются на разных концепциях вида и используют различные методы оценки “веса” диагностических признаков, из-за чего отсутствуют единые критерии установления родства особей, значительно разбросанных по палеонтологической шкале времени.

Такое положение побудило автора разработать единый метод оценки диагностического веса признаков, который позволяет между любыми парами особей, носителями признаков, устанавливать такие степени родства, как “предок-потомок” и “sibling” (родные сестры).

Кроме этого, сформулировано несколько уравнений и соотношений, которые, при использовании морфометрических измерений, позволяют восстанавливать такие важные параметры палеонтологических особей, как масса тела, эндокраниальный объём, индекс церебролизации и идентифицировать их диету.

Рассмотрев в одной работе морфометрические описания всех диагностически значимых костных остатков прямоходящих приматов из отложений 6.2–0.9 млн и установив их родственные связи, автор восстановил систему филетических линий и систематизировал т.о. весь палеоантропологический материал.

Проверка филетических ветвей полученной системы на соответствие биологической концепции вида (Mayr, 1969), для случая вертикальной по отложениям палеонтологической систематики (далее VDDS –vertical dimension of deposit systematics), позволила реструктурировать назначенные ранее оригинальные виды и избавиться от излишнего номенклатурного дробления.

I. Объект исследования

Объектом исследования в настоящей работе являются морфометрические признаки костных остатков прямоходящих приматов и ранних *Homo* из африканских отложений 6.2–0.9 млн. Источником материалов, использованных автором, являются опубликованные описания фоссилий приматов, относимые их первооткрывателями и последующими исследователями к прямоходящим.

Прямохождение проверяется на костных остатках бедра, стопы, тазового пояса и т.д., что позволяет рассматривать этот признак таксоноопределяющим и объединить все виды прямоходящих приматов, для целей настоящей работы в таксон, которому присвоить название “bipedal primates” (прямоходящие приматы), отражая их способ передвижения и таксоноопределяющий признак.

Двенадцать видов, объединяемых разными авторами в одном случае в род *Australopithecus*, в другом – в подсемейство Australopithecinae, показывают совокупный хронологический интервал распространения от 4.2 млн до 1.2 млн (Table 1). Несомненно, наиболее общим признаком, присущим всем этим видам и отличающим их от остальных палеонтологических приматов, является прямохождение, что позволяет включить эти виды в образованный таксон bipedal primates.

К этому же интервалу времени относится вид *Kenyanthropus platyops* (Leakey M.G. et al., 2001), который первооткрывателями отнесён к прямоходящим и, по определению, должен быть включён в этот таксон.

Ещё два вида – *Orrorin tugenensis* (Senut et al., 2001) и *Ardipithecus (ramidus) kadabba* (Haile-Selassie, 2001) хотя и относятся к более раннему времени распространения, но также претендуют на прямохождение и подлежат включению в этот таксон.

Нельзя не упомянуть хронологически самый ранний вид *Sahelanthropus tchadensis* (7.0–6.0 млн) (Brunet et al., 2002), относимый авторами к прямоходящим приматам. Однако, его краниодентальное описание содержит смесь признаков, отражающих как древесную (арбореальную), так и наземную (террестриальную) диету и поэтому, предполагая что особь возможно представляет некую популяцию приматов, только начавшую переход от арбореальности к прямохождению, считаем необходимым перенести её рассмотрение в другую работу.

Кроме вышперечисленных видов, в интервал времени 2.8–1.2 млн таксона bipedal primates попадает 6 видов из рода *Homo*: *Homo sp. indet.* from Ledi-Geraru (Villmoare et al., 2015), *Homo rudolfensis* (Leakey R.E.F., 1973), *Homo habilis* (Leakey L. et al., 1964), *Homo (Pithecanthropus) erectus*

(by Dubois E.), *Homo ergaster* (Groves and Mazak, 1975) и *Homo naledi* (Berger et al., 2015). Однако, учитывая отсутствие морфометрических критериев, облигатно отличающих посткраниальные костные остатки прямоходящих приматов от ранних *Homo*, а также необходимость установления их возможных филетических связей, включим фоссилии этих видов в таксон.

Расположив в хронологическом порядке 15 видов прямоходящих приматов и 6 видов ранних *Homo* из совокупного интервала 6.2–0.9 млн (Table 1), мы т.о. сформировали таксон bipedal primates, признаки особей которого будут предметом настоящего исследования.

Table 1. Перечень оригинальных видов, включённых в таксон bipedal primates

№.	Оригинальные виды	Время (млн)
1	<i>Orrorin tugenensis</i>	6.2–5.65
2	<i>Ardipithecus (ramidus) kadabba</i>	5.8–5.2
3	<i>Australopithecus (Ardipithecus) ramidus</i>	4.4
4	<i>Australopithecus anamensis</i>	4.2–3.9
5	<i>Australopithecus afarensis</i>	3.9–2.96
6	<i>Australopithecus</i> sp. indet. from Woranso-Mille	3.8–3.4
7	<i>Australopithecus deyiremeda</i>	3.5–3.3
8	<i>Kenyanthropus platyops</i>	3.5–3.2
9	<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	3.4–3.0
10	<i>Australopithecus africanus</i>	3.3–2.3
11	<i>Homo</i> sp. indet. from Ledi-Geraru	2.8–2.75
12	<i>Australopithecus garhi</i>	2.5
13	<i>Australopithecus aethiopicus</i>	2.7–2.39
14	<i>Australopithecus sediba</i>	1.977
15	<i>Homo rudolfensis</i>	2.4–1.8
16	<i>Homo habilis</i>	2.3–1.5
17	<i>Australopithecus boisei</i>	2.3–1.2
18	<i>Australopithecus robustus</i>	2.0–1.5
19	<i>Homo erectus</i>	1.9–0.3
20	<i>Homo ergaster</i>	1.8–1.2
21	<i>Homo naledi</i>	>1.34

II. Методы

Исследование проводилось последовательным хронологическим рассмотрением описаний костных остатков, выделением у них признаков, имеющих, согласно метода репродуктивной дифференциации признаков, наибольшее диагностическое значение, и установлением взаимного родства носителей этих признаков.

Метод репродуктивной дифференциации признаков

Причиной разработки метода репродуктивной дифференциации признаков является необходимость замены эмпирических методов оценки “веса” диагностических признаков методами более объективными – количественными.

Обратим внимание на то, что разные признаки, присущие зоологическим объектам, имеют различное время возникновения у их предков. Поэтому основой метода является придание каждому отдельному признаку изучаемой особи – количественной характеристики, которую назовём “вес репродукции” признака и которую определим длительностью интервала времени, в течение которого этот признак наблюдается в палеонтологической летописи, т.е. репродуцируется предковыми особями.

Подчеркнём, что репродукция признака подразумевает репродукцию особей – его носителей.

Последовательность особей, репродуцирующих выделенный признак, представляет собой аллохронный таксон, члены которого показывают по этому признаку вертикальное, по осадочным слоям, прямое родство “предок-потомок”. Последовательно расположенные на шкале времени, члены таксона представляют филетическую линию по таксоноопределяющему признаку.

Сопоставление филетических линий всех значимых признаков изучаемой особи на палеонтологической шкале отразит все возможные предковые изменения этой особи, и также позволит сделать вывод об уровне родства этой особи с другими соодновременными ей особями.

Диагностика вида для случая вертикальной по отложениям систематики

Ввиду того что определения вида, предлагаемые в различных концепциях вида, имеют существенные отличия, за основу дальнейших построений возьмём Биологическую Концепцию Вида и соответствующее определение вида “члены таксона видового уровня должны представлять репродуктивное сообщество, единое экологически и генетически” (Mayr, 1969:26).

Однако это определение, отражающее популяционный аспект вида, и применимое для случая горизонтальной систематики, требует уточнения для аллохронного палеонтологического таксона.

Предложим, в рамках настоящей работы, определение вида для случая вертикальной по отложениям систематики “вид представляет аллохронный таксон, члены которого наблюдаются по отложениям некоторый период времени, в каждый момент которого их морфометрические признаки удовлетворяют требованиям Биологической Концепции Вида для случая горизонтальной систематики”.

При этом, предполагая, что отдельные палеонтологические особи являются репрезентативными представителями некогда существовавших популяций – преобразуем требования к популяции видового уровня в горизонтальной систематике – в триаду признаков вида для аллохронного таксона в вертикальной по отложениям систематике:

- Репродуктивное сообщество проявляется как симпатрическое сосуществование членов таксона с близкородственными видами;
- Экологическая единство представляет обособленную трофическую базу у членов таксона;
- Невозможно в настоящее время получить генетические данные палеонтологических особей, поэтому следуя положению, что генофонд популяции проявляется в морфологии его особей – будем судить о генофонде аллохронного таксона опосредованно, по изменениям во времени морфометрических признаков у его членов. При этом, канальный характер репродукции признаков в течение некоторого периода времени будет свидетельствовать о том, что аллохронный таксон в этом интервале представляет единое саморепродуцируемое “генетическое сообщество”.

Заметим, что если аллохронный таксон удовлетворяет требованиям триады признаков вида для вертикальной систематики в некотором интервале времени, то в каждый момент времени этого интервала будут также выполняться требования к виду для горизонтальной систематики, что позволяет нам присвоить аллохронному таксону номенклатурную категорию вид, соответствующую Международному Кодексу Зоологической Номенклатуры (ICZN 1999).

Кроме этого, появляется объективная возможность устанавливать момент появления и вымирания вида.

III. Предварительное трофическое таксонирование

Из всех признаков костных остатков, описанных в работах по прямоходящим приматам, два морфологических комплекса черепов наблюдаются во всём интервале исследования 6.2–0.9 млн и поэтому имеют наибольший вес диагностики.

Изучая строение зубной системы и черепа, Robinson (1954) одним из первых выделил два типа краниодентальной архитектуры и, связав их с потребляемой диетой, разделил всех прямоходящих приматов на две группы видов “*Paranthropus*” и “*Australopithecus*”. Диета является трофической основой экологической ниши, входит в состав основных таксономических признаков для установления монофилии популяций (Mayr and Ashlock, 1991:26) и одним из признаков вида для аллохронного таксона в триаде признаков вида вертикальной систематики.

Костистый сагиттальный гребень “*Paranthropus*”, служащий для крепления мощных височных мышц, массивная нижняя челюсть в сочетании с необычайно увеличенными щёчными зубами с толстой шапкой эмали толщиной до 3 мм – всё это говорит о том, что дробление и растирание было главной функцией краниодентальной архитектуры. Обозначая такое строение черепа робустным, Robinson (1954) предположил, что наиболее подходящий вид диеты для него, вероятно, состоял в основном из растительных материалов, включающих побеги и листья, ягоды, жесткие фрукты, корни и луковицы.

Более изящный и заметно меньший в размерах череп “*Australopithecus*”, с относительно большими резцами и клыками и меньшими чем у “*Paranthropus*” щёчными зубами, показывает строение, названное им грацильным, и предполагающее всеядную диету, включающую значительную пропорцию мяса (Robinson, 1954).

Убедительные доказательства подобного диетического разделения представил А.Зубов в ряде статей при рассмотрении особенностей строения зубной системы прямоходящих приматов (Zubov, 1968).

Однако, рассматривая растительную диету приматов, необходимо, различать два её типа – древесную (арбореальную), состоящую из листьев, молодых побегов и фруктов для приматов, обитающих на деревьях, и наземную (террестриальную) крахмалосодержащую, состоящую из злаков, корнеплодов и луковиц полевых трав и прибрежных растений для приматов, обитающих на земле.

Зубная система, предназначенная для арбореальной диеты лазающих, хорошо представлена зубной системой горилл – длинные клыки для прокола и расщепления волокон, моляры с лабиальными выступами для обрезки излишков длины волокон и с системой бугорков “пестик-ступка” для измельчения.

Растительной диетой крахмалосодержащей прямоходящих приматов соответствует краниодентальная архитектура “*Paranthropus*” (Robinson 1954), имеющая массивное (робустное) строение черепа и утолщённую нижнюю челюсть. Клыки и резцы, все изношенные окклюзивно и приспособленные для сдиранья с растений семян, корней и корневищ (Ryan and Johanson, 1989), и моляры, имеющие букколингвальный мегадонтизм с уплощённым окклюзивным рельефом, используемые подобно жерновам для растирания.

Значительная толщина эмали моляров представляется адаптацией к абразивности при перетирании пищи, загрязнённой землёй или песком (Teaford and Ungar, 2000).

Зубная система всеядных прямоходящих “*Australopithecus*” (Robinson 1954), принципиально отличается от растительной “*Paranthropus*”. Для подготовки мясной пищи к пищеварению необходимо предварительно вырезать соразмерную порцию, что осуществляется проколами, расширением проколов наружного покрова плоти выступающими клыками и отрезанием этой порции острыми верхними и нижними резцами, работающими в паре по системе “ножницы” (Lucas and Peters, 2000). После чего порция размельчается клыковыми зубами, у которых площадь окклюзии значительно меньше по сравнению с растительными, а бугорки более острые. При этом наблюдается наличие лингвального износа острых верхних резцов и лабиального износа нижних.

Исследуя диетические черты приматов на основе анализа микроизноса зубов, Kaiser and Wolff (2005) классифицировали растительные зубные системы арбореального и террестриального типа в противоположных параметрах пространства, указывая при этом, что параметры зубов всеядных приматов являются промежуточными. Такое разделение позволяет, говоря далее о растительности приматов, подразумевать для прямоходящих приматов только растительную крахмалосодержащую террестриальную диету.

Сравнивая растительный и всеядный краниодентальные комплексы прямоходящих, мы обнаруживаем их принципиальное отличие между собой до уровня дихотомии, например, растительный тип зубов не позволяет обрабатывать эластичную (плотную, упругую) мясную пищу (Lucas and Peters, 2000.).

Принимая во внимание, что краниодентальные признаки прямоходящих особей наблюдаются во всём диапазоне исследования, т.е. имеют наивысший показатель веса репродукции и при этом показывают диагностическую дихотомию по типу питания, выделим внутри таксона *bipedal primates* два таксона более низкого уровня *radicophagous* (потребляющий крахмал) и

omnivorous (всеядный), названия которых отражают и таксоноопределяющий признак и диетическую специализацию их членов.

Главной задачей ревизии признаков костных остатков особей таксона *bipedal primates* является выявление морфометрических признаков, указывающих на тип питания особей, их разнесение по вновь назначенным трофическим таксонам, а также выявление признаков, сопутствующих диетическим, и установление их “веса репродукции”.

Заметим, что морфометрическая дихотомия диетических комплексов несколько упрощает практику диагностики, поскольку при идентификации фоссилий позволяет использовать метод альтернативного исключения.

IV. Ревизия признаков костных остатков прямоходящих приматов

4.1. *Orrorin tugenensis*

Наиболее раннее время появления прямохождения у приматов на африканском континенте демонстрирует образец BAR 1002'00 (левое бедро) вида *O. tugenensis* 6.2–5.65 млн (Senut et al., 2001). Лингвально наклонённая грань износа верхнего резца (BAR 1001'00) и заострённая вершина верхнего клыка BAR 1425'00) из этого набора фоссилий показывает также и первое проявление всеядной специализации, что позволяет поместить эти образцы в таксон *omnivorous*.

Обращаем внимание на то, что мезиодистальный (далее MD) диаметр правого верхнего резца I¹ (BAR 1001'00) больше лабиолингвального (далее LL) диаметра и отношение MD/LL составляет $10MD/8.7LL = 1.15$ (Senut et al., 2001: Table II). Предварительно, характеристикой MD/LL >1.1 дополним признаки, позволяющие по резцам относить костные остатки в таксон *omnivorous*.

Левая бедренная кость образца BAR 1002'00 имеет размер головки бедра 31.9 мм, что позволило оценить вес особи *O. tugenensis* в 30.4–30.6 кг (Nakatsukasa et al., 2007: Table 3). По нашим расчётам, о которых мы будем говорить ниже, вес особи составляет примерно 33.3 кг.

4.2. *Ardipithecus (ramidus) kadabba*

Ar. ramidus kadabba, впоследствии переобозначенный в *A. kadabba*, представляет набор фоссилий из 17 образцов возрастом заложения 5.8–5.2 млн из 5-ти площадей западного края среднего течения Аваш в Эфиопии.

Средняя часть плечевой кости ALA-VP-2/101 соответствует самым маленьким по весу особям вида *A. afarensis*, имеющим расчётный вес 26-27 кг. Тело правой ветви нижней челюсти ALA-VP-2/10 с моляром M₃ также является сопоставимой в абсолютном размере с челюстью особи A.L. 288-1

вида *A. afarensis* (Haile-Selassie, 2001), а моляр M_3 этой челюсти имеет $MD=13.3$ мм, что даже меньше, чем $MD=14.2$ мм у M_3 особи A.L. 288-1 (Kimbel et al., 2004). Учитывая, что особь A.L. 288-1 имеет вес 27.6 кг (McHenry, 1992a), можно предположить, что тела особей ALA-VP-2/10 и ALA-VP-2/101 имеют вес округлённо не более 30 кг.

В наборе ALA-VP-2/10 кроме нижней челюсти с M_3 имеется ещё несколько изолированных зубов, связанных с ней в залежи пространственной близостью. Форма и характер износа нижнего левого клыка L_C из этого набора, а также его высота (далее CH) $CH > 13.1$ мм, свидетельствующая о выступании из окклюзии (Haile-Selassie, 2001: Table 1), позволяет отнести образец в таксон omnivorous. В этот же таксон можно отнести идентичный клык (STD-VP-2/61) возрастом 5.8–5.2 млн с высотой $CH=14.3$ мм и, возможно, клык ASK-VP-3/400 (5.8–5.6 млн), высота которого $CH > 15.5$ мм явно выше уровня окклюзии.

К сожалению, среди рассмотренных образцов отсутствуют полные скелеты или хотя бы связные фоссилии, которые бы одновременно представляли и диету и размер особи. Тем не менее можно констатировать, что в палеоинтервале 6.2–5.2 млн существовала филетическая линия всеядных прямоходящих приматов, характеризующаяся весом тела особей 30–33 кг.

Однако в наборе ALA-VP-2/10 некоторые зубы имеют признаки, не совместимые со всеядностью. Дистальный левый нижний резец LI_2 с $6.3MD/8.3LL=0.76$ (Haile-Selassie, 2001) показывает признак, наиболее часто обозначаемый как “MD-редукция”, который фактически отражает функциональную замену острого режущего края резца на рабочую поверхность, плоскую в окклюзии, что характерно для террестриальной растительноядности таксона *radicophagous*. Поскольку общее увеличение площади коронки происходит, в основном, за счёт расширения LL-диаметра, при отсутствии значимого уменьшения MD-диаметра, здесь и далее будем применять рабочее название LL-экспансия. Подобное же букко-лингвальное расширение (далее VL-экспансия) наблюдается у растительноядных приматов и на заклыковых зубах.

Считая, что увеличение площади окклюзии отражает адаптацию к растительноядной специализации в диете, включим резец LI_2 из набора ALA-VP-2/10 в таксон *radicophagous*, а отношение $MD/LL \leq 0.76$ для резцов предварительно будем считать сопутствующим признаком, достаточным для включения особей в этот таксон.

4.3. *Australopithecus (Ardipithecus) ramidus*

В месторождениях окрестности Aramis, депрессии Afar в Эфиопии найдено 17 фоссилий вида *A. ramidus* возрастом отложений 4.4 млн, представленных преимущественно зубами, (White et al., 1994).

У резца LI¹ с размерами 9.6MD/7.5LL=1.28, из набора связанных зубов ARA-VP-6/1, отсутствует LL-экспансия, а его высота (12.5 мм) говорит о том, что клыки R^C (CH=14.5 мм) и L^c (CH=14.6 мм) этого же набора выступают из окклюзии. Клыки из ARA-VP-6/1 и ARA-VP-1/128 и нижний премоляр P₃ имеют явно выраженные, не стёртые выступы на окклюзивной поверхности и тонкую эмаль. Так, толщина буккальной эмали правого верхнего клыка R^C из ARA-VP-6/1 около 1.0 мм, буккальная толщина коронок 3-х сломанных моляров не превышает 1.1–1.2 мм (White et al., 1994), что позволяет нам отправить эти наборы в таксон omnivorous. Учитывая, что коронки заклыковых зубов *A. ramidus* имеют размеры существенно меньшие, чем у *A. afarensis*, что интерпретировано как “диагностика вида” (White et al., 1994), а основные сравнения проводились с A.L. 288-1 всеядной особью весом 27.6 кг, можно считать, что особи этих двух наборов также имеют вес не более 30-ти кг.

По аналогии, к всеядным можно отнести образцы ARA-VP-1/125 (левая височная кость) и ARA-VP-1/500 (правая, левая височная и затылочная кость), которые показывают размеры, не превышающие размеры этих костей у их двойника *A. afarensis* (White et al., 1994), т.е. также не более 30-ти кг. Впрочем, есть некоторое сомнение в принадлежности этих образцов к прямоходящим, поскольку первооткрыватели указывают некоторое количество шимпанзе-подобных признаков.

Головка плечевой кости особи ARA-VP-7/2 имеет высоту 36.5 мм и ширину 34.6 мм, что примерно на 30% больше, чем у A.L. 288-1 (*A. afarensis*) (White et al., 1994). Если сравнить эти величины с теми же у особей, имеющих передние конечности свободными от функции опоры (McHenry 1992a: Table 4), то получим примерную величину веса особи в 42 кг.

Такое заметное отличие веса тела ARA-VP-7/2 от величин, присущих особям таксона omnivorous, позволяет нам указать на новый признак “большетельность” и соотнести его с растительностью.

Особое место среди фоссилий вида *A. ramidus* занимает частичный скелет ARA-VP-6/500 (Ardi) палеовозрастом 4.4 млн с краниальной объёмом 300–350 см³ (White et al., 2009). Однако фрагментация и состояние черепа и зубной системы не позволяет диагностировать диетические предпочтения особи, а посткраниальная часть скелета имеет множество особенностей, полезных и для вертикальной ходьбы, и для лазанья, что предполагает, что

особь все еще проводила существенное время на деревьях (White et al., 2009). Такая смесь признаков не позволяет таксонировать особь ARA-VP-6/500 в контексте настоящей работы и, безусловно, требует отдельного рассмотрения.

4.4. *Australopithecus anamensis*

Голотип *A. anamensis* – нажняя челюсть KNM-KP 29281 (4.17–4.12 млн) показывает износ передних зубов в окклюзивной плоскости, относительную и абсолютную толщину эмали на молярах 1.5–2.0 мм и робустное соотношение размеров передних и боковых зубов, (Leakey M.G. et al., 1998), что относит особь в таксон *radicophagous*. У всех резцов этой челюсти LI₁, RI₁, LI₂ и RI₂ наблюдается LL-экспансия – MD/LL < 0.9 (Leakey M.G. et al., 1995: Table 1b), что дополняет признаки, необходимые для включения KNM-KP 29281 в этот таксон.

LL-экспансия наблюдается также на резце I₁ образца KNM-KP 34725, (Leakey M.G. et al., 1998: Table 3) и на зубах некоторых фрагментов верхней челюсти KNM-KP 29286 (Leakey M.G. et al., 1995), что предполагает, за отсутствием других признаков, растительную специализацию их особей.

Также в таксон *radicophagous* должна быть включена левая часть верхней челюсти ARA-VP-14/1 из отложений 4.2–4.1 млн площади Aramis 14, которая имеет повышенный окклюзивный износ, в том числе коронки резца до корня, M3 до дентина (White et al., 2006) и KNM-KP 29283, имеющая подобный сильный окклюзивный износ.

В то же время большие острые клыки, выступающие из окклюзии на образцах ASI-VP-2/2 и ASI-VP-2/334 4.2–4.1 myr (White et al., 2006), лезвиеподобная морфология клыка KNM-KP 47953, премоляры, функционально близкие к клыкам, выраженные бугорки на молярах (Manthi et al., 2012) свидетельствуют о присутствии в гиподигме *A. anamensis* особей таксона *omnivorous*.

Также всеядность особей косвенно подтверждает отсутствие LL-экспансии (MD/LL > 1.1) у резцов RI¹ образца KNM-ER 30202 (Leakey M.G., et al., 1995), LI¹ (KNM-KP 30498) и LI¹ (KNM-KP 35839), (Leakey M.G. et al., 1998: Table 3).

Посткраниальные остатки представлены большеберцовой костью без диафиза KNM-KP 29285 палеовозрастом 4.1 млн с весом особи 47–55 кг (Leakey M.G. et al., 1995) и дистальной частью плечевой кости KNM-KP 271 (Kanapoi Hominid 1) возрастом 2.5 млн (Patterson and Howells, 1967) с весом особи 57.9 кг (McHenry, 1992a), которые из-за их большого веса мы отправляем в таксон *radicophagous*.

4.5. *Australopithecus afarensis*

Вид *A. afarensis* представлен наибольшим количеством фоссилий среди всех видов прямоходящих приматов, в основном из четырёх месторождений: Laetoli (3.76–3.56 млн), Turwel (3.5 млн), Maka (3.4 млн), Hadar (3.4–2.96 млн).

Наиболее важным образцом вида *A. afarensis* является комплектный на 40% скелет особи A.L. 288-1 (Lucy) возрастом (3.2–3.18 млн), раскопанный D.C. Johanson и T.Gray в 1974 г. Краниодентальная морфология особи показывает её всеядность (Johanson and Edey, 1981), вес оценивается в 27.6 кг, рост – 105 см. (McHenry, 1992a). Малотельность этой всеядной особи подтверждает малотельность особей всего таксона omnivorous, диетические предпочтения и морфотип которого оставались неизменными с 6.2 млн.

Комплектность и сохранность образца A.L. 288-1 позволили автору, используя морфометрические соотношения скелета, составить несколько уравнений для возможной реконструкции морфометрических данных недостаточно полных образцов других особей.

Функция восстановления веса особи по диаметру головки бедра

Одним из наиболее важных параметров особи, необходимых для реконструкции морфотипа, является вес тела. Заметим, что по многим причинам современные методы не могут устанавливать истинные величины веса палеонтологических особей, поэтому для того, чтобы дифференцировать близких по размеру особей и выявлять тенденции в изменении веса особей таксонов, необходимо проводить расчёты по единой методике, нормализуя результаты.

Среди множества существующих методов оценки веса по костным остаткам, наибольший диапазон расчётного веса тела – от 27.6 кг до 80 кг и наибольший охват видов – 6, представлен в работах Н. McHenry, поэтому, несколько не подвергая сомнению методы и результаты других исследователей, для более удобного использования, аппроксимируем табличные данные (McHenry Н. 1992a) математической функцией.

При этом, учитывая, что наиболее точную корреляцию с весом тела имеет площадь костной опоры, выбираем из всего набора костей, по которым проводилась оценка веса тела, только головку бедренной кости и только те оценки, которые основаны на сравнении особей с опорными нижними конечностями.

Если в разделе “8. Femhead” Table 4 (McHenry, 1992a) каждому значению диаметра головки бедра фоссилии поставить в соответствие средне-арифметическое значение из трёх рассчитанных (для случая опорной нижней

конечности) величин веса тела, то полученную зависимость можно описать математически полиномом 2-го порядка:

$$P_b = (FHD + 5.3)^2/41.5 \quad (\text{Equation 1}),$$

где P_b – вес тела особи в кг, FHD (Femoral Head Diameter) – диаметр головки бедра в мм.

Считая также, что механические свойства костей у всех прямоходящих приматов одинаковы, формулу Eq.1 можно использовать в дальнейшем для расчёта веса тела особей для любых видов прямоходящих приматов.

В этой связи, несколько не подвергая сомнению расчёт веса тела особи BAR 1002'00 *O. tugenensis*, произведённый Nakatsukasa et al. (2007), в настоящей работе будем учитывать вес, рассчитанный нами, исходя из FHD = 31.9 мм, по формуле Eq.1: $P_b = (31.9 + 5.3)^2/41.5 = 33.3$ kg.

Формула корреляции между размерностями материнского тазового пояса и максимально возможным эндокраниальным объёмом рождённой особи уже во взрослом состоянии

Отметим, что возможность прохождения плода по родовому каналу ограничена наименьшей конъюгатой (далее Con_{min}) материнского таза.

При этом расстояние между буграми теменных костей (BPB - biparietal breadth) головы плода должно быть на 5-8% меньше минимальной конъюгаты (Wells et al., 2012), что позволяет соотнести: $BPB \approx 0.95Con_{min}$.

Примем условно для расчётов, что голова новорождённого имеет форму сфероида, и что пропорции размеров головы плода у малотельной прямоходящей всеядной особи из отложений 3.2 млн подобны пропорциям новорождённого современного человека. Если взять высоту черепа равной 65% межтеменного размера BPB (Wells et al., 2012), а отношение затылочно-лобного размера к межтеменному BPB как 11.5 см/9.5 см=1.21, то эктокраниальный объём головы новорождённого (V_h) по формуле объёма сфероида можно выразить через его BPB:

$$V_h = (4/3 \times \pi \times BPB/2 \times 0.65BPB/2 \times 1.21BPB/2) = 0.412 \times BPB^3 \text{ см}^3$$

Выразим максимальный эктокраниальный объём новорождённого V_h (V_{hmax}) через величину Con_{min} материнской особи:

$$V_{hmax} = 0.412 \times (0.95Con_{min})^3 = 0.353 \times (Con_{min})^3 \text{ см}^3$$

Две реконструкции костей таза A.L. 288-1, выполненные C.O.Lovejoy и P.Schmid показали ясно платипеллоидность особи $sd / td < 1$, где sd – сагиттальный диаметр, td – трансверсальный диаметр, при минимальной конъюгате $outlet\ sd = 7.1$ мм (Berge C., Goularas D., 2010: Table 2). Тогда, рассчитывая по предыдущей формуле, женская особь A.L. 288-1 могла рожать без травматизма новорождённого с максимальным эктокраниальным объёмом $V_{hmax} = 126 \text{ см}^3$.

Учитывая, что величины веса особей таксона omnivorous, зафиксированные в интервале времени 6.2–3.2 млн колеблются от 27.6 до 33.3 кг, т.е. возможный половой диморфизм веса тела приблизительно равен 17%, что в пределах гендерной разницы веса тела современного человека, то к всеядным можно применить и современную приблизительную норму разницы объёма головного мозга мужчин и женщин в 10%. Тогда женская особь A.L. 288-1 с собственным эндокраниальным объёмом (далее ECV –endocranial volume) мозга 387 см^3 (Holloway et al., 2004) могла рожать новорождённых мужского пола с объёмом эктокрана $V_{\text{hmax}} = 126 \text{ см}^3$ и максимальным объёмом их эндокрана во взрослом состоянии $ECV_{\text{max}} = 430 \text{ см}^3$.

Обозначив соотношение $ECV_{\text{max}}/V_{\text{hmax}} = 430/126 = 3.41$ как “неонатальный коэффициент Lucy” и включив в него значение Con_{min} , получаем формулу расчёта максимально возможного эндокраниального объёма мужской взрослой особи:

$ECV_{\text{max}} = 3.41 \times V_{\text{hmax}} = 3.41 \times 0.353 \times (Con_{\text{min}})^3 = 1.2 \times (Con_{\text{min}})^3$ (Equation 2),
где, Con_{min} измеряется в см, ECV – в см^3

Индекс церебролизации (CI)

Объединение прямоходящих приматов и ранних Homo в единый таксон bipedal primates вызывает необходимость инструментальной дифференциации их костных остатков. Наиболее часто для этого применяется индекс энцефализации, отражающий уровень гоминизации и рассчитываемый как “отношение веса мозга к весу тела”. Однако автор применил формулу “отношение квадрата веса мозга к весу тела” (Roginsky, 1977), которая более удобна для дальнейшего отображения в прямоугольной системе координат: индекс энцефализации = $(P_{\text{br}})^2/P_b$

где: P_{br} – вес мозга (brain weight) в граммах; P_b – вес тела (body weight) в граммах.

Заметим, что кости черепа позволяют рассчитать только объём эндокраниальной полости, который больше объёма мозга приблизительно на 8–12%, поскольку включает мягкие мозговые оболочки, мозговую жидкость и черепные нервы. Поэтому, для оценки уровня гоминизации палеонтологических особей необходимо заменить вес мозга на эндокраниальный объём, для чего введём приблизительный коэффициент пропорциональности $K = P_{\text{br}}/ECV \approx 0.91 (\text{гр}/\text{см}^3)$.

В результате, формула расчёта индекса энцефализации приобретает внутренний смысл расчёта индекса церебролизации (далее CI):

$$CI = (0.91 \times ECV)^2/P_b \text{ (Equation 3),}$$

где: ECV – измеряется в см^3 ; P_b – в гр.

Т.о. для особи A.L. 288-1, при $P_b = 27.6$ кг (McHenry, 1992a) и $ECV = 387$ см³ (Holloway et al., 2004) индекс церебролизации составит $CI = (0.91 \times 387)^2 / 27600 = 4.5$

Отметим, что там, где это возможно, величину эндокраниального объёма мы будем использовать из работ R.L. Holloway, в частности, (Holloway et al., 2004), поскольку в них представлен наиболее широкий спектр видов и формаций, для которых объём рассчитан по единой методике.

Возвращаясь к другим формациям вида *A. afarensis*, рассмотрим частичный скелет A.L. 438-1 из отложений 3.0 млн в Hadar, Эфиопия (Drapeau et al., 2005), сохранивший некоторые черепно-лицевые и посткраниальные остатки. Правое тело и ветвь нижней челюсти наибольшие из известных - высота тела и толщина на уровне моляра M1 составляет 41.3 мм и 24.7 мм соответственно, толщина стенки височной чешуи 10.8 мм.

Локтевая кость имеет физиологическую длину 252 мм, что значительно превышает 206 мм у малотельной всеядной A.L. 288-1, и чуть меньше чем у более поздних большещелковых *A. boisei* OH 36 (277 мм) и L40-19 (295 мм).

Большещелковость, а также большие, сильно изношенные заклыковые зубы предполагают отнесение особи A.L. 438-1 в таксон *radicophagus*. И хотя некоторые особенности локтевой кости говорят о меньших манипуляторных способностях его рук по сравнению с всеядным A.L. 288-1, однако арбореальность особи исключается (Drapeau et al., 2005).

Два черепа - A.L. 333-45 (3.76–3.56 млн) и A.L. 444-2 (3.0 млн), показывают ECV 485–500 см³ и 550 см³, соответственно (Holloway et al., 2004). Оба имеют сагиттальный гребень для крепления мощных жевательных мышц, но кроме этого, A.L. 444-2 имеет почти наибольшую для прямоходящих приматов толщину стенки височной чешуи (10.5 мм), длинную, массивную скуловую дугу, отмеченную морщинами для крепления мышц жевательных мускулов и тело нижней челюсти – одно из наибольших по глубине и ширине в гиподигме вида.

Толщина тела нижней челюсти на уровне P_4 – M_1 составляет 23 мм – чуть меньше, чем у A.L. 438-1. Передние и боковые зубы показывают тяжёлый окклюзивный износ, у моляров стёрты и отполированы выступы вплоть до обнажения дентина (Holloway et al., 2004). Вся совокупность признаков, безусловно, определяет растительноядную специализацию особи. Рассматривая форму коронки резцов, обратим внимание на LL-экспансию ($MD/LL \leq 1.1$) первого верхнего $10.5MD/9.7LL = 1.08$ и первого нижнего резца $7.1MD/7.2LL = 0.99$ (Kimbel et al., 2004), что уточняет признак растительноядной специализации.

К сожалению, отсутствие посткраниальных остатков, связанных с A.L. 444-2, не позволяет восстановить вес его тела, однако, учитывая, что это почти наибольший размер черепа в гиподигме вида *A. afarensis*, можно предположить, что он весил, как наибольшая особь из этой гиподигмы.

Для 5-ти наибольших особей вида *A. afarensis* указан вес от 60 до 71 кг (McHenry, 1992a). Если для образца A.L. 444-2 с эндокраниальным объёмом 550 см³ принять среднее значение веса для наибольших 65 кг, то по формуле Eq.3 получим величину CI = 3.9 из области значений индекса для растительноядных особей вида *A. afarensis*.

Кроме этого, образец A.L. 444-2 показывает высокую степень подносового прогнатизма, которая наряду с сагитальным гребнем отражает особенности функционирования краниодентальной архитектуры растительноядных особей. Угол между назоальвеолярным (nasospinale-prosthion line) наклоном и окклюзивной плоскостью A.L. 444-2 составляет 36° (Kimbel et al., 2004). Отсутствие измерений для всеядных особей не позволило исследовать дихотомию признака, но учитывая всеядность *H. sapiens*, имеющего ортогнатный лицевой контур, у которого этот угол составляет 82° (Kimbel et al., 2004), отметим эту величину, как максимальное значение для всеядной диеты.

Что касается остальных фоссилий из месторождений Laetoli и Hadar, то они представляют разрозненные костные остатки, показывающие, в лучшем случае, отдельные признаки, которые хотя и не позволяют объективно восстановить морфотип особей в целом, однако несут информацию о присутствии в месторождении только двух диетических таксонов. Например, резцы A.L. 200-1a; L.H.-3 характеризуются отсутствием LL-экспансии, нижние клыки A.L. 400-1a, A.L. 128-23; L.H.-3 большие, заострённые и выступают немного выше зубного ряда (Johanson and White, 1979), что предполагает всеядный характер питания.

Нижняя челюсть MAK-VP-1/12 из месторождения Мака в Эфиопии палеовозраста 3.4 млн имеет высоту тела 31.2 мм а толщину 18.47 мм, что близко совпадает с размерами у A.L. 288-1 30.0 мм и 17.1 мм, соответственно, имеет большие клыки и резцы, рельефные молярные бугорки и другие признаки (White et al., 1993), подтверждающие всеядную диету особи. Эта челюсть морфологически и метрически соответствует челюсти L.H.-4 *A. afarensis* (White et al., 1993: Fig. 2b, c), которую также отправляем в таксон omnivorous.

К малотельным и, соответственно, к всеядным можно отнести проксимальную часть левой локтевой кости Mak-VP-1/111, которая в размерах совпадает с A.L. 288-1 (White et al., 1993), что позволяет оценить вес его особи не более 30-ти кг.

Среди других фоссилий этого месторождения отметим довольно робустную комплектную левую плечевую кость МАК-VP-1/3 с толщиной корки в средней части кости до 8 мм (White et al., 1993). Reno et al. (2003) показал для МАК-VP-1/3 величину FHD=37.8 мм, что используя формулу Eq.1 мы получаем вес 44.8 кг. Там же для МАК-VP-1/1 указана величина FHD=40.3 мм, что даёт вес 50.1 кг.

Принимая замечания относительно возможно большой ошибки в такой цепи расчётов, мы тем не менее, учитывая порядок величины конечного результата, отнесём оба эти образца в большетельный таксон *radicophagous*.

Очень хорошую сохранность имеет череп и связанный частичный скелет 3-х летней ювенильной особи DIK-1-1 из пласта возрастом 3.35–3.31 млн, раскопанного на площади Dikika. Верхние и нижние резцы не показывают LL-экспансии, клыки остроконечны и выступают выше уровня окклюзии (Alemseged et al., 2006), что свидетельствует о всеядности. Большинство признаков прямохождения, наблюдаемых у *A. afarensis*, также наблюдается на нижних конечностях и ступне DIK-1-1, однако смущает горилло-подобная лопатка, длинные и изогнутые фаланги кисти (Alemseged et al., 2006).

В наборе фоссилий из месторождения DIK-1 отметим сильно изношенный до обнажения дентина премоляр LP3 (DIK-2-1b). Его VL-экспансия сопровождается укреплением структуры зуба мезиально размещённым сильным поперечным гребнем, соединяющим протоконид и метаконид (Alemseged et al., 2005), который отсутствует у всеядных.

Отпечатки ступней на пепле в Laetoli Танзании

Нельзя не сказать про следы отпечатков ступней прямоходящих гоминид, относимых к *A. afarensis*, раскопанные командой Mary Leakey в частично окаменевшем вулканическом пепле возрастом 3.6 млн в местности Laetoli в Танзании (Leakey and Hay, 1979). Это не единственные отпечатки ступней в Африке, но остальные относятся, в основном, к Голоцену или Верхнему Плейстоцену, а наиболее близкие по времени “FwJj14E” возрастом 1.5 млн обнаружены вблизи деревни Ileret в северной Кении.

Площадь G вблизи Laetoli содержит две тропинки следов: G1 с длиной ступни 180 ± 10 мм и длиной шага 92 см и поверху них G2/3 с длиной ступни 210 ± 10 мм и длиной шага 95 см. Обе цепочки показали хорошо развитую среднюю продольную арку, приведённый большой палец ноги и некоторые другие особенности, наблюдаемые по отпечаткам, которые являются убедительным доказательством прямохождения. Применяя к размерам ступни и длины шага особей из Laetoli соотношения между величинами “сегментов” скелета для современного человека, разные источники дают примерные размеры их роста 115-135 см для G1 и 135-155 см для G2/3.

При этом средний уровень погружения в пепел следов G2/3 примерно на треть глубже, чем у G1 (Deloison, 2006), что говорит о бóльшем давлении на единицу площади поверхности, т.е. о более массивном строении тела.

При всей условности этих расчётов, однозначно можно сказать, что особь, которая оставила тропу G2/3 была большедельной и должна быть отнесена в таксон *radicophagous*.

Обратим внимание на отличие в расположении ступней следа G1 от G2/3. Если ступни у G2/3 параллельны друг другу, с лёгкой тенденцией установки носков внутрь, то отпечатки G1 образуют углы 20°-30° в стороны от линии направления движения.

Исследуя морфологию бедра и стопы прямоходящих приматов в Африке, Deloison (2006) выделила у прямоходящих приматов этого периода времени только два типа походки - вразвалку для “*Australopithèques*”, в нашем случае G2/3, и шагающую для “*Préhomme*”, в нашем случае G1.

Также, несмотря на её более маленький рост, особь G1 имела более высокую скорость прогулочного “подошвенного” шага (но не бега) 0.98 (1.15) м/сек., чем особь G2/3 – 0.86 (1.02) м/сек (Raichlen et al., 2008). Исследуя использование ландшафта видами, правда чуть более поздними, чем *A. afarensis*, Copeland et al. (2011) пришли к заключению, что малотельные особи были более мобильны и занимали значительно бóльшие территории обитания, чем большедельные.

Не исключая совершенно случая, что следы меньшей особи G1 принадлежат юной или женской особи большедельного растительоядного таксона, мы тем не менее в качестве рабочей гипотезы предлагаем закрепить позицию параллельных “переступающих” отпечатков следов за особями таксона *radicophagous*, а позицию с развёрнутыми наружу носками ступней за малотельными особями таксона *omnivorous*.

4.6. *Australopithecus* sp. indeterminate from Woranso-Mille

Интересны для рассмотрения особи неопределённого вида, отнесённые авторами к роду *Australopithecus*, из шести площадей возрастом отложений 3.8–3.4 млн в области Woranso-Mille региона Afar в Эфиопии.

Размер и форма тела левой нижней челюсти MSD-VP-5/16 с молярами M1–2, палеовозрастом 3.8–3.7 млн из Mesgid Dora совпадает по размеру с правой нижней челюсти A.L. 128-23 вида *A. afarensis*. Высота тела челюсти MSD-VP-5/16 уменьшается от C₁ (31.3 мм) к M₂ (24.7 мм), что даже меньше, чем у A.L. 288-1 (Haile-Selassie et al., 2010a) и можно предположить, что вес особи MSD-VP-5/16 также в пределах 30-ти кг. Грацильность челюсти, а также форма и характер износа моляров, у которых сохранены окклюзивные бугорки, позволяет отнести MSD-VP-5/16 в таксон *omnivorous*.

Высота тела левой нижней челюсти MSD-VP-5/50 палеовозрастом 3.8–3.7 млн на уровне коронки M1 составляет 44.7 мм, значительно превышая высоты у наибольших растительноядных фоссилий *A. afarensis* A.L. 444-2 и A.L. 438-1. И хотя для неё указана толщина тела 20.7 мм, близкая по величине к грацильным образцам, но это вполне объяснимо сильной посмертной изъеденностью, которую показывает профиль тела нижней челюсти у зуба P3 (Haile-Selassie, 2010: Fig.3).

Краниодентальная робустьность, характер износа заклыковых зубов, при котором стираются все выступы, а также предположительное не выступание клыка из заклыкового ряда зубов (Haile-Selassie, 2010), позволяет отнести MSD-VP-5/50 в таксон *radicophagous* и предположить, что вес тела особи близок к наибольшим особям у *A. afarensis*, достигая 60–70 кг.

Много вопросов возникает в связи с нахождением на площади Burtele 2 частичного набора костей ступни BRT-VP-2/73 (3.4 млн), которая показывает наряду с облигатным прямохождением, признаки устойчивой арбореальности – отведённый большой палец ступни, способный цепляться, отсутствие продольной арки и прочее (Haile-Selassie et al., 2012). Всё это значительно снижает эффективность наземного передвижения и требует дополнительного изучения.

Безусловно, главной находкой в регионе Woranso-Mille Эфиопии является частичный скелет KSD-VP-1/1 “Kadannuu” возрастом 3.6–3.58 млн, раскопанный в локальности Korsí Dora (Haile-Selassie et al., 2010b). По величине FHD=41 мм, восстановленной из диаметра вертлюжной впадины (Haile-Selassie et al., 2010b), по формуле Eq.1 можно рассчитать вес особи $P_b = 51.7$ кг, который свидетельствует о её большетельности и принадлежности к таксону *radicophagous*.

Отсутствие черепа у KSD-VP-1/1 не позволяет определить ни его объём, ни диету особи, кроме того, автору не известно о восстановлении тазового пояса и измерений родового канала. Крайне важно, что ни лопатка, ни конечности KSD-VP-1/1 не показывают каких-либо признаков подвешивания или лазания, присущих обезьянам (Haile-Selassie et al., 2010b).

Остальные фоссилии из области Woranso-Mille представляют в основном отдельные зубы или куски челюстей, которые имеют признаки, которые могут быть отнесены в исследуемые таксоны - на одних сильная окклюзивная истёртость, до обнажения дентина, на других сохранены острые бугорки.

4.7. *Australopithecus deyiremeda*

Вид *A. deyiremeda* представлен в области Woranso-Mille, центрального региона Afar в Эфиопии, на двух площадях Burtele и Waytaleyta в отложениях 3.5–3.3 млн (Haile-Selassie et al., 2015).

Голотипом вида является левая половина верхней челюсти BRT-VP-3/1 с шестью зубами I^2-M^2 . Премоляры не моляризованы, заострённый выступающий клык имеет лингвальный износ, резец I^2 не показывает LL-экспансии $6.9MD/6.6LL=1.05$, что всё вместе позволяет отнести образец в таксон omnivorous.

Резцы другой комплектной нижней челюсти BRT-VP-3/14 показывают явную LL-экспансию: $5.4MD/8.0LL=0.68$ у LI_1 и $6.5MD/9.0LL=0.72$ у LI_2 . Моляры имеют сильный уплощённый окклюзивный износ. Ширина тела нижней челюсти у коронки M1 составляет 24.5 мм справа и 23.6 мм слева (Haile-Selassie et al., 2015: Extended Data Table 1), что показывает робустность и позволяет отнести образец в таксон radicophagous. Однако там же указаны высоты тела челюсти у M1 – 33.8 и 33.0 мм, которые скорее диагностируют всеядность. Заметим, что растительоядные особи с подобной шириной тела имели бы высоту у коронки M1 около 38 мм.

4.8. *Kenyanthropus platyops*

Вид представлен набором из более чем 30-ти костных остатков из месторождений Lomekwi and Kataboi в Кении в слоях возрастом 3.5–3.3 млн (Leakey M.G. et al., 2001). Вид диагностирован черепом KNM-WT 40000, комплектность и состояние которого не позволяют определить ни его диетическую специализацию, ни ECV. Статистические исследования образца, выполненные после проведённого исправления посмертных изменений верхней челюсти KNM-WT 40000, также не показали совпадения ни с одним из видов “рода *Australopithecus* и *Paranthropus*” (Spoor et al., 2010).

Остальные образцы, в основном, представляют массу разрозненных (не связанных) зубов, морфометрия которых определённо позволяет отнести некоторые из них в изучаемые таксоны (Leakey, M.G. et al., 2001: Table 1).

4.9. *Australopithecus bahrelghazali*

Нижняя челюсть KT12/H1 оригинального вида *A. bahrelghazali* палеовозрастом 3.4–3.0 млн документирует присутствие прямоходящих приматов в центральной части Африки. Форма клыка, вследствие износа в окклюзивной плоскости, напоминающая премоляр, и LL-экспансия резца I_2 $5.5MD/7.6LL = 0.72$ (Brunet et al., 1995: Table 1), предполагает растительоядную специализацию особи.

4.10. *Australopithecus africanus*

Вид *A. africanus* известен из гоминидорождающих месторождений Южной Африки. Из Makaransgat: MLD 1–MLD 45 палеовозрастом 2.5 млн; из Sterkfontein – STS 5 (Ms. Ples) – STS 71, STW 13–STW 513 палеовозрастом 2.8–2.4 млн, TM 1511 – TM 1512; из Таунга – Taung Child и из Gladysvale и Drimolen.

Исторически, безусловно, надо начать с Taung Child (Dart, 1925). Отметим, что эндокаст Таунга впервые показал принципиальное отличие архитектуры мозга от таковой у обезьян – редукцию первичной зрительной коры (зоны 17 по Бродману) и соответствующее расширение задней теменной коры. Собственно говоря, такое строение мозга, подобное человеческому, позволило Дарту выделить новый вид приматов, который впоследствии оказался прямоходящим.

Аналогичную особенность, определяемую чаще всего положением *lunate sulcus*, демонстрируют эндокасты особей A.L. 162-28, Stw 505 и SK 1585, что некоторые связывают с появлением каменных инструментов. Однако подобное строение мозга наблюдается в эндокастах как всеядных, так и растительноядных прямоходящих, и потому оно, скорее всего, отражает непосредственно переход приматов к наземному образу жизни.

Кроме того, позднее, определяемое по зубному возрасту, близкое к человеческому запавление лобного шва, наблюдаемое у Taung Child, свидетельствует о высоких ранних послеродовых темпах роста мозга и о расширении лобной коры головного мозга (Falk et al., 2012).

К сожалению, среди фоссилий *A. africanus* отсутствуют скелеты или хотя бы связанные костные остатки, что позволило бы непосредственно диагностировать диету, рассчитать вес и ECV особи. Однако в предположении, что особь, имеющая в гиподигме *A. africanus* наименьший вес тела и наименьший ECV одновременно, может быть только малотельной всеядной, а особь, имеющая максимальный вес и максимальный ECV одновременно, может быть только большетельной растительноядной, можно получить некоторые количественные данные из областей значений CI таксонов.

Из фоссилий, позволяющих рассчитать величины эндокраниальных объёмов, только один образец STS 5 (2.5 млн) с ECV=485 см³ диагностирован как всеядный или “грацильный” (Robinson, 1954), однако наименьшими по объёму являются диетически не определённые STS 60 (2.5 млн) с ECV=400 см³ и STS 71 (2.5 млн) с ECV=428 см³ (Holloway et al., 2004), но которые, предположительно, отнесём к малотельным.

Наименьший вес для *A. africanus* 30 кг показывает особь STS 14 из отложенной 2.5 млн (McHenry, 1992a) и правая тазовая кость STS 65 (2.2–2.0 млн)

(Wolpoff, 1973). Объединяя минимальное зарегистрированное $ECV=400 \text{ см}^3$ (STS 60) с минимальным весом 30 кг, получаем по формуле Eq.3 индекс $CI = 4.4$, который показывает некоторое значение для таксона omnivorous.

Дополнительно укажем, что длина бедра STS 14 равная $\sim 285 \text{ мм}$ (Geissmann, 1986), равна длине бедра A.L. 288-1 (3.2 млн) 280 мм, рост которой 105 см (McHenry, 1992b) чуть меньше роста особи образца BAR 1002'00 *O. tugenensis* (6.2 млн) 108–116 см (Nakatsukasa et al., 2007). Если учесть, что и вес особей таксона omnivorous в период времени 6.2–2.5 млн был в интервале 27–33.3 кг, то можно сделать вывод, что морфотип малотельных прямоходящих всеядных приматов в течение этого времени практически не изменился.

Наибольший среди *A. africanus* череп STW 505 (2.6 млн) с $ECV=560 \text{ см}^3$ имеет сагиттальный гребень (Holloway et al., 2004), что доказывает его растительоядность. Наибольшие по весу образцы STW 431 (2.8–2.4 млн) – 62.3 кг и STS 7 – 54.6 кг (McHenry 1992a: Table 4). Если объединить растительоядную особь STW 505, с наибольшим для *A. africanus* объёмом $ECV=560 \text{ см}^3$, и наиболее тяжёлую растительоядную особь STW 431 весом 62.3 кг, то по формуле Eq.3 индекс церебролизации покажет значение $CI = 4.2$ из диапазона таксона radicephagous.

Интересно, что D'Anastasio et al. (2009) обнаружил у вышеупомянутой особи STW 431 патологическое повреждение тел позвонков, вследствие начальной фазы заболевания бруцеллёзом - заболевания, которому подвержены современные одомашненные пастбищные - коровы, козы, овцы. Исключая возможность вторичного инфицирования особи STW 431, подобно тому, как инфицируется современный человек при употреблении мяса и молока заболевших животных, будем считать заболевание особи STW 431 бруцеллёзом, как подтверждение её террестриальной растительоядности.

В первоначальных реконструкциях крестцово-подвздошного сустава частичного посткраниального скелета STS 14 палеовозрастом 2.5 млн использовалось сопоставление с ранее восстановленным скелетом A.L. 288-1 (Lucy), что показывало подобную же платипеллоидность таза. Позднейшее цифровое СТ-моделирование костей и их 3D-сборка показала, что пропорции родового канала STS 14 очень близки человеческим и предполагают акушерскую механику, характеризуемую переднесдалищным рождением ребёнка и по кривой траектории движения с вращением и выгибанием эмбрионального черепа в тазовых впадинах (Berge and Goularas, 2010).

Минимальной конъюгатой таза STS 14, указанной в реконструкции при сравнении с A.L. 288-1 (Häusler and Schmid) является outlet $sd= 8.5 \text{ см}$, а указанной в 3D-сборке – midplane $sd= 7.33 \text{ см}$ (Berge and Goularas, 2010), что

по формуле Eq.2 (с гендерной коррекцией –10%) для самой женской особи даёт ECV = 663 см³ и ECV = 425 см³ соответственно.

Вес тела 30 кг, оцененный по головке бедра STS 14 (McHenry, 1992a), относит особь в малотельный таксон omnivorous и позволяет по формуле Eq.3 рассчитать индексы церебролизаии для эндокранов обеих реконструкций CI = 12.1 и 5.0. Заметим, что величина CI = 12.1 рассчитанная для первого (платипеллоидного) варианта реконструкции таза показывает необычно высокий уровень церебролизаии, но, не отвергая этого окончательно, будем всё-таки придерживаться величины CI = 5.0.

К сожалению, зубной материал, относящийся к *A. africanus*, имеет плохую сохранность и связанность, что не позволяет удовлетворительно дифференцировать диету особей. Отметим лишь, что протостилидный гребень эмали моляров нижней челюсти у “грацильных” *A. africanus* располагается мезиально вокруг основания дентинного рожка протоконид (мезиобуккальный угол коронки) (Skinner et al., 2009). В то время, как у “*P. robustus*” он соединяет рожки дентина протоконид и гипоконид, значительно укрепляя буккальную сторону, увеличивая фактически его букколингвальную ширину, что в совокупности с более толстой шапкой эмали подтверждает одонтологическое приспособление моляров для тяжёлой обработки растительной пищи (Skinner et al., 2009).

4.11. *Homo* sp. indeterminate from Ledi-Geraru

Левая половина нижней челюсти LD 350-1 и несколько зубов, связанных с ней в залежи пространственной близостью, найденные в слоях возрастом 2.8–2.75 млн на площади Ledi-Geraru, региона Afar в Эфиопии, назначены на неопределённый вид из рода *Homo* (Villmoare et al., 2015).

Высота и ширина тела нижней челюсти у M1 составляет 31.7 мм и 19.3 мм, что в пределах значений таксона omnivorous и немного превышает эти размеры у A.L. 288-1 (30.0 мм и 17.1 мм) весом 27.6 кг, что позволяет предположить, что вес особи LD 350-1 будет около 30 кг.

Выраженный окклюзивный рельеф бугорков моляров также показывает всеядность. Однако премоляры из этого набора показывают сильный уплощённый окклюзивный износ эмали, вплоть до дентина, что предполагает растительноядную диету.

4.12 *Australopithecus garhi*

Вид включает краниодентальные и посткраниальные элементы возрастом 2.5 млн из нескольких площадей из слоёв Natuyae формации Bourgi в среднем течении реки Awash в Эфиопии.

Теменные кости черепа BOU-VP-12/130 с $ECV=450 \text{ см}^3$ (Holloway et al. 2004) (голотипа вида) имеют хорошо сформированный сагиттальный гребень (Asfaw et al., 1999), свидетельствующий о специализированной растительной диете особи. Об этом же свидетельствует износ фронтальных зубов в окклюзивной плоскости, а также моляризация премоляров и общий мегадонтизм щёчных зубов, в первую очередь за счёт BL-экспансии: RP^3 (11.0MD/16.0BL); RM^2 (14.4MD/17.7BL) (Asfaw et al., 1999).

Растительность представляет также образец BOU-VP-12/87 фрагмент свода которого содержит черепной гребень.

Среди ископаемых *A. garhi* описано две плечевых кости. Одна, BOU-VP-35/1 с длиной 310–325 мм (Asfaw et al., 1999) подобной STS 7 *A. africanus* с длиной 310 ± 15 мм (Wolpoff, 1973) и весом 54.6 кг (McHenry, 1992a), что предполагает её вес около 55 кг и относит в большетельный *radicophagous*. И вторая, BOU-VP-12/1A-G с длиной приблизительно 236 мм (Asfaw B., et.al. 1999), одинаковой в размере с A.L. 288-1 (235 мм) (McHenry, 1992b), что позволяет считать её вес не более 30-ти кг и относит в малотельный таксон *omnivorous*.

Изучая место, которое мог бы занимать вид *A. garhi* среди прямоходящих приматов своего времени, (Asfaw et al., 1999) указывают на два явных адаптивных образца прямоходящих приматов в период 2.7 млн. Также на две группы или на две морфы размера 29 и 45 кг делит “ранних гоминид” McHenry (1992b). Оценивая массы тела по четырём параметрам, Steudel (1980) разделяет прямоходящих приматов на две группы со средним весом 36 кг для “грацильных” и 59 кг “робустных”. Правда, он изучал только виды *A. africanus* и *A. robustus* и чуть более позднего времени 3.3–1.5 млн, но все эти подразделения вполне совпадают с дифференциацией по весу особей таксонов, рассмотренных в настоящей работе за период времени 6.2–2.5 млн, где вес всеядных находится в диапазоне примерно 27.6–33.3 кг, а вес растительных – 38–70 кг.

Такое различие в размерах между растительными и всеядными определяется соотношением Jarman-Bell: качество диеты (то есть энергии и питательной плотности пищи) обратно пропорционально массе тела. Объяснение этому – принципиальное отличие в функционировании и в величине желудочно-кишечного тракта для усвоения сырого крахмала (зерна и луковиц) и белковой мясной пищи (Chivers and Hladik, 1980). Для млекопитающих, потребляющих траву, соотношение между длиной кишечника и ростом составляет 15.1; для зерноядных – 8.7; для всеядных – 6.8; для человека – 5.0–6.3 (Nesturkh, 1970).

4.13. *Australopithecus aethiopicus*

Приступая к рассмотрению вида *A. aethiopicus* отметим наиболее заметный образец KNM-WT 17000 (Black Skull) возрастом 2.5 млн (Walker et al., 1986). Черепная морфология KNM-WT 17000 и, в частности, сагиттальный гребень предполагают наличие робустной жевательной мускулатуры, свидетельствующей о специализации зубочелюстного аппарата к длительной обработке тяжелой пищи, что относит особь в таксон *radicophagous*. Заметим, что первоначально он был назван *A. boisei* (Walker et al., 1986), но учитывая, что и голотип – ОН 5 и другие фоссилии вида *A. boisei* были найдены в более поздних слоях, KNM-WT 17000 был объединён с беззубой нижней челюстью ОМО 18 и выделен в новый вид *A. aethiopicus*.

Обратим также внимание на то, что к этому моменту времени отличие “робустных” и “грацильных” прямоходящих приматов становится настолько очевидным, что большетельные образцы видов *A. aethiopicus*, *A. robustus* и *A. boisei* испытывают схожие переназначения или иногда даже объединяются в отдельный род *Paranthropus*.

Эндокраниальный объём KNM-WT 17000 составляет 410 см³. Премоляр Р³ у KNM-WT 17000 имеет размеры 11.5MD/16.2BL, что близко к максимальным значениям среди всех большетельных особей палеовозраста 3.0–2.5 млн и эти величины чуть выше, чем таковые, например, для РР³ образца BOU-VP-12/130 вида *A. garhi* - 11.0MD/16.0BL.

Ещё один образец ОМО L 338у-6 палеовозрастом 2.39 млн имеет эндокраниальный объём 427 см³. (White and Falk, 1999), сагиттальный гребень также относит его в таксон *radicophagous*.

4.14. *Australopithecus sediba*

Вид представлен двумя частичными скелетами – юной МН1 и взрослой МН2 особи, обнаруженными на площади Малара провинции Gauteng Южной Африки (Berger et al., 2010) в отложениях возрастом 1.977 млн. (Pickering et al., 2011).

Вес МН1, рассчитанный по формуле Eq.1 исходя из FHD=29.8 мм (Berger et al., 2010), составляет 29.7 кг и относит скелет к малотельным. Грацильная архитектура черепа МН1 не показывает возможности крепления мощных мышц для тяжелого жевания, нижняя челюсть МН1 с высотой и шириной тела у М1 – 28 и 18 мм попадает в диапазон всеядных, форма коронок и окклюзивный износ зубов (Berger et al., 2010) также не свойственны растительноядным. Объём ЕСV = 420 см³ особи МН1 (Kibii et al., 2011) показывает по формуле Eq.3 индекс церебролизации CI = 4.9.

Что касается МН2, то, несмотря на отсутствие краниальных измерений, для расчёта ECV можно использовать измерения таза. Величина Con_{min} его родового канала $inlet\ sd=8.17$ см (Kibii et al., 2011) позволяет рассчитать ECV самой особи, который по формуле Eq.2 (с гендерной коррекцией -10%) составит 589 см^3 .

При весе 34.8 кг, рассчитанном по формуле Eq.1 исходя из $FHD=32.7$ мм (Berger L.R. et al., 2010), индекс церебролизации особи МН2 по формуле Eq.3 составит $CI = 8.3$. Величина индекса явно указывает на всеядность особи, но при этом мы наблюдаем некоторое увеличение веса особи таксона omnivorous.

Однако в наборе фоссилий, представляющих МН2 присутствует нижняя челюсть UW 88-54, которая показывает сильный окклюзивный износ (Berger et al., 2010), присущий растительноядной диете, что единственно объяснимо её принадлежностью к некой другой особи.

Кроме того, у фоссилий из набора МН2 есть ещё признаки, которые плохо согласуются минимум как с 4-х миллионлетней эволюцией прямохождения. Так, особенности строения руки МН2 связаны с регулярным передвижением по деревьям (Kivell et al., 2011), морфология ступни, лодыжки и дистальной части большеберцовой кости также предполагают, что эксплуатация древесных сред обитания была важной частью поведенческой экологии особи (Zipfel et al., 2011).

4.15. *Homo rudolfensis*

Типовой образец вида KNM-ER 1470 – довольно комплектный череп без каких-либо зубов, возрастом 1.9 млн (Leakey R., 1973). Отличительной особенностью образца, является отсутствие сагитального гребня и отметок для крепления тяжёлых мышц, которые могли бы характеризовать жевательную и дробящую специализацию краниодентального аппарата. Малая толщина височной чешуи – 6 мм (Kimbel et al., 2004), позволяет отнести образец в таксон omnivorous. Объём мозга 752 см^3 , указанный для KNM-ER 1470 (Holloway et al., 2004), позднее был уменьшен до 700 см^3 (Bromage et al., 2008).

Кроме этого, KNM-ER 1470 показывает новые признаки, не обнаруживаемые ранее у прямоходящих – округлённая предлобная доля и треугольная мозжечковая доля, что показывают форму подобную форме у современного человека. Внутричерепной слепок показывает также значительную асимметрию: левое затылочное *retalia* (в ширину и в заднем выступании) и правое лобное (в ширину), что позволяет говорить о праворукости всеядных прямоходящих, при том, что и некоторые каменные инструменты показывают производственный процесс, выполненный правой рукой

(Holloway et al., 2004). Такое увеличение объёма и изменение структуры мозга особей таксона omnivorous определённо доказывают изготовление и использование ими каменных инструментов.

Робустная форма нижней челюсти KNM-ER 60000 возрастом 1.95–1.78 млн, с высотой и шириной нижней челюсти у коронки M1 – 38 и 20 мм, соответственно, небольшие передние зубы, изношенные окклюзивно (Leakey M.G. et al., 2012), свидетельствуют о растительности особи и об отсутствии какой-либо адаптации к мясной пище.

Правое бедро KNM-ER 1472 и левое бедро KNM-ER 1481 возрастом 1.9 млн (Kramer and Sylvester, 2009), имеют размеры головки бедра 40.0 мм и 43.4 мм (McHenry, 1992a) и по формуле Eq.1 показывают большедельность 49.4 кг и 57.1 кг, что также относит оба образца в таксон radicophagus.

4.16. *Homo habilis*

Голотипом вида *H. habilis* является нижняя челюсть с зубами из набора связанных остатков ОН 7 возрастом 1.75 млн, в который входят также части черепного свода и различные кости руки (Leakey L. et al., 1964). Отсутствие окклюзивного износа фронтальных зубов, выступающий клык и отсутствие молярного мегадонтизма относит особь в таксон omnivorous. Объём черепа особи составляет 687 см³ (Holloway et al., 2004), что вполне близко по размеру со всеядным KNM-ER 1470 (700–752 см³) из отложений 1.9 млн и подтверждает постепенное увеличение объёма мозга.

Существует мнение, что довольно комплектная ступня ОН 8, которая была найдена неподалёку от ОН 7, принадлежит той же самой особи. А пропорции голени образца ОН 35 совпадают с пропорциями ступни ОН 8 до степени принадлежности той же самой особи (Häusler and McHenry, 2004). Также близко совпадают расчётные веса тел ОН 8 – 31 кг и ОН 35 – 31.9 кг (McHenry, 1992a). При величине объёма мозга 687 см³ у ОН 7 и веса ОН 8/ОН 35 в размере 31–31.9 кг, индекс церебролизации такой составной всеядной особи по формуле Eq.3 составит CI = 12.6–12.3.

Также к всеядным, по толщине височной кости 5.2 мм (Kimbel et al., 2004) и грацильности нижней челюсти, высота и толщина которой составляют 27 и 18 мм, соответственно, можно отнести ОН 13 (Cindy) (Leakey M.G. et al., 2012) палеовозраста 1.66 млн с ECV = 650 см³ (Holloway, et al., 2004).

Частичный скелет ОН 62 палеовозраста 1.8 млн весом P_b=33 кг (McHenry, 1992a) показывает малотельность. На основании грацильности фациодентальных костей он определён к виду *H. habilis* (Johanson et al., 1987). Традиционная реконструкция бедренной кости ОН 62 при сопоставлении с A.L. 288-1 предлагала особь ростом в 1.0 м с обезьяно-

подобным соотношением конечностей. Но мы полностью соглашаемся с Häusler and McHenry (2004), которые указали на конгруэнтность бедра ОН 62 бедру ОН 34 (*Homo sp. indet.*) палеовозраста 1.15–0.8 млн, что позволило оценить длину бедра ОН 62 в 354–404 мм и, что очень важно, показать, что плечебедренные пропорции и грацильных и робустных особей не отличаются существенно друг от друга, и все вместе попадают в диапазон современного человека.

Частичный череп KNM-ER 1805 (The Mystery Skull) возрастом 1.85 млн имеет $ECV = 582 \text{ см}^3$ – наибольший для прямоходящих в гиподигме *H. habilis* и показывает сагиттальный гребень (Holloway et al., 2004), что относит его в таксон *radicophagous*. Ввиду отсутствия связанных посткраниальных остатков, подберём ему парой самую тяжёлую особь вида *H. habilis* – правую плечевую кость KNM-ER 739 палеовозрастом 1.6–1.5 млн с расчётным весом 72.4 кг (McHenry, 1992a). Для этой составной растительноядной особи по формуле Eq.3 получаем $CI = 3.9$.

4.17. *Australopithecus boisei*

Фоссилии *A. boisei* были найдены главным образом в Восточной Африке в Эфиопии, Танзании и Кении в отложениях возрастом 2.3–1.2 млн. Первым образцом, который определил в дальнейшем признаки вида, был почти полный череп без нижней челюсти ОН 5 (Zinj) палеовозрастом 1.8 млн, найденный в Olduvai Gorge в Танзании (Leakey L., 1959) с $ECV = 520 \text{ см}^3$ (Holloway et al., 2004). Общий окклюзивный износ, крайняя эмалированность и мегадонтизм щёчных зубов нижней челюсти: у M^1 – 18x15.5 мм, M^2 – 21x17 мм, M^3 – 21x16 мм (Leakey L., 1959), всё это позволяет включить особь в таксон *radicophagous*.

Далее во времени растительноядную линию прямоходящих продолжает робустный череп с сагиттальным гребнем KNM-ER 406 возрастом 1.5 млн и $ECV = 500 \text{ см}^3$ (Holloway et al., 2004).

Ещё моложе череп с нижней челюстью KGA10-525 с краниальным объёмом 545 см^3 (Holloway et al., 2004) палеовозрастом 1.4 млн, найденный в Konso Эфиопии. Сагиттальный гребень, обширный зубной износ, мегадонтизм заклыковых зубов (у $LM_2 - BL=16.8$ мм, у $LM_3 - 21MD/17.7BL$, $RM^2 - BL=19.2$ мм, $RM^3 - BL=19.1$ мм) и массивная нижняя челюсть высотой и толщиной тела у $M1 - 41.5$ мм и 29 мм соответственно (Suwa et al., 1997) относят особь в таксон *radicophagous*.

Некоторое затруднение в таксонировании имеет черепной свод KNM-ER 407 палеовозраста 1.85 млн с $ECV = 510 \text{ см}^3$ и частичный череп KNM-ER 732 палеовозраста 1.7 млн с $ECV = 500 \text{ см}^3$ (Holloway et al., 2004), которые

настолько отличаются по форме и по размеру от первых трёх черепов, что начальная таксономическая оценка помещала их в “...грацильные Австралопитеки или в самые ранние представители Homo” (Wood and Constantino, 2007). Архитектура черепов, не предполагающая крепления мощных мышц для тяжёлого жевания, а также малая толщина височной чешуи 5.5 и 5 мм соответственно (Kimbel et al. 2004) относят особи этих фоссилий в таксон omnivorous. Однако объёмы черепов, если их сравнивать с соодновременными всеядными ОН 7 – 687 см³ (1.75 млн) и ОН 13 – 650 см³ (1.66 млн) слишком малы, а отсутствие зубов или связных посткраниальных остатков не позволяют выполнить более точную диетическую диагностику.

В наборе фоссилий ОН 80 палеовозрастом 1.34 млн, который раскопан на 4-м уровне толщи ВК (Bell’s Korongo) Bed II, Olduvai Gorge в Танзании, есть зубы и фрагменты конечностей (Dominguez-Rodrigo et al., 2013). Однако резцы ОН 80-1, ОН 80-5, -6, -7 показывают “стригущую” окклюзию, свойственную всеядным, а заклыковые зубы, изношенные окклюзивно до плоскости (Dominguez-Rodrigo et al., 2013), свидетельствуют о растительной специализации в диете. Фрагментация и состояние посткраниальных остатков не позволяют определить размерность особи.

Отсутствие сколь-нибудь связных остатков, позволяющих диагностировать диету, рассчитать вес тела и ECV для *A. boisei*, вынуждает нас предположить, что растительная особь KGA10-525 (1.4 млн) с наибольшим краниальным объёмом 545 см³ имела и наибольший среди гиподигмы *A. boisei* вес 61.5 кг подобный зарегистрированному у KNM-ER 993 (1.6–1.5 млн) (McHenry, 1992a). В этом случае, индекс церебролизаии для большетельной особи KGA10-525 таксона *radicophagous* по формуле Eq.3 составит CI = 4.0.

4.18. *Australopithecus robustus*

Фоссилии, отнесённые к *A. robustus*, были раскопаны в шести местах Южной Африки: Kromdraai, Swartkrans, Drimolen, Gondolin, Sterkfontein и Coopers.

Типовым образцом вида является череп TM 1517 с половиной нижней челюсти (ранее *Paranthropus crassidens*) из отложений Kromdraai “B” возрастом 2.0–1.5 млн (Broom, 1938). Износ и строение заклыковых зубов TM 1517a,b (Thackeray et al., 2001) позволяют отнести особь в таксон *radicophagous*.

Довольно маленький череп DNH 7 (Eurydice) раскопан в отложениях возрастом 2.3 млн в Drimolen. Передние и боковые зубы, и в нижней и в верхней челюсти показывают заметный окклюзивный износ, острые выступы

на молярах стёрты, премоляры в большой степени моляризованы. И хотя у этого экземпляра стреловидный гребень отсутствует, мы, соглашаясь с Keyser (2000), что это особь женского пола, относим его в таксон *radicophagous*. Общие признаки обоих образцов дают представление о главной морфологической особенности вида – массивной краниодентальной системе, предназначенной для растирания жёстких и хрупких растительных продуктов.

Также к растительноядным можно отнести череп SK 48 палеовозрастом 2.0–1.5 млн, с ECV = 476 см³, который имеет сагиттальный гребень и молярный мегадонтизм.

Отметим, что среди фоссилий из отложений сайта Kromdraai “B” встречаются образцы, которые можно было бы отнести и в таксон *omnivorous*. Например, не имеющий окклюзивного износа заострённый клык Lc (TM 1601c), несколько резцов из Swartkrans провинции Gauteng, которые заточены лопаточкой функционально для исполнения стригущей функции наподобие ножниц, и у которых отсутствует LL-экспансия: LI¹ (SWT1/LB-13) даёт 8.9MD/7.2LL=1.24; RI¹ – (SWT1/LB-16) 7.0MD/6.3LL=1.11; I¹ – (SWT/TC-4) 9.4MD/7.6LL=1.24; RI¹ – (SK 3) 9.0MD/7.1LL=1.27 и I¹ – (SK 40) 9.0MD/7.5LL=1.2. Клык Rc (SWT1/HR-1) имеет лингвальный износ (Pickering et al., 2012).

Признаки всеядности наблюдаются среди фоссилий вида *A. robustus* и в других залежах, так, среди зубов, найденных на площади Drimolen в провинции Gauteng Южной Африки также есть образцы, не совместимые с растительноядной морфологией (Keyser et al., 2000).

Несмотря на большое количество образцов (более 500) вид *A. robustus* не представлен ни одним скелетом или сколь-нибудь связанными фоссилиями, которые позволили бы сопоставить диету, вес тела и ECV.

Интересно сравнение диафизальной морфологии двух образцов из Swartkrans палеовозраста 1.8–1.6 млн: проксимальная часть бедра SK 82 с FHD=34.4 мм и проксимальная часть бедра SK 97 с FHD=37.1 мм (Susman et al., 2001), которые по формуле Eq.1 дают вес тела особей 38 кг и 43.3 кг, соответственно.

Предварительно следует сказать, что проксимальная часть бедра испытывает через тазобедренный сустав три основных типа механической нагрузки: осевую, пропорциональную весу тела; нагрузку бокового изгиба диафиза, связанную с межвертлюжной шириной таза и длинной шейки бедра; и торсионную нагрузку, связанную с сопряжением оси подвижности голеностопного сустава с осевым движением пары “вертлюжная впадина-головка бедра”, которая развёрнута относительно медиолатеральной плоскости на угол 17-22° (Ruff et al., 1999).

- Сила противодействия осевой нагрузке веса тела пропорциональна площади поперечного сечения коры диафиза (СА – cortical area).
- Противодействием нагрузке бокового изгиба является медиолатеральное укрепление проксимальной части бедра, из-за чего поперечное сечение диафиза приобретает овальную форму.
- Адаптацией кости бедра к торсионной нагрузке является увеличение наружного диаметра диафиза бедра, при котором для заданного веса тела и площади поперечного сечения коры толщина коры уменьшается и, соответственно, увеличивается диаметр медулярного канала (МА – medullary area) (Vleuze, 2010).

Кластерный анализ позволил Vleuze (2010) по конфигурации поперечного сечения проксимальной части бедренной кости разделить прямоходящих приматов на две группы: первая группа включает современных людей и фоссилии “ранних *Homo*”, вторая - “*Paranthropus*”.

В целом, бедро “*Paranthropus*” относительно одинакового веса с первой группой характеризуется более толстой корой, но меньшим наружным диаметром диафиза, а структурные исследования указывают на элементарный способ прямохождения у “*Paranthropus*” (Vleuze, 2010).

Сведём в Table 2 величины поперечных сечений бедра для некоторых фоссилий, измеренные в проксимальной части (80% его длины от дистального конца) и в середине бедра (50% его длины).

Table 2. Данные измерений поперечных сечений диафиза

	Палео-возраст (млн)	Поперечные сечения кости бедра на 80% длины от его дистального конца				Поперечные сечения кости бедра в середине – 50% длины			
		СА	МА	ТА	%СА	СА	МА	ТА	%СА
SK 82 ¹	1.8–1.6	490	87	577	84.9				
SK 97 ¹	1.8–1.6	457	135	593	77.1				
OH 80-12 ²	1.34	524	87	611	85.7	492	35	526	93.5
KNM-ER 1808 ²	1.69					478	73	551	86.8
Modern human ¹					44.5–78.7				71.48

СА – площадь коры в поперечном сечении; МА – площадь медулярного канала; ТА (total periosteal area) – общая площадь сечения кости (ТА = СА + МА); индекс %СА = (СА/ТА) × 100.

Источник данных:

¹ (Ruff et al. 1999)

² (Dominguez-Rodrigo et al. 2013)

Сравнивая по Table 2 измерения поперечных сечений в проксимальной части бедренных костей SK 82 и SK 97, мы наблюдаем, что, несмотря на то, что SK 82 имеет большую площадь коры ($CA = 490 \text{ мм}^2$) чем SK 97 ($CA = 457 \text{ мм}^2$), тем не менее внешний диаметр коры у SK 82 в целом меньше ($TA: 577 \text{ мм}^2 < 593 \text{ мм}^2$) и, соответственно, почти в два раза меньше его медулярный канал ($MA: 87 \text{ мм}^2 < 135 \text{ мм}^2$) (Ruff et al., 1999).

Кроме этого, у SK 97 более вытянутая овальная форма в плоскости, перпендикулярной оси пары “вертлюжная впадина-головка бедра”, что вместе говорит и об отличии конфигурации поперечных сечений и о значительном различии в направлении векторов нагрузок на кости и мышцы, возникающих при передвижении этих особей, и в принципе, о различии в функционировании тазобедренных суставов и о различном типе походки этих особей.

Учитывая более сложное функционирование тазобедренных суставов и тип походки у SK 97, а также то, что значение его индекса $\%CA = 77,1$ попадает в верхнюю часть диапазона для современного человека (Ruff et al. 1999), отправляем SK 97 в таксон *omnivorous*, а особь SK 82 – в таксон *radicophagous*, и их значения индекса $\%CA$ для проксимальной части бедра принимаем как таксоноопределяющие признаки: особи с индексом $\%CA < 77,1$ относим в таксон *omnivorous*, а особи с индексом $\%CA > 84,9$ – в таксон *radicophagous*.

В таксон *radicophagous* можно отправить ещё один образец из Table 2 – бедренную кость OH 80-12 *A. boisei* палеовозрастом 1.34 млн, подобную в размерах поперечного сечения, проксимальной части бедра образца SK 82 и у которого индекс $\%CA = 85,7 (> 84,9)$.

Сравнивая свойства поперечных сечений OH 80-12 и бедра KNM-ER 1808 (*A. robustus*) в середине бедра, мы наблюдаем подобное же различие их конфигураций, что у SK 82 и SK 97 (Table 2). KNM-ER 1808 имеет меньшую площадь CA, большую TA, и площадь MA, в два раза превышающую у OH 80-12, что позволяет отправить KNM-ER 1808 в таксон *omnivorous* и для середины бедренной кости принять таксоноопределяющие признаки: при $\%CA < 86,8$ отнесение особи в таксон *omnivorous*, при $\%CA > 93,5$ – в таксон *radicophagous*.

Завершая рассмотрение образцов SK 82 и SK 97, обратим внимание на слишком малый расчётный вес (38 кг) для растительной особи SK 82. При том, что его “опорная” площадь сечения CA больше, чем у всеядной особи SK 97 (Table 2), это, безусловно, требует в дальнейшем отдельного,

внимательного рассмотрения. В любом случае, возможность наложения веса тела особей исследуемых таксонов требует для фоссилий из отложений моложе 2.0 млн ограничить применение альтернативного признака “большетельность – малотельность” в диапазоне веса тела от 38 до 43.3 кг.

Самую лёгкую особь вида *A. robustus* представляет головка и шейка бедра SK 3121 возраста 1.8–1.0 млн, для которых DeSilva et al. (2013) указали FHD=28.6 мм, что по формуле Eq.1 даёт вес тела 27.7 кг, что позволяет считать её малотельной и отнести в таксон omnivorous. К сожалению, среди фоссилий *A. robustus* отсутствуют черепа с расчётной величиной ECV, облигатно диагностируемые как omnivorous, но среди фоссилий вида *A. boisei* сходного палеовозраста есть частичный череп KNM-ER 732 (1.7 млн), имеющий небольшой для особей таксона этого времени объём ECV = 500 см³ и диагностируемый как всеядный. Применяя для такой условной составной особи формулу Eq.3, получаем для таксона omnivorous величину индекса церебролизации CI = 7.5.

4.19. *Homo erectus*, *Homo ergaster*

Датированный между 1.9 млн и 0.3 млн вид *H. erectus* эволюционно представляет один из видов самых близких к *H. sapiens*. Типовым образцом *H. erectus* является череп Trinil 2, найденный в 1891 Е.Дюбуа. Некоторые исследователи определяют *H. erectus* прежде всего как евроазиатский вид, позиционируя соодновременный ему вид *H. ergaster* географически, как африканский. Другие, считая, что некоторые краниофациальные отличия между ними являются видоспецифическими, признают сосуществование обоих этих видов на африканском континенте.

Учитывая, что эти морфометрические отличия имеют незначительный вес репродукции и не позволяют ни определить эколого-диетической принадлежности особи, ни каким-либо образом диагностировать через посткраниальные остатки, будем рассматривать гиподигмы африканских фоссилий обоих видов одновременно.

Наиболее известен почти комплектный скелет особи KNM-WT 15000, найденный в отложениях 1.6 млн на площади Nariokotome III, к западу от озера Turkana в Кении (Brown et al., 1985). Форма черепа KNM-WT 15000 не показывает возможности для крепления мышц, необходимых для тяжёлой жевательной деятельности, фронтальные зубы, не имеющие окклюзивного износа, поддерживают “скусывающую” функцию, боковые зубы не показывают мегадонтизма, соотношение между ними и фронтальными зубами также не

характерно для растительноядной особи, а эндокраниальный объём черепа составляет 900 см^3 (Holloway et al., 2004), что вместе относит череп в таксон omnivorous.

Однако его FHD=44 мм (Brown et al., 1985) по формуле Eq.1 даёт для посткраниальной части скелета вес особи $P_b = 58.6 \text{ кг}$, что относит посткраниальную часть KNM-WT 15000 в таксон большетельные *gadicorhagous*. О том, что череп и посткраниум относятся к разным особям, говорит отличие в определении биологического возраста на момент смерти: для черепа по зубам – около 8 лет, для посткраниальной части скелета по костным сплавлениям – 13 лет (Graves et al., 2010).

Walker and Ruff (1993) указали размеры таза KNM-WT 15000 только для inlet плоскости, где минимальной конъюгатой является максимальный диаметр $sd = 8.8 \text{ см}$, что всё же позволяет реконструировать ECV и CI для посткраниальной части скелета отдельно от краниальной.

Имеющиеся реконструкции родового канала как прямоходящих приматов, так и современного человека показывают, что Con_{min} находится либо в плоскости midplane, либо в outlet.

В платипеллоидной реконструкции таза STS 14 величина outlet sd меньше чем inlet sd примерно на 4.5%, в неплатипеллоидной – на 10–11% (Berge and Goularas, 2010), что позволяет для KNM-WT 15000 уменьшить inlet sd = 8.8 см на меньшую из них 4.5% и указать величину минимальной конъюгаты родового канала outlet sd = 8.4 см. Расчёт по формуле Eq.2 (с гендерной коррекцией – 10%) даёт для посткраниальной части KNM-WT 15000 величину ECV = 640 см^3 .

Кроме того, череп растительноядной особи имеет более толстые кости и при одинаковом с всеядной особью эктокране, как для новорождённого, так и взрослой особи, имеет меньший объём ECV, что не учитывалось при выведении формулы Eq.2 для всеядных.

Ориентируясь на височную чешую, которая у растительноядных особей примерно на 5 мм толще чем у всеядных (Table 3), и, пересчитав эндокраниальный объём $640 \text{ см}^3 = 4/3\pi R^3$ для случая более толстой чешуи ($R = R - 5 \text{ мм}$), получим для посткраниальной части скелета KNM-WT 15000 величину ECV = 560 см^3 , которая вполне в пределах диапазона таксона *gadicorhagous* и позволяет рассчитать по формуле Eq.3 величину индекса церебролизации CI = 4.4.

Возвращаясь к черепу KNM-WT 15000, который имеет наибольшую зарегистрированную для прямоходящих палеовозраста 1.6 млн величину

$ECV = 900 \text{ см}^3$, в предположении, что и вес особи должен соответствовать максимальному значению, который для особей таксона omnivorous палеовозраста 1.8–1.6 млн составляет $P_b = 43.3 \text{ кг}$ (SK 97 *A. robustus*), рассчитаем индекс церебролизации, который по формуле Eq.3 составляет $CI = 15.5$.

Важную информацию можно получить от почти комплектного таза BSN49/P27a-d из отложений Busidima Formation возрастом 1.4–0.9 млн площади Gona, региона Afar в Эфиопии. Небольшие вертлюжные впадины BSN49/P27 с предполагаемым диаметром головки бедра 33.4–36.8 мм (Simpson et al. 2008) дают по формуле Eq.1 вес особи 36.1–42.7 кг, что попадает в интервал наложения величин исследуемых таксонов и не позволяет непосредственно по весу тела диагностировать диету.

Используя восстановленные измерения родового канала, можно рассчитать ECV особи, для чего так же, как и в предыдущем случае, уменьшим конъюгату inlet $sd = 9.8 \text{ см}$ (Kibii et al. 2011) на 4.5% до величины outlet $sd = 9.4 \text{ см}$, приближая её к минимальной конъюгате родового канала, и далее по формуле Eq.2 (с гендерной коррекцией –10%) получаем величину $ECV = 897 \text{ см}^3$, которая практически совпадает с величиной 880 см^3 , рассчитанной для особи BSN49/P27 (Simpson et al. 2008), что позволяет говорить о её всеядности и далее по формуле Eq.3 рассчитать индекс церебролизации $CI = 15.6–18.5$.

Из оставшихся фоссилий можно выделить два краниума вида *H. ergaster* – KNM-ER 3733 объёмом 848 см^3 из отложений 1.78 млн и OH 9 объёмом 1067 см^3 из отложений 1.2 млн. (Holloway et al., 2004), которые подтверждают увеличение ECV в интервале 1.8–1.2 млн для особей таксона omnivorous.

Важным свидетельством существования у членов таксона omnivorous пищеварительной физиологии, приспособленной к регулярному потреблению мяса, даёт образец OH 81, раскопанный в отложениях 1.5 млн площади SHK в Olduvai Gorge в Танзании. Фрагменты темени 2-х летнего ребенка показывают костную патологию (porotic hyperostosis) вследствие дефицита витамина B12 (cobalamin) и B9 (folic acid), что связано с диетическим недостатком продуктов животного происхождения (Dominguez-Rodrigo et al., 2012).

4.20 *Homo naledi*

Вид *H. naledi* представляет коллекцию из 737 частичных или полных анатомических элементов, обнаруженных в доломитовом горизонте не установленного возраста, в пещере Rising Star в долине реки Bloubank, провинции Gauteng в Южной Африке (Berger et al., 2015).

Коллекция достаточно гомогенно показывает трофическую всеядность, на черепках отсутствуют сагиттальные гребни, отсутствует LL-экспансия резцов (Berger et al., 2015: Table 2). Представленные авторами усреднённые данные по высоте и ширине тела нижних челюстей 26 мм и 16 мм (Berger et al., 2015: Table 1) также относят образцы в таксон omnivorous.

Единственно, моляр M_3 нижней челюсти U.W. 101-361 имеет уплощённый окклюзивный износ, что относит его особь в таксон radicophagous и, возможно, сильный окклюзивный износ имеют фронтальные зубы верхней челюсти U.W. 101-1277. Кроме этого, nasopalveolar clivus верхней челюсти U.W. 101-1277, измеренный нами (Berger et al. 2015: Figure 2c), составляет угол не более 50° , что указывает на прогнатизм, более характерный для растительноядных особей.

В любом случае, в коллекции отсутствуют образцы, показывающие какой-либо иной трофический тип, кроме исследуемого растительноядного и всеядного. Присутствие растительноядных особей в месторождении предполагает возраст слоёв залегания не моложе 1.34 млн, что и позволило включить коллекцию в интервал исследования.

V. Результаты ревизии

Диагностические признаки таксонов radicophagous и omnivorous.

Ревизия признаков африканских прямоходящих приматов периода 6.2–0.9 млн подтвердила существовавшее на всём промежутке исследования разделение прямоходящих приматов на два морфологических типа, на два аллохронных таксона, соответствующих двум типам диет – наземной крахмалосодержащей и всеядной.

Одновременно были выделены диагностические признаки краниодентальной архитектуры (Table 3) и морфометрии бедренных костей (Table 4), дихотомически указывающие на трофическое основание экологической ниши каждого таксона. Заметим, что дихотомия этих признаков позволяет устанавливать трофическую принадлежность особи по отдельным, разрозненным костным остаткам.

Table 3. Диагностические признаки краниодентальной архитектуры особей таксонов *radicophagous* и *omnivorous*

Диагностический признак	таксон <i>radicophagous</i>	таксон <i>omnivorous</i>
LL-экспансия резцов	MD/LL < 1.1	MD/LL > 1.1
Состояние окклюзивной поверхности передних зубов	Износ в окклюзивной плоскости	Режущая функция
Состояние окклюзивной поверхности боковых зубов	Износ в окклюзивной плоскости иногда до дентина	Выраженные бугорки на окклюзивной плоскости
Высота тела нижней челюсти у коронки M1	>38 мм	<32 мм
Толщина тела нижней челюсти у коронки M1	>23 мм	<22 мм
Толщина височной чешуи	8.5–11 мм	4.5–6 мм
Сагиттальный гребень	В большинстве черепов	Отсутствует
Назоальвеолярный кливус	36–50° (прогнатизм)	~82° (ортогнатность)

Table 4. Диагностические различия индекса %СА поперечного сечения бедренных костей особей таксонов *radicophagous* и “*omnivorous*”

Место замера поперечного сечения кости бедра	Индекс %СА для таксона <i>radicophagous</i>	Индекс %СА для таксона <i>omnivorous</i>
80% от его дистального конца	>84.9	<77.1
в середине – 50% длины	>93.5	<86.8

индекс %СА = $[CA/(CA + MA)] \times 100$.

Анализ полученных данных

В процессе ревизии из общей массы костных остатков прямоходящих приматов, перечисленных в опубликованных описаниях видов из Table 1, были выделены образцы, признаки которых непосредственно указывают на диету их особей или содержат сопутствующие признаки, имеющие значимый вес диагностики. В соответствии с трофической диагностикой выделенные образцы, отвлекаясь от их оригинальной видовой принадлежности, были разделены на два таксона - *radicophagous* (Table 5) и *omnivorous* (Table 6).

Расположив образцы в таблицах в хронологическом порядке возраста их отложений, к ним были добавлены морфометрические признаки костных остатков – вес тела особей, эндокраниальный объём и индекс церебролизации, которые удалось проследить в исследуемом периоде. Некоторые из признаков были взяты из опубликованных описаний, другие восстановлены с использованием методов, упомянутых выше.

Table 5. Перечень образцов, отнесённых к таксону *radicophagous*.

International Registration Number образца	Название вида	Возраст (млн)	P _b в кг.	ECV см ³	CI
I	2	3	4	5	6
ALA-VP-2/10 - LI2	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.2			
ARA-VP-7/2	<i>A. ramidus</i>	4.4	42		
ARA-VP-14/1	<i>A. anamensis</i>	4.2–4.1			
KNM-KP 29281	<i>A. anamensis</i>	4.17–4.12			
KNM-KP 29283	<i>A. anamensis</i>	4.17–4.12			
KNM-KP 34725	<i>A. anamensis</i>	4.17–4.12			
KNM-KP 29286	<i>A. anamensis</i>	4.17–4.12			
KNM-KP 29285	<i>A. anamensis</i>	4.1–3.9	47–55		
MSD-VP-5/50	<i>Australopithecus</i> sp. indet. from Woranso-Mille	3.8–3.7	60–70		
AL 333-45	<i>A. afarensis</i>	3.76–3.56		485–500	
KSD-VP-1/1	<i>Australopithecus</i> sp. indet. from Woranso-Mille	3.58	51.7	494	
BRT-VP-3/14	<i>A. deyiremeda</i>	3.5–3.3			
MAK-VP-1/3	<i>A. afarensis</i>	3.4	44.8		
MAK-VP-1/1	<i>A. afarensis</i>	3.4	50.1		
KT12/H1	<i>A. bahrelghazali</i>	3.4–3.0			
AL 438-1	<i>A. afarensis</i>	3.0			
AL 444-2	<i>A. afarensis</i>	3.0	65	550	3.9
STW 505/STW 431	<i>A. africanus</i>	2.6	62.3	560	4.2
STS 7	<i>A. africanus</i>	2.58–2.0	54.6		
KNM-KP 271 (K.H.-1)	<i>A. anamensis</i>	2.5	58		
BOU-VP-12/130	<i>A. garhi</i>	2.5		450	
BOU-VP-12/87	<i>A. garhi</i>	2.5			
BOU-VP-35/1	<i>A. garhi</i>	2.5	~55		
KNM-WT 17000	<i>A. aethiopicus</i>	2.5		410	
OMO L338y-6	<i>A. aethiopicus</i>	2.39		427	
DNH 7 "Eurydice"	<i>A. robustus</i>	2.3			
TM 1517	<i>A. robustus</i>	2.0–1.5			
SK 48	<i>A. robustus</i>	2.0–1.5		476	
KNM-ER 1472	<i>H. rudolfensis</i>	1.9	49.4		
KNM-ER 1481	<i>H. rudolfensis</i>	1.9	57.1		
KNM-ER 1805/ KNM-ER 739	<i>H. habilis</i>	1.85	72.4	582	3.9
SK 82	<i>A. robustus</i>	1.8–1.6	38		

I	2	3	4	5	6
OH 5 "Zinj"	<i>A. boisei</i>	1.8		520	
KNM-WT 15000 Postcranium	<i>H. ergaster/erectus</i>	1.6	58.6	560	4.4
KNM-ER 406	<i>A. boisei</i>	1.5		500	
KGA10-525 (KNM-ER 993)	<i>A. boisei</i>	1.4	61.5	545	4.0
OH 80-12	<i>A. boisei</i>	1.34			

Table 6. Перечень образцов, отнесённых к таксону omnivorous:
(a) область значений CI < 4.8; (b) область значений CI > 4.8.

(a) образцы из области значений CI < 4.8.					
International Registration Number образца	Название вида	Возраст (млн)	P _b в кг.	ECV см ³	CI
I	2	3	4	5	6
BAR 1002'00	<i>O. tugenensis</i>	6.2–5.65	33.3		
BAR 1001'00	<i>O. tugenensis</i>	6.2–5.65			
BAR 1425'00	<i>O. tugenensis</i>	6.2–5.65			
ASK-VP-3/400 - Rc	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.6			
ALA-VP-2/10 - Lc	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.2			
ALA-VP-2/10 - Right mandible	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.2	<30		
STD-VP-2/61	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.2			
ALA-VP-2/101	<i>Ar. kadabba</i>	5.8–5.2	<30		
ARA-VP-6/1	<i>A. ramidus</i>	4.4	<30		
ARA-VP-1/128	<i>A. ramidus</i>	4.4	<30		
ARA-VP-1/125	<i>A. ramidus</i>	4.4	~30		
ARA-VP-1/500	<i>A. ramidus</i>	4.4	~30		
ASI-VP-2/2	<i>A. anamensis</i>	4.2–4.1			
ASI-VP-2/334	<i>A. anamensis</i>	4.2–4.1			
MSD-VP-5/16	<i>Australopithecus sp.indet.</i> from Woranso-Mille	3.8–3.7	~30		
L.H.-4	<i>A. afarensis</i>	3.8–3.6			
BRT-VP-3/1	<i>A. deyiremeda</i>	3.5–3.3			
MAK-VP-1/111	<i>A. afarensis</i>	3.4	<30		
MAK-VP-1/12	<i>A. afarensis</i>	3.4			

I	2	3	4	5	6
AL 288-1 "Lucy"	<i>A. afarensis</i>	3.2–3.18	27.6	387	4.5
LD 350-1	<i>Homo sp. indet.</i> from Ledi-Geraru	2.8–2.75	~30		
Taung Child	<i>A. africanus</i>	2.8–2.4			
STS 60	<i>A. africanus</i>	2.5	~30	400	4.4

(b) образцы из области значений CI > 4.8.					
International Registration Number образца	Название вида	Возраст (млн)	P _b в кг.	ECV см ³	CI
STS 5	<i>A. africanus</i>	2.5		485	
STS 14	<i>A. africanus</i>	2.5	30	425–663	5.0
BOU-VP-12/1	<i>A. garhi</i>	2.5	<30		
MH 1	<i>A. sediba</i>	1.977	29.7	420	4.9
MH 2	<i>A. sediba</i>	1.977	34.8	589	8.3
KNM-ER 1470	<i>H. rudolfensis</i>	1.9		700–750	
KNM-ER 407	<i>A. boisei</i>	1.85		510	
OH 62	<i>H. habilis</i>	1.8	33		
SK 97	<i>A. robustus</i>	1.8–1.6	43.3		
KNM-ER 3733	<i>H. ergaster/erectus</i>	1.78		848	
OH 7/OH 8/OH 35	<i>H. habilis</i>	1.75	31.5	687	12.3–12.6
KNM-ER 732	<i>A. boisei</i>	1.7		500	
SK 3121/KNM-ER 732	<i>A. robustus</i>	1.7	27.7	500	7.5
KNM-ER 1808	<i>A. robustus</i>	1.69			
OH 13 "Cindy"	<i>H. habilis</i>	1.66		650	
KNM-WT 15000 Cranium	<i>H. ergaster/erectus</i>	1.6	43.3	900	15.5
OH 81	Sp. indet. from site SHK, Olduvai	1.5			
BSN49/P27	<i>H. ergaster/erectus</i>	1.4–0.9	36.1–42.7	897	15.6–18.5
OH 9	<i>H. ergaster/erectus</i>	1.2		1,067	

Предварительное рассмотрение таблиц 5 и 6 показало некоторые изменения морфометрических признаков во времени, но поскольку табличное представление данных не позволяет увидеть ни характера этих изменений, ни сопоставить по ним таксоны друг с другом, представим табличные данные в графическом виде.

Признак “вес тела особи”

Отообразим изменение веса тела особей исследуемых таксонов на координатной плоскости, для чего отложим по оси х-абсцисс шкалу времени в млн.лет назад, а по оси у-ординат значения веса тела особей в кг, взятые из таблиц 5 и 6.

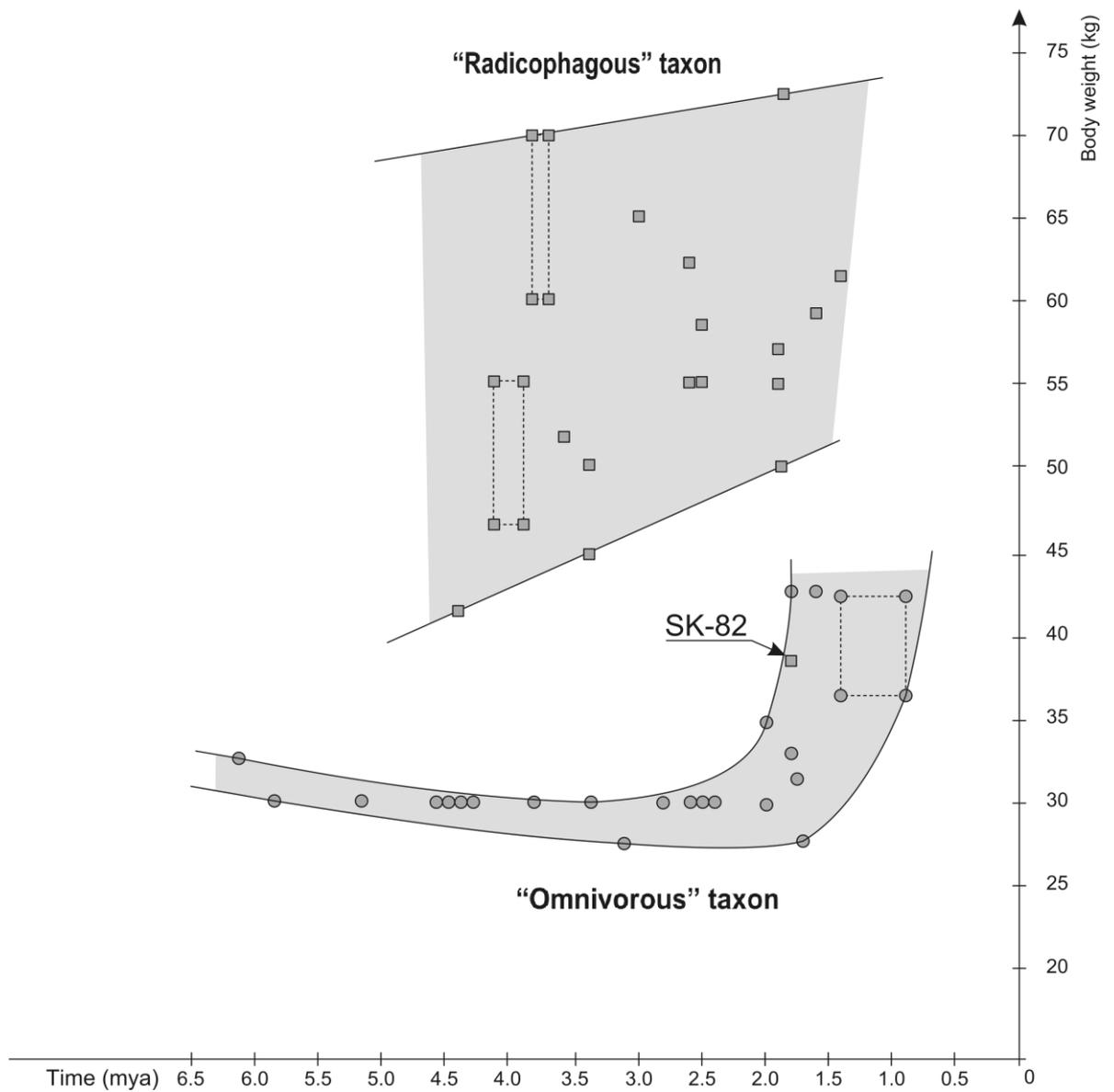


Fig. 1. Изменения веса тела особей таксона radicophagous и omnivorous.

На графике (Fig.1) мы наблюдаем две области значений веса тела, соответствующие таксонам *radicophagous* и *omnivorous*, что подтверждает “большетельность” растительноядных и “малотельность” всеядных особей.

Индекс церебролизации

Важным отличием таксонов между собой является уровень гоминизации их особей, определяемый CI, рассчитанным по формуле Eq.3.

Построим на координатной плоскости филогенетические линии обоих таксонов по индексу церебролизации, для чего отложим по оси x-абсцисс шкалу времени в млн.лет назад, а по оси y-ординат – значения CI, взятые из таблиц 5 и 6.

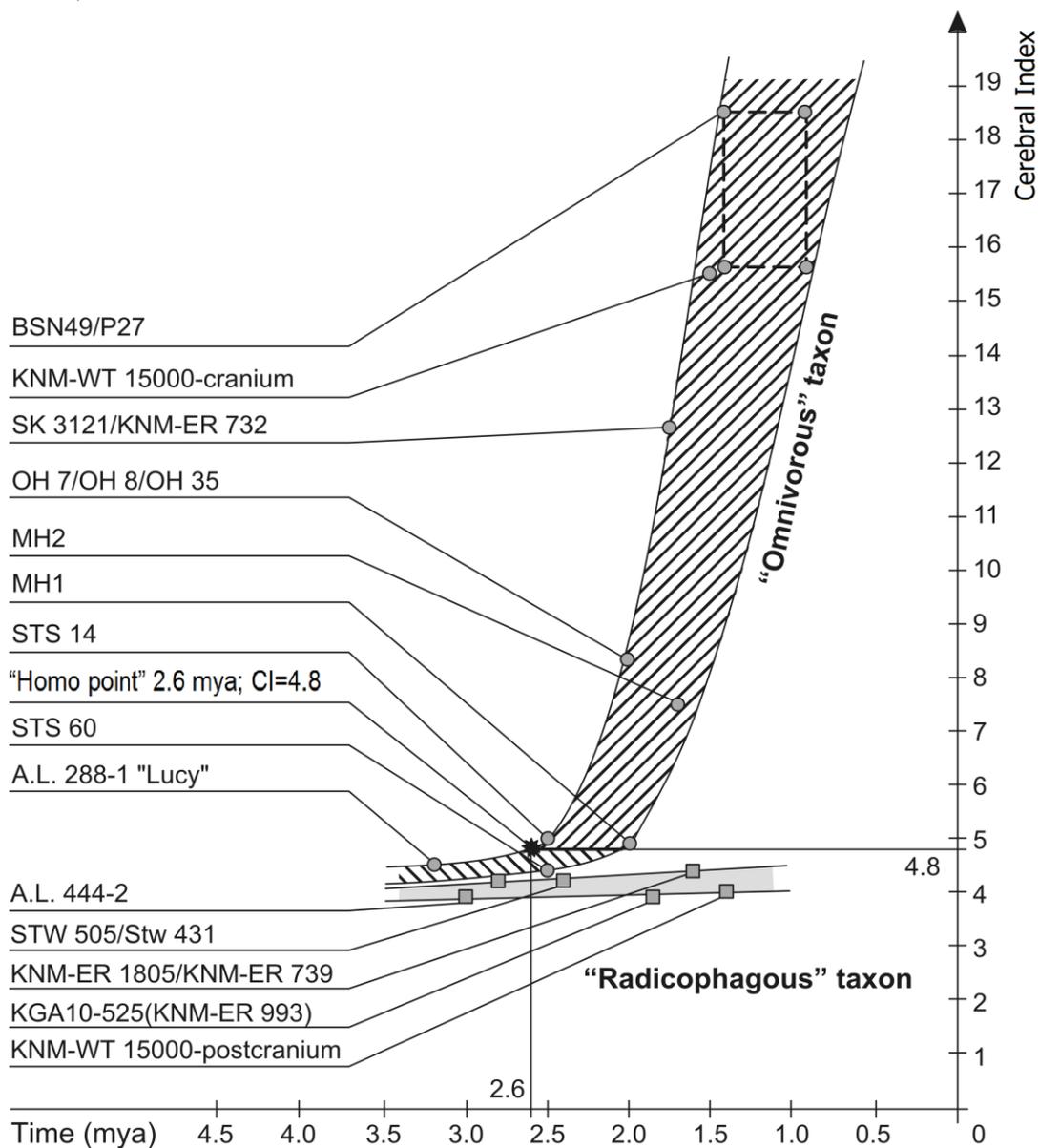


Fig. 2. График изменения индекса церебролизации CI таксонов *radicophagous* и *omnivorous*.

График (Fig.2) показывает, что области значения CI таксонов, образуют две филетические ветви, которые в интервале 3.2–2.5 млн имеют близкие величины, почти касаясь в значении CI = 4.4, но затем ветвь таксона omnivorous начинает расти, фактически экспоненциально, указывая на значительный рост уровня гоминизации.

Особенности морфологии руки и каменные инструменты

Напомним, что признаки с малым “весом репродукции” или вовсе не имеющие палеонтологической истории, исключались из рассмотрения.

Рассмотрим особенности морфологии руки, наблюдаемые на всём интервале исследования, а также появление в палеонтологической истории прямоходящих приматов каменных инструментов, что непосредственно с этим связано.

У образца BAR 1901'01 вида *O. tugenensis* возрастом 6.2–5.65 млн, наиболее раннего члена таксона omnivorous, обнаружено дорзопальмарное уплощение дистальных фаланг и медиолатеральное расширение апикальных пучков в их дистальной части, что свидетельствует о наличии на концах пальцев дактильных подушек, которые увеличивают поверхность контакта с объектом захвата и манипуляции (Almeciija et al., 2010).

Кроме этого, дистальная фаланга большого пальца (PDP – pollical distal phalanx) образца BAR 1901'01 показывает явную ложбинку для сгибающейся мышцы с отмеченной асимметрией к радиальной стороне (Almeciija et al., 2010). При захвате кистью руки предмета манипуляции и прижмем его пальцами к ладони, эта мышца позволяет дополнительно фиксировать предмет оппозитным прижимом большого пальца (“power grip” по терминологии J.R.J.Napier). Это показывает, что использование палок и костей в качестве подручных предметов (“остеодонтокератическая культура” по терминологии R. Dart) было обычной практикой уже для наиболее ранних особей таксона omnivorous.

Особенно высокую степень апикальной и диафизальной массивности дистальной фаланги демонстрирует большой палец более поздней особи таксона omnivorous ОН 7 из гиподигмы вида *H. habilis* (1.75 млн), у которого коэффициент робустности PDP составляет $MLT/L = 0.611$ (Almeciija et al., 2010), где: MLT – медиолатеральная ширина концевой пучка PDP, а L – длина PDP. Это значительно выше чем у BAR 1901'01, где $MLT / L = 0.43$, что свидетельствует об усилении со временем роли большого пальца в повседневной деятельности особей таксона omnivorous. Такое свойство большого пальца обеспечивает бóльшую устойчивость и силу оппозитного упора подушки его апикального пучка, позволяя удерживать объект

манипуляции между подушкой большого пальца и подушками остальных пальцев (“a precision grip” по терминологии J.R.J. Napier).

Доказательство физиологических возможностей кистей рук и умения ими владеть получено в слоях Sidi Nakoma возрастом 3.42–3.24 млн, на площади Dikika в Эфиопии, где зарегистрировано применение камней для разделки туш копытных животных (McPherron et al., 2010).

Анализ отметок от порезов и ударов на костях не показал какого-либо соответствия между формой ударной поверхности используемого камня и предпочтительным типом нанесённого повреждения, что позволило (McPherron et al., 2010) предположить отсутствие предварительной подготовки каменного инструмента. К тому же крупнозернистость используемых камней не предполагает каких-либо плоскостей анизотропии, необходимых для отделения отщепов по технологии “Oldowan”.

К этому же времени относится и первая коллекция каменных инструментов, найденная в слоях Lomekwi (3.3 млн) формации Nachukui, к западу озера Turkana, в северной Кении (Harmand et al., 2015). Всего зарегистрировано 149 артефактов из камней разной породы, разной формы и размеров – от пластинки шириной ~1 см, до очень больших булыжников весом 15 кг и ядер. Присутствие среди артефактов наковален и ударников говорит о технологии, по которой острая кромка у ядра получается при расколе камней ударами друг об друга (Harmand et al., 2015). При этом тип острой кромки, средний вес и порода каменных артефактов вполне соотносятся с тем же у инструментов, предположительно сделавших отметки на костях копытных животных найденных в слоях возрастом 3.42–3.24 млн площади Dikika в Эфиопии (McPherron et al., 2010).

Технологические и морфологические отличия этой технологии дробления от более поздней технологии отщепления “Oldowan” позволили Harmand et al. (2015) присвоить ей название “Lomekwian”.

По нашему мнению, такая техника дробления, которая не предполагает формирования острой кромки, иллюстрирует завершающий этап развития остеодонтокератической культуры – культуры использования подручных предметов и предвещает технологию изготовления истинных инструментов – индустрию “Oldowan”.

Первое появление “истинных” инструментов зарегистрировано на 15-ти площадях бассейна реки Kada Gona – притока Awash в Эфиопии, где в слоях возрастом 2.6–2.5 млн открыто более 3000 артефактов, изготовленных из камня по технологии “Oldowan” (Semaw, 2000).

Инструментальная обработка туш животных ставит вопрос о том, какой таксон может быть ответственен за изготовление каменных инструментов.

Учитывая, что террестриальный растительноядный тип зубов не позволяет обрабатывать эластичную упругую мясную пищу (Lucas and Peters, 2000.), а её переваривание вызывает белковое отравление, можно исключить членов таксона *radicophagous* из претендентов на изготовление каменных инструментов.

Т.о. можно утверждать, что появление первых истинных инструментов, произошедшее в 2.6 млн, коррелирует с увеличением объёма головного мозга и эволюцией кисти руки у особей таксона *omnivorous*.

Недостаток морфометрических данных по дистальной фаланге большого пальца у особей популяции из Kada Gona не позволяет указать пограничное значение индекса робустности, соответствующее $CI = 4.8$, поэтому, считая необходимым дальнейшее изучение PDP мы, тем не менее, укажем имеющиеся значения индекса робустности PDP для разных областей значений CI.

Table 7. Значения индекса робустности PDP для разных областей значений CI таксона *omnivorous*

	CI < 4.8	CI > 4.8
Индекс робустности PDP	$MLT/L \leq 0.43$	$MLT/L \geq 0.611$

MLT – медиолатеральная ширина концевой пучка PDP; L – длина PDP.

VI. Вертикальная по отложениям система видов африканских прямоходящих приматов

A-is bipedius incertae sp.

Подобие локомоторных аппаратов при уникальности прямохождения как способа передвижения особей исследуемых таксонов, предположительное схождение областей значения веса тела особи ранее интервала наблюдения (Fig.1) и асимптотический характер сближения индексов церебролизации (Fig.2) позволяют предположить происхождение таксонов *radicophagous* и *omnivorous* от некоего общего предкового вида, уже обладавшего прямохождением, что устанавливает их взаимный филетический статус – “siblings”.

На начало интервала исследования (6.2 млн) таксоны уже были разделены морфологически и трофически, следовательно, их возникновение и формирование произошло ранее этого времени, и хотя назначение предкового вида носит предположительно прогностический характер, считаем необходимым обозначить его в категориях VDDS для теоретической систематизации и последующих исследований.

Присвоим гипотетическому предковому виду, от которого произошли таксоны *radicophagous* и *omnivorous*, название *a-is bipedius incertae sp.*

Видовое название *bipedius*, что в классическом переводе с латыни означает “двухступнёвый (на двух стопах)”, отражает способ локомоции и стояния с опорой только на ступни нижних конечностей.

Отметим, что ни ареал, ни горизонты залегания вида *a-is bipedius* в рамках статьи не исследованы и можно лишь предположить, что сам этот вид произошёл от некоего, также неизвестного, но арбореального вида из отряда приматов (Linnaeus 1758).

Единственно, поскольку переход арбореального вида к прямохождению связан с его вхождением в новую адаптивную зону, мы, следуя рекомендации Маур (1969: 10.5.2), можем присвоить виду *a-is bipedius* ранг родообразующего, создавая при этом новый род *Bipedius*.

Заметим, что необходимость создания рода *Bipedius* в рамках настоящей работы также носит системный характер и предназначена, в бóльшей мере, для уточнения направления дальнейших исследований.

Bipedius radicophagous sp. nov.

Первые особи таксона *radicophagous* на африканском континенте зарегистрированы в отложениях возрастом около 5.8 млн и наблюдались до 1.34 млн, после чего исчезли из палеонтологической летописи, предположительно, вымирая (Table 5).

Симпатрическое, на протяжении более 4-х млн, сосуществование этого таксона с sibling-таксоном *omnivorous* указывает на то, что аллохронный таксон *radicophagous* удовлетворяет первому признаку из триады признаков вида VDDS – репродуктивное сообщество.

Узкоспециализированная растительная диета таксона *radicophagous* свидетельствует об обособленной экологической нише, как второго признака триады VDDS.

Филетические ветви таксона *radicophagous*, построенные по значениям веса тела (Fig.1) и индекса церебролизации (Fig.2), указывают на канальный характер их репродукции. Среди прочих морфометрических признаков этого таксона (Table 3, 4) не отмечено ни одного, который бы имел расщепление и возникновение отдельной репродуктивной истории, что свидетельствует о канальном характере репродукции генофонда таксона и, фактически, о его обособленности, что удовлетворяет третьему признаку из триады признаков вида VDDS.

Таким образом, аллохронный таксон *radicophagous* на всём интервале наблюдения удовлетворяет всем требованиям триады признаков вида VDDS,

что позволяет в этом интервале присвоить ему номенклатурную категорию вид и название: *Bipedius radicophagous* **sp. nov.**

Слово *radicophagous* в переводе с латыни означает “питающийся корнями, корнеплодами, луковицами”, что соответствует специализации по питанию и уточняет её террестриальный характер. Родовое название *Bipedius* предполагает происхождение от гипотетического предкового родообразующего вида *a-is bipedius* и вхождение в состав образованного им рода *Bipedius*.

Ареалом вида является африканский континент, где вид присутствует в горизонтах залегания 5.8–1.34 млн.

Диагноз включает дифференциальные признаки, указанные в Table 3 и 4 для таксона *radicophagous*, а также ограничение по индексу церебролизации $CI < 4.4$ (Fig.2).

К сожалению, к настоящему времени не найдено ни одной особи, отражающей одновременно и родовую и видовую принадлежность, поэтому, пока невозможно назначить никакого типового образца.

В гиподигму вида *B. radicophagous* включить образцы, перечисленные в Table 5.

Включение отдельных образцов из различных оригинальных видов в гиподигму нового вида *B. radicophagous* требует для них изменения номенклатурного названия, тем более, что среди членов большинства этих видов одновременно присутствуют образцы, относящиеся также и к sibling-таксону *omnivorous*.

Неизбежность изменения названия для случая, когда sibling-виды при первоначальном описании имели одно название, подтверждает также Mayr (1969: 13.1.1).

Для того, чтобы не нарушать стабильности и универсальности номенклатуры и не вызывать путаницы, в случае, если оригинальное название обозначает более одного таксона, предлагается, не затрагивая пригодности названия (ICZN, 1999: Article 17.) всем образцам, включенным в гиподигму вида *B. radicophagous* (Table 5) понизить их первоначальный ранг до подвидового и установить триноминальное название. При этом для указания об изменении сочетания родового и видового названия и сохранения авторства при изменении ранга, при приведении фамилии автора первоначального описания образца следует использовать круглые скобки (ICZN 1999: 50.3.2.; 51.3).

Например, для резца ALA-VP-2/10 оригинального вида *Ar. kadabba* Y.Haile-Selassie, включённого в гиподигму вида *B. radicophagous* (Table 5), следует применять следующее наименование – *Bipedius radicophagous kadabba* (Y. Haile-Selassie) или в сокращённом написании *B. r. kadabba* (Y. Haile-Selassie).

Bipedius manuscirens sp. nov.

Таксон omnivorous исследован в интервале 6.2–0.9 млн, однако его филетические линии, построенные на основе веса тела и индекса церебролизации, имеют составной характер.

График (Fig.1) показывает в интервале 6.2–2.5 млн постоянство веса тела особей. График (Fig.2) условно показывает постоянство значений CI в интервале 3.2–2.5 млн, но учитывая, что область значений CI в интервале 6.2–3.2 млн асимптотически близка области значений вида *B. radiciphagous*, можно утверждать, что и на всём интервале 6.2–2.5 млн индекс церебролизации имеет постоянное значение.

Однако, начиная с 2.5 млн таксон omnivorous показывает увеличение веса, ECV и особенно значительное увеличение CI (Fig.2). Напомним, что в 2.6 млн некая популяция таксона omnivorous, обитавшая в районе современного бассейна реки Kada Gona, притока Awash в Эфиопии, (далее популяция “Gona”) начала изготавливать первые каменные инструменты (Semaw, 2000).

Если на шкале времени филетической ветви таксона omnivorous, построенной по CI, отметить точку с абсциссой $t = 2.6$ млн, то на верхней границе этой ветви она покажет значение ординаты $CI = 4.8$, горизонтальная линия которой разделит филетическую ветвь на две области значений. В область $CI > 4.8$ попадают члены таксона освоившие изготовление каменных инструментов, в область $CI < 4.8$ – не освоившие изготовление (Fig.2). Фактически, в момент времени 2.6 млн у таксона omnivorous произошло расщепление морфометрического комплекса признаков – веса, морфологии черепа, кистей рук и пр., и особенно заметно – CI.

Т.о. у аллохронного таксона omnivorous, существовавшего с 6.2 млн без изменения с морфотипом $CI < 4.8$, который мы назовём “материнский”, в популяции “Gona” в 2.6 млн возник и начал формироваться новый морфотип с $CI > 4.8$, который мы назовём “дочерний”, и у которого появилась собственная репродуктивная эволюционная история (Fig.2).

Исследуя материнскую часть таксона omnivorous на соответствие номенклатурной категории, можно утверждать, что её комплекс морфологических признаков в интервале исследования 6.2–2.6 млн удовлетворяет всем требованиям триады признаков вида VDDS: репродуктивная изоляция от симпатрически сосуществующего с ним sibling-вида *B. radiciphagous*; обособленная всеядная диета и экологическая ниша; а также постоянство диагностических признаков (Table 3,4) и каналный (неразветвлённая форма филетической ветви в этом интервале) характер

репродукции веса тела и индекса церебролизации (Fig.1,2), что свидетельствует и о канальном характере репродукции генофонда (материнской части таксона) и о его обособленности.

Заметим, что на филетической ветви после 2.6 млн некоторое время наблюдается одновременное сосуществование носителей материнского морфотипа – STS 60 (2.5 млн), где CI = 4.4 и дочернего – STS 14 (2.5 млн), где CI = 5.0, однако к 2.0 млн материнский морфотип окончательно исчезает из палеонтологической летописи, предположительно вымирая (Fig.2) .

Всё это позволяет нам материнскую часть аллохронного таксона *omnivorous*, наблюдаемую в интервале 6.2–2.0 млн, и ограниченную областью значений CI < 4.8 (Table 6a) назначить на номенклатурную категорию вид, которому присваиваем название: *Bipedius manuscirens* **sp. nov.**

Родовое название *Bipedius* означает вхождение этого вида вместе с sibling-видом *B. radicophagous* в состав рода *Bipedius*, который образован видом *a-is bipedius*.

Видовое имя “manuscirens”, что в переводе с латыни означает “умеющий руками/ управляющий руками”, отражает использование особями подручных предметов – палок, костей, камней, о чём свидетельствует морфология кистей рук (Almescija et al., 2010), следы разделки копытных примитивными каменными инструментами (McPherron et al., 2010) и коллекция каменных артефактов (Harmand et al., 2015).

В период времени с 6.2 до 2.6 млн ареалом вида *B. manuscirens* является весь африканский континент, но в 2.6 млн с возникновением популяции “Gona” начинается постепенное его сокращение и к 2.0 млн вид исчезает из палеонтологической летописи континента, предположительно вымирая.

Диагноз вида включает дифференциальные признаки, указанные в Table 3 и 4 для таксона *omnivorous*, ограничение по индексу церебролизации $4.4 < CI < 4.8$, а также индекс робустности $PDP\ MLT / L \leq 0.43$ (Table 7).

Типовым образцом вида назначается частичный скелет особи A.L. 288-1 (Lucy), раскопанный D.C. Johanson и T. Gray в 1974 г на площади Afar в Эфиопии. Особь A.L. 288-1 содержит родовой признак – прямохождение и дифференциальный трофический – всеядность, и служит эталоном для морфометрических измерений, позволяющих диагностировать принадлежность к виду неполных костных остатков.

В гиподигму вида *B. manuscirens* включать образцы, перечисленные в Table 6a.

Включение в гиподигму *B. manuscirens* отдельных образцов из различных оригинальных видов точно повторяет ситуацию с sibling-видом *B. radicophagous*, когда оригинальное название обозначающее более одного таксона, требует для них изменения номенклатурного названия. Поэтому, не затрагивая пригодности первоначального названия (ICZN, 1999: Article 17.), предлагается всем образцам, включенным в гиподигму вида *B. manuscirens* (Table 6a), понизить их первоначальный ранг до подвидового и установить триномиальное название. При этом для указания об изменении сочетания родового и видового названия и сохранения авторства при изменении ранга, при приведении фамилии автора первоначального описания образца следует использовать круглые скобки (ICZN 1999: 50.3.2.; 51.3).

Например, для нижней правой челюсти ALA-VP-2/10 оригинального вида *Ar. kadabba* Y. Haile-Selassie, включённой в гиподигму вида *B. manuscirens* (Table 6a), следует применять следующее наименование – *Bipedius manuscirens kadabba* (Y. Haile-Selassie) или в сокращённом написании *B. m. kadabba* (Y. Haile-Selassie).

Homo communitas sp. nov.

В 2.6 млн популяция “Gona” вида *B. manuscirens* из таксона *omnivorous*, обитавшая в районе современного бассейна реки Kada Gona, притока реки Awash в Эфиопии, начала изготавливать первые инструменты из камня по технологии “Oldowan” (Semaw, 2000). Здесь мы не исследуем механизма перехода от “доработки” подручных средств к изготовлению собственно инструментов, но наблюдаемая последующая дивергенция популяции “Gona” показывает высокую скорость морфометрических изменений скелета, и особенно CI (Fig.2).

Имея адаптивное преимущество перед материнским видом, популяция “Gona” в процессе радиации стала расширять свой ареал и к 2.0 млн (Fig.2) вытеснила материнский вид с африканского континента, что даёт основание рассмотреть номенклатурный статус этой части таксона *omnivorous*.

Во-первых, степень морфологических отличий, например, архитектуры мозга, которую, в частности, демонстрирует KNM-ER 1470 (Holloway et al., 2004), безусловно, отражает генетическую и соответственно репродуктивную изоляцию популяции “Gona” от материнского вида *B. manuscirens*, указывая на первый признак вида из триады VDDS.

Во-вторых, применение изготовленных орудий труда приводит к расширению трофической базы и созданию новой, значительно отличающейся экологической ниши.

В-третьих, отделившаяся от материнского вида филетическая ветвь популяции “Gona” не показывает никаких признаков, которые бы в исследуемом интервале свидетельствовали о дальнейшем расщеплении морфотипа. Более того, выраженный экспоненциальный характер филетической ветви возможен лишь при канальном характере репродукции морфотипа и генофонда.

И хотя в исследуемом интервале времени дочерний таксон не достигает стабилизации своих признаков, что описывается как “незавершённость видообразования” и никак не отражается номенклатурно (Maug, 1969), тем не менее, он удовлетворяет всем требованиям триады признаков вида VDDS, что позволяет нам достаточно длительный, не менее 1.7 млн, период его обособленного репродуктивного существования отразить номенклатурно, назначив ему категорию вид и присвоить название:

Homo communitas **sp. nov.**

Заметим, что изготовление прямоходящим собирателем-падальщиком каменных орудий труда и переход к активному освоению окружающей среды, означает фактически, его вхождение в новую адаптивную зону, что следуя рекомендации Maug (1969: 10.5.2) позволяет присвоить новому виду ранг родообразующего, создавая при этом новый род. Кроме этого, начиная с отложений 2.4 млн, при регистрации видов прямоходящих приматов с увеличенным размером головного мозга или имеющих отношение к артефактам “инструмент из камня”, исследователи начинают относить их к роду *Homo* (Table 1). Учитывая, что по результатам настоящей работы обнаружено, что появление обоих этих признаков коррелирует со значением индекса церебролизации $CI > 4.8$ для вновь назначенного вида, оставляем родовое имя *Homo* в контексте современного общепринятого значения.

Для наглядности, начало изготовления особями популяции “Gona” первых каменных инструментов, отметим на филетической CI-ветви таксона omnivorous (Fig.2) точкой с координатами ($t = 2.6$ млн; $CI = 4.8$), которую назовём “*Homo point*”.

Видовое имя “communitas” в переводе с латыни, означает “жизнь на общинных началах” и отражает достаточно сложно устроенный процесс изготовления, хранения и использования каменных инструментов, предполагающий коллективный характер деятельности.

Возникнув 2.6 млн в районе современного бассейна реки Kada Gona в Эфиопии, к 2.0 млн вид *H. communitas* захватывает весь африканский континент, где далее регистрируется в отложениях до 0.9 млн, что ограничено во времени лишь рамками рассмотрения в настоящей работе.

Диагнозом вида *H. communitas* является относительное увеличение объёма мозга, определяемое величиной индекса церебролизации $CI > 4.8$, рассчитанного по формуле Eq.3, умение изготавливать каменные орудия труда по технологии “Oldowan” и значение индекса робустности $PDP\ MLT / L \geq 0.611$ (Tabl. 7).

К сожалению, к настоящему времени в интервале исследования 2.6–0.9 млн не найдено ни одной достаточно полной фоссилии, отражающей определительные признаки вида *H. communitas*, поэтому пока невозможно назначить никакого типового образца.

В состав вида *H. communitas* включить образцы, перечисленные в Table 6b.

Включение в гиподигму *H. communitas* отдельных образцов из различных оригинальных видов, повторяя ситуацию с двумя первыми видами, требует для них изменения номенклатурного названия. Поэтому, также, не затрагивая пригодности первоначальных названий (ICZN 1999. Article 17) предлагается всем образцам, включенным в гиподигму вида *H. communitas* (Table 6b) установить триноминальное название. При этом для указания об изменении сочетания родового и видового названия и сохранения авторства при изменении ранга, при приведении фамилии автора первоначального описания образца следует использовать круглые скобки (ICZN 1999: 50.3.2.; 51.3).

Например, для образца STS 5 оригинального вида *A. africanus* R.Broom, включенного в гиподигму вида *H. communitas*, следует применять название *Homo communitas africanus* (R.Broom) или в сокращённом написании *H. c. africanus* (R.Broom).

VII. Результаты

Ревизия признаков фоссилизированных костных остатков африканских прямоходящих приматов показала, что прямоходящие приматы появились в палеонтологической летописи континента в промежутке времени 6.2–5.8 млн в виде двух морфологически сформированных, трофически и экологически обособленных друг от друга видов *Vipedioides radicophagous* sp. nov. и *Vipedioides manusciensis* sp. nov., которые, предположительно, произошли от

некоего гипотетического вида *a-is bipedius incertae sp.*, обладавшего уже прямохождением.

Узкоспециализированный растительноядный вид *B. radicophagous* просуществовал без каких-либо значительных изменений до 1.34 млн, возможно, несколько дольше, после чего исчез из палеонтологической летописи, предположительно вымирая.

Всеядный вид *B. manuscirens* также длительное время существовал не меняя морфотип, но в 2.6 млн одна из популяций вида начала изготавливать каменные орудия труда, что повлекло изменение её морфотипа до уровня возникновения дочернего вида *H. communitas*. Имея адаптивное преимущество, вид *H. communitas* в течение последующих 0.6 млн полностью занимает континент, вытесняя материнский вид *B. manuscirens*, который после 2.0 млн исчезает из палеонтологической летописи, предположительно также вымирая.

Вид *H. communitas* прослеживается по отложениям до 0.9 млн, что ограничено временными рамками настоящей работы.

Представим систему филетических связей видов африканских прямоходящих приматов, построенную на палеонтологической шкале времени (Fig.3).

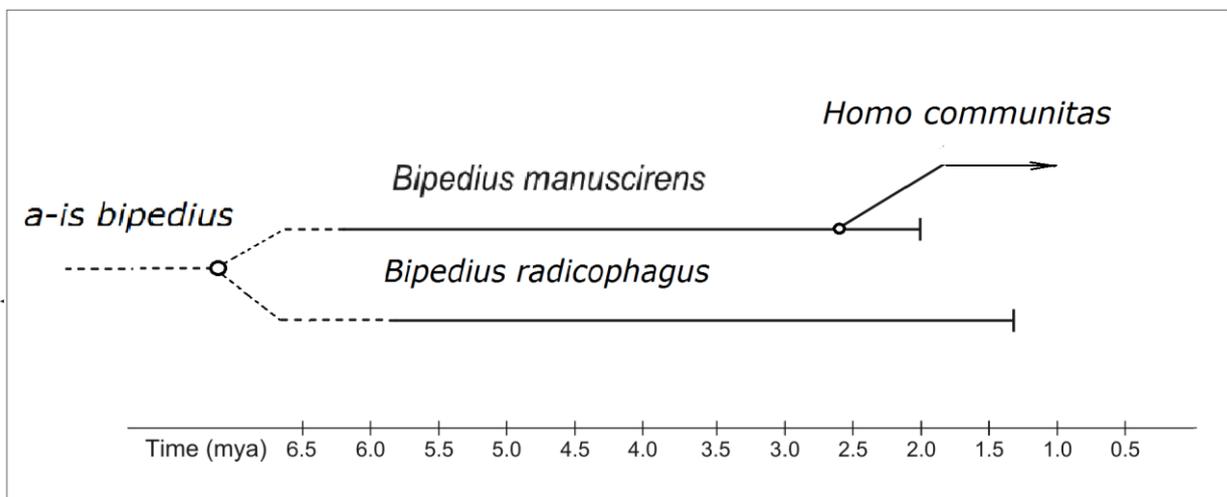


Fig. 3. Вертикальная по отложениям система видов африканских прямоходящих приматов.

VIII. Дискуссия (возможные возражения)

8.1 В процессе ревизии признаков было обнаружено четыре набора связанных фоссилий, которые показали смешанный, террестриально-арбореальный характер передвижения:

- Частичный скелет ARA-VP-6/500 "Ardi" (4.4 млн) имел особенности, не совместимые с прямохождением – ступни ног были относительно плоскими и без арок, первый палец ступни имел хватательный абдуктор.

- Ювенильная особь DIK-1-1 (3.35–3.31 млн), наряду с прямохождением, имеет горилло-подобную лопатку, длинные и изогнутые ручные фаланги, позволяющие хвататься за ветки.

- Частичный набор костей ступни BRT-VP-2/73 (3.4 млн) вместе с облигатным прямохождением показывает признаки устойчивой арбореальности – отсутствие продольной арки ступни и отведённый большой палец ступни, способный цепляться.

- Особенности строения руки MH2 (1.977 млн) связаны с регулярным древесным передвижением, морфология ступни, лодыжки и дистальной части большеберцовой кости также предполагает, что эксплуатация древесных сред обитания была важной частью поведенческой экологии особи.

Учитывая, что палеопериод 4.4–2.0 млн на африканском континенте характеризовался наступлением открытых C4-травяных пространств и значительным сокращением лесов, появление смешанных типов локомоции, возможно, объясняется более поздним, вынужденным переходом отдельных популяций арбореальных приматов к террестриальности. В любом случае, перечисленные образцы требуют дополнительного исследования.

8.2 Некоторые возражения предвидятся в недостаточной обоснованности номенклатурных актов, произведённых без учёта существующих классификаций, в особенности, при назначении рода *Bipedius*.

В настоящей работе исследован только африканский континент и, как стало понятно, недостаточно широкий временной интервал, чтобы охватить момент происхождения прямоходящих приматов, поэтому присвоение научных названий проводилось с целью отразить лишь наиболее весомые признаки, которые в дальнейшем помогут ориентироваться исследователям при расширении как географического так и временного интервала исследования.

В любом случае, только лишь окончательное выяснение филогенеза прямоходящих приматов, позволит сделать окончательные номенклатурные назначения.

Заключение

Главное значение настоящей работы, по мнению автора, заключается в том, что ревизия признаков костных остатков африканских прямоходящих приматов позволила систематизировать практически весь африканский палеоантропологический материал интервала 6.2–0.9 млн.

Определены основные направления дальнейших исследований для выяснения филогенеза прямоходящих приматов.

Одновременно подтверждена практическая ценность применения некоторых методов, как заимствованных, так и разработанных автором для восстановления отдельных морфометрических признаков костных остатков.

Хотелось бы выразить уверенность в том, что новые исследования и находки фоссилий подтвердят прогностическую ценность выполненной работы.

Благодарность

Автор благодарен за поддержку и методическую помощь оказанную деканом биологического факультета Саратовского госуниверситета, проф. Шляхтиным Г.В. и доцентом к.б.н. Беляченко А.В.; общество La Société de Biométrie Humaine, Paris за конструктивное обсуждение проблемы на коллоквиумах; Dr. Y. Deloison за поддержку и предоставленные материалы; Dr. B. Senut Laboratoire de Paleontologie MNHN, Paris за предоставленные материалы и критические замечания. Автор также хотел бы выразить благодарность всем тем, кто способствовал этой работе: за математическое обеспечение Вырскому В.А., за подготовку научной литературы Вырской М.С., коррекцию текста Остапенко Л.М., переводчику латинского языка Карначёву А.Е., проф. Тимофеевой Н.П. за перевод работы на английский язык, особую благодарность выражаю Пронину Ю.В.,

Автор благодарит Elsevier Language service за лингвистическую коррекцию текста.

Источники

- Alemseged Z., Wynn J.G., Kimbel W.H., Reed D., Geraads, D., Bobe R. 2005. A new hominin from the Basal Member of the Hadar Formation, Dikika, Ethiopia, and its geological context. *J. Hum. Evol.* 49, 499–514.
- Alemseged Z., Spoor F., Kimbel W.H., Bobe R., Geraads D., Reed D., Wynn J.G. 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443, 296–301.
- Almécija S., Moyá-Solá S., Alba D.M. 2010. Early Origin for Human-Like Precision Grasping: A Comparative Study of Pollical Distal Phalanges in Fossil Hominins. *PLoS ONE* 5(7): e11727. doi:10.1371/journal.pone.0011727.
- Asfaw B., White T., Lovejoy O., Latimer B., Simpson S., Suwa G. 1999. *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science* 284, 629–635.
- Berge C., Goullaras D. 2010. A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques. *J. Hum. Evol.* 58, 262–272.
- Berger L.R., de Ruiter D.J., Churchill S.E., Schmid P., Carlson K.J., Dirks P.H.G.M., Kibii J.M. 2010. *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopithecine from South Africa. *Science* 328, 195–204.
- Berger L.R., Hawks J., de Ruiter D.J., et al. 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLIFE*, V. 4, pp. 1–35. DOI: <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.09560>.
- Bleuze M.M. 2010. Cross-sectional Morphology and Mechanical Loading in Plio-Pleistocene Hominins: Implications for Locomotion and Taxonomy. Ph.D. Dissertation, The School of Graduate and Postdoctoral Studies, The University of Western Ontario London, Ontario, Canada. pp. 268.
- Bromage T.G., McMahon J.M., Thackeray J.F., Kullmer O., Hogg R., Rosenberger A.L., Schrenk F., Enlow D.H. 2008. Craniofacial architectural constraints and their importance for reconstructing the early *Homo* skull KNM-ER 1470. *J. Clin. Pediatric Dentistry* 33, 43–54.
- Broom R.A. 1938. The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142, 377–379.
- Brown F., Harris J., Leakey R., Walker A. 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature* 316, 788–792.
- Brunet M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz E., Moutaye A.H.E., Pilbeam D. 1995. The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273–275.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D. et al. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145–151.

Chivers D.J., Hladik C.M. 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *J. of Morphol.* 166, 337–386.

Copeland S.R., Sponheimer M., de Ruiter D.J., Lee-Thorp J.A., Codron D., le Roux P.J., Grimes V., Richards M.P. 2011. Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins. *Nature* 474, 76–78.

D'Anastasio R., Zipfel B., Moggi-Cecchi J., Stanyon R., Capasso L. 2009. Possible Brucellosis in an Early Hominin Skeleton from Sterkfontein, South Africa. *PLoS ONE* 4(7): e6439. doi:10.1371/journal.pone.0006439.

Dart R. 1925. *Australopithecus africanus*. The man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195–199.

Deloison Y. 2006. *Préhistoire du Piéton. Essai sur les nouvelles origines de l'homme*. Plon, Paris, France.

DeSilva J.M., Holt K.G., Churchill S.E., Carlson K.J., Walker C.S., Zipfel B., Berger L.R. 2013. The Lower Limb and Mechanics of Walking in *Australopithecus sediba*. *Science* 340, 1232999.

Domínguez-Rodrigo M., Pickering T.R., Diez-Martín F., Mabulla A., Musiba C., Tranco G., Baquedano E., Bunn H.T., Barboni D., Santonja M., Uribelarrea D., Ashley G.M., Martínez-Ávila M.S., Barba R., Gidna A., Yravedra J., Arriaza C. 2012. Earliest Porotic Hyperostosis on a 1.5-Million-Year-Old Hominin, Olduvai Gorge, Tanzania. *PLoS ONE* 7(10):e46414. DOI:10.1371/journal.pone.0046414.

Domínguez-Rodrigo M., Pickering T.R., Baquedano E., Mabulla A., Mark D.F., Musiba C., Bunn H.T., Uribelarrea D., Smith V., Diez-Martin F., Pérez-González A., Sánchez P., Santonja M., Barboni D., Gidna A., Ashley G., Yravedra J., Heaton J.L., Arriaza M.C. 2013. First Partial Skeleton of a 1.34-Million-Year-Old *Paranthropus boisei* from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *PLoS ONE* 8(12): e80347. doi:10.1371/journal.pone.0080347.

Drapeau M.S.M., Ward C.V., Kimbel W.H., Johanson D.C., Rak Y. 2005. Associated cranial and forelimb remains attributed to *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 48, 593–642.

Falk D., Zollikofer C.P.E., Morimoto N., Ponce de Leon M.S. 2012. Metopic suture of Taung (*Australopithecus africanus*) and its implications for hominin brain evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 109, no. 22, 8467–8470.

Geissmann T. 1986. Length estimate for KNM-ER 736, a hominid femur from the Lower Pleistocene of East Africa. *Hum. Evol* Vol.1, N.6, 481–493.

Graves R.R., Lupo A.C., McCarthy R.C., Wescott D.J., Cunningham D.L. 2010. Just how strapping was KNM-WT 15000? *J. Hum. Evol.* 59, 542–554.

Groves C.P., Mazak V. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian hominids of Africa. *Casopis pro Mineralogii a Geologii* 20, 225–247.

Häusler M., McHenry H.M. 2004. Body proportions of *Homo habilis* reviewed. *J. Hum. Evol.* 46, Issue 4, 433–465.

Haile-Selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178–181.

Haile-Selassie Y. 2010. Phylogeny of early Australopithecus: new fossil evidence from the Woranso-Mille (central Afar, Ethiopia). *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 3323–3331.

Haile-Selassie Y., Saylor B.Z., Deino A., Alene M., Latimer B.M. 2010a. New Hominid Fossils From Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and Taxonomy of Early Australopithecus. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 406–417.

Haile-Selassie Y., Latimer B. M., Alene M., Deino A.L., Gibert L., Melillo S.M., Saylor B.Z., Scott G.R., Lovejoy C.O. 2010b. An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 1–6. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1004527107

Haile-Selassie Y., Saylor B.Z., Deino A., Levin N.E., Alene M., Latimer B.M. 2012. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. *Nature* 483, 565–569.

Haile-Selassie Y., Gibert L., Melillo S.M., Ryan T.M., Alene M., Deino A., Levin N.E., Scott G., Saylor B.Z. 2015. New species from Ethiopia further expands Middle Pliocene hominin diversity. *Nature* 521, 483–488.

Harmand S., Lewis J.E., Feibel C.S., Lepre C.J., Prat S., Lenoble A., Boës X., Quinn R.L., Brenet M., Arroyo A., Taylor N., Clément S., Daver G., Brugal J.P., Leakey L., Mortlock R.A., Wright J.D., Lokorodi S., Kirwa C., Kent D.V., Roche H. 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*. 521(7552), 310–326.

Holloway R.L., Broadfield D.C., Yuan M.S. 2004. Brain Endocasts – The Paleoneurological Evidence. in *The Human Fossil Record, Volume Three*. A John Wiley, Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.

International Commission on Zoological Nomenclature, 1999. *International Code of Zoological Nomenclature (Fourth Edition)*. Natural History Museum, London: International Trust for Zoological Nomenclature. pp. XXIX + 306. ISBN 085301 006 4.

Johanson D.C., Edey M. 1981. *Lucy: the beginnings of humankind*. Simon and Schuster, New York.

Johanson D.C., White T.D. 1979. A systematic assessment of early African hominids. *Science* 203, 321–330.

Johanson D.C., Masao F.T., Eck G.G., White T.D., Walter R.C., Kimbel W.H., Asfaw B., Manega P., Ndessokia P., Suwa G. 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327, 205–209.

Kaiser T.M., Wolff C. 2005. A new approach to dental microwear in primates – a pilote study. In: Zadzinska, E (Ed.), *Current Trends in Dental Morphology Research*, University of Lodz Press: Lodz, pp. 501–516.

Keyser A.W. 2000. The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date. *S. Afr. J. Sci.* 96, 189–193.

Keyser A.W., Menter C.G., Moggi-Cecchi J., Pickering T.R., Berger L.R. 2000. Drimolen: a new hominidbearing site in Gauteng, South Africa. *S. Afr. J. Sci.* 96, 193–197.

Kibii J.M., Churchill S.E., Schmid P., Carlson K.J., Reed N.D., de Ruiter D.J., Berger L.R. 2011. A Partial Pelvis of *Australopithecus sediba*. *Science* 333, 1407–1411.

Kimbel W.H., Rak Y., Johanson D.C. with a contribution by Ralph L. Holloway and Michael S. Yuan. 2004. *The Skull of Australopithecus afarensis*. Oxford University Press. Human Evolution Series, pp. 264.

Kivell T.L., Kibii J.M., Churchill S.E., Schmid P., Berger L.R. 2011. *Australopithecus sediba* Hand Demonstrates Mosaic Evolution of Locomotor and Manipulative Abilities. *Science* 333, 1411–1417.

Kramer P.A., Sylvester A.D. 2009. Bipedal Form and Locomotor Function: Understanding the Effects of Size and Shape on Velocity and Energetics. *PaleoAnthropology* 2009, 238–251.

Leakey L.S.B. 1959. A New Fossil Skull from Olduvai. *Nature* 184, 491–493. (No.4685).

Leakey L.S.B., Tobias P.V., Napier J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7–10 (No.4927).

Leakey M.D., Hay R.L. 1979. Pliocene footprints in the Laetolil Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278, 317–323.

Leakey M.G., Feibel C.S., McDougall I., Walker A. 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376, 565–571.

Leakey M.G., Feibel C.S., McDougall I., Walker A. 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature* 393, 62–66.

Leakey M.G., Spoor F., Brown F.H., Gathogo P.N., Kiarie C., Leakey L.N., McDougall I. 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410, 433–440.

Leakey M.G., Spoor F., Dean M.C., Feibel C.S., Anton S.C., Kiarie C., Leakey L.N. 2012. New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early *Homo*. *Nature* 488, 201–204.

Leakey R.E.F. 1973. Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature* 242, 447–450.

Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, Editio decima, reformata. Salvii, Holmiae, 1758. P. i-v, 1–824.

Lucas P.W., Peters C.R. 2000. Function of postcanine tooth crown shape in mammals., in *Development, Function and Evolution of Teeth*. Eds. by: Teaford M.F., Smith M.M. and Ferguson M.W.J. Cambridge University Press 2000. pp. 282–289.

Manthi F.K., Plavcan J.M., Ward C.V. 2012. New hominin fossils from Kanapoi, Kenya, and the mosaic evolution of canine teeth in early hominins. *S. Afr. J. Sci.* 108 no.3-4 Pretoria.

Mayr E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, Inc. pp. 428.

Mayr E., Ashlock P.D. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Second edition. McGraw-Hill, Inc. pp. 475.

McHenry H. 1992a. Body size and proportions in early hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 87, 407–431.

McHenry H. 1992b. How Big Were Early Hominids? *Evol. Anthropol.* Vol. 1, Issue 1, pp. 15–20.

McPherron S.P., Alemseged Z., Marean C.W., Wynn J.G., Reed D., Geraads D., Bobe R., Bearat H.A. 2010. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature* 466, 857–860.

Nakatsukasa M., Pickford M., Egi N., Senut B. 2007. Femur length, body mass, and stature estimates of *Orrorin tugenensis*, a 6 Ma hominid from Kenya. *Primates* 48, 171–178.

Nesturkh M.F. 1970. *Human Being Origin (Rus.)*. Nauka, Moscow pp. 439.

Patterson B., Howells W.W. 1967. Hominid Humeral Fragment from Early Pleistocene of Northwestern Kenya. *Science* 156, 64–66.

Pickering R., Dirks P.H.G.M., Jinnah Z., de Ruiter D.J., Churchill S.E., Herries A.I.R., Woodhead J.D., Hellstrom J.C., Berger L.R. 2011. *Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus *Homo*. *Science* 333, 1421.

Pickering T.R., Heaton J.L., Clarke R.J., Sutton M.B., Brain C.K., Kuman K. 2012. New hominid fossils from Member 1 of the Swartkrans formation, South Africa. *J. Hum. Evol.* 62, 618–628.

- Raichlen D.A., Pontzer H., Sockol M.D. 2008. The Laetoli footprints and early hominin locomotor kinematics. *J. Hum. Evol.* 54, 112–117.
- Reno P.L., Meindl R.S., McCollum M.A., Lovejoy C.O. 2003. Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* vol. 100, no.16, pp. 9404–9409.
- Robinson J.T. 1954. Prehominid Dentition and Hominid Evolution. Transvaal Museum, Pretoria.
- Roginsky Y.Y. 1977. Problems of Anthropogenesis (Rus.). High School, Moscow
- Ruff C.B., McHenry H.M., Thackeray J.F. 1999. Cross-Sectional Morphology of the SK 82 and 97 Proximal Femora. *Am. J. Phys. Anthropol.* 109, 509–521.
- Ryan A.S., Johanson D.C. 1989. Anterior dental microwear in *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 18, 235–268.
- Semaw S. 2000. The World's Oldest Stone Artefacts from Gona, Ethiopia: Their Implications for Understanding Stone Technology and Patterns of Human Evolution Between 2.6–1.5 Million Years Ago. *J. Archaeol. Sci.* 27, 1197–1214.
- Senut B., Pickford M., GOMMERY D., Mein P., Cheboi K., Coppens Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Earth Planet. Sci.* 332, 137–144.
- Simpson S.W., Quade J., Levin N.E., Butler R., Dupont-Nivet G., Everett M., Semaw S. 2008. A Female *Homo erectus* Pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* 322, 1089–1092.
- Skinner M.M., Wood B.A., Hublin J. 2009. Protostylid expression at the enamel-dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*. *J. Hum. Evol.* 56, 76–85.
- Spoor F., Leakey M.G., Leakey L.N. 2010. Hominin diversity in the Middle Pliocene of eastern Africa: the maxilla of KNM-WT 40000. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol Sci.* 365(1556), 3377–3388.
- Steudel K. 1980. New Estimates of Early Hominid Body Size. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52, 63–70.
- Susman R.L., de Ruiter D., Brain C.K. 2001. Recently identified postcranial remains of *Paranthropus* and Early *Homo* from Swartkrans Cave, South Africa. *J. Hum. Evol.* 41, 607–629.
- Suwa G., Asfaw B., Beyene Y., White T.D., Katoh S., Nagaoka S., Nakaya H., Uzawa K., Renne P. and WoldeGabriel G. 1997. The first skull of *Australopithecus boisei*. *Nature* 389, 489–492.
- Teaford M.F., Ungar P.U. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97(25), 13506–13511.

Thackeray J.F., de Ruiter D.J., Berger L.R., van der Merwe N.J. 2001. Hominid fossils from Kromdraai: a revised list of specimens discovered since 1938. *Annals of the Transvaal Museum, Pretoria* 38, 43–56.

Villmoare B., Kimbel W.H., Seyoum C., Campisano C.J., DiMaggio E., Rowan J., Braun D.R., Arrowsmith J.R., Reed K.E. 2015. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 347, 1352–1355.

Walker A., Leakey R.E., Harris J.M., Brown F.H. 1986. 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 322, 517–522.

Walker A., Ruff C.B. 1993. The reconstruction of the pelvis. In: Walker A., Leakey R.E. (eds) *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 221–233.

Wells J.C.K., DeSilva J.M., Stock J.T. 2012. The Obstetric Dilemma: An Ancient Game of Russian Roulette, or a Variable Dilemma Sensitive to Ecology? *Yearb. Phys. Anthropol.* 55, 40–71.

White D.D., Falk D. 1999. A Quantitative and Qualitative Reanalysis of the Endocast From the Juvenile *Paranthropus* Specimen L338y-6 From Omo, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 110, 399–406.

White T.D., Suwa G., Hart W.K., Walter R.C., WoldeGabriel G., Heinzelin J., Clark J.D., Asfaw B., Vrba E. 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature* 366, 261–265.

White T.D., Suwa G., Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, (6495) 306–312.

White T.D., WoldeGabriel G., Asfaw B. et al. 2006. Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature* 440, 883–889.

White T.D., Asfaw B., Beyene Y., Haile-Selassie Y., Lovejoy C.O., Suwa G., WoldeGabriel G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science* 326, 64–86.

Wolpoff M.H. 1973. Posterior Tooth Size, Body Size, and Diet in South African Gracile *Australopithecines*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 39, 375–394.

Wood B., Constantino P. 2007. *Paranthropus boisei*: Fifty Years of Evidence and Analysis. *Yearb. Phys. Anthropol.* 50, 106–132.

Zipfel B., DeSilva J.M., Kidd R.S., Carlson K.J., Churchill S.E., Berger L.R. 2011. The Foot and Ankle of *Australopithecus sediba*. *Science* 333, 1417–1420.

Zubov A.A. 1968. *Odontology. Anthropological Research Methodology (Rus.)*. Nauka, Moscow.