



## Reconstruction of African Bipedal Primates' Phylogeny Based on the Adaptive Species Axiom

*Реконструкция филогении африканских прямоходящих приматов  
на основе аксиомы адаптивного вида*  
(Русская версия статьи подготовлена автором)

**Sergey V Vyrskiy\***

*\*Corresponding author. E-mail: sergey.vyrskiy@gmail.com  
ph.: +79173224329 (rus.)  
Russia, Saratov*

### Abstract

В палеоантропологии отсутствует общепринятое определение категории вид для классификации эволюционирующих групп особей. Это приводит к необоснованному увеличению количества назначенных видов, искусственному дроблению иерархических уровней в классификации, и затрудняет объективную реконструкцию их филогении.

В настоящей работе на основе характеристик вида, предложенных Линнеем и дополненных «теорией происхождения с модификациями» Дарвина, было сформулировано, в виде аксиомы, определение адаптивного вида для палеоантропологии и предложены инструментальные методы его диагностики и дифференциации.

Применение предложенной методики показало существование в период 6 – 1 туа только двух адаптивных видов прямоходящих приматов. Предположительно они были образованы в период 9 - 8 туа ветвлением некоего материнского вида, уже обладавшего прямохождением. Оба эти вида вымерли, но популяция одного из них образовала в 2.6 туа новый вид, у которого индустриальный способ ведения хозяйственной деятельности и её природный источник был тождественен тому же, что у *Homo sapiens*.

**Keywords:** phylogeny, African bipedal primates, adaptive species, *Homo sapiens*, paleoanthropology

## Contents

Introduction .....	2
I. История зоологической классификации .....	5
1.1. Типологический синопсис Аристотеля .....	5
1.2. Родовидовая система К.Линнея .....	6
1.3. Принципы генеалогической классификации Ч.Р.Дарвина .....	7
1.4. Палеоантропологическая классификация ICZN .....	8
II. Попытка определения вида в палеоантропологии, его диагностика и дифференциация .....	11
2.1. Характеристики эволюционирующих групп особей .....	11
2.2. Метод дистанции репродуктивности sh-признаков, для определения интервалов неизменяемого адаптивного состояния групп .....	12
2.3. Реконструкция адаптивных состояний прямоходящих приматов исследуемого периода .....	12
2.4. Реконструкция филетических связей между адаптивными состояниями методом непрерывности адаптивных линий f-признаков .....	17
2.5. Аксиома адаптивного вида в палеоантропологии .....	20
III. Филогенетическая система адаптивных видов африканских прямоходящих приматов .....	21
IV. Методы и результаты .....	25
V. Дискуссии .....	26
Заключение .....	26
Ссылки на литературу .....	27
Appendix .....	32

## Introduction

Палеоантропология африканского континента началась в 1913 году с исследований в Олдувайском ущелье Танзании, где команда профессора Hans Gottfried Reck из Берлинского университета имени Гумбольдта обнаружила в отложениях возрастом 1.5-0.4 mya частичный скелет прямоходящего примата (Reck, 1914). К сожалению, этот скелет не был достаточно хорошо исследован и впоследствии был утерян, а само уникальное открытие оказалось незаслуженно забытым.

К настоящему времени в африканских отложениях возрастом 6.0-1.0 mya описано 16 видов прямоходящих приматов в пяти родах и 6 видов из рода *Homo* (табл.1).

**Table 1.** Перечень видов прямоходящих приматов и ранних *Homo* из африканских отложений 6.0-1.0 mya

No.	Original species	Time (mya)
1	<i>Orrorin tugenensis</i> (Senut et al. 2001)	6.2–5.65
2	<i>Ardipithecus (ramidus) kadabba</i> (Haile-Selassie 2001)	5.8–5.2
3	<i>Australopithecus (Ardipithecus) ramidus</i> (White et al. 1994)	4.4
4	<i>Australopithecus anamensis</i> (Leakey M.G. et al. 1995)	4.2–3.9
5	<i>Australopithecus afarensis</i> (Johanson et al. 1978)	3.9–2.96
6	<i>Australopithecus</i> sp. indet. from Woranso-Mille (Haile-Selassie et al. 2010)	3.8–3.4
7	<i>Australopithecus prometheus</i> (Clarke 2013)	3.67
8	<i>Australopithecus deyiremeda</i> (Haile-Selassie et al. 2015)	3.5–3.3
9	<i>Kenyanthropus platyops</i> (Leakey M.G. et al. 2001)	3.5–3.2
10	<i>Australopithecus bahrelghazali</i> (Brunet et al. 1995)	3.4–3.0
11	<i>Australopithecus africanus</i> (Dart 1925)	3.3–2.3
12	<i>Homo</i> sp. indet. from Ledi-Geraru (Villmoare et al. 2015)	2.8–2.75
13	<i>Australopithecus garhi</i> (Asfaw et al. 1999)	2.5
14	<i>Australopithecus aethiopicus</i> (Walker et al. 1986)	2.7–2.39
15	<i>Australopithecus sediba</i> (Berger et al. 2010)	1.977
16	<i>Homo rudolfensis</i> (Leakey R.E.F. 1973)	2.4–1.8
17	<i>Homo habilis</i> (Leakey L.S.B. et al. 1964)	2.3–1.5
18	<i>Australopithecus boisei</i> (Leakey L.S.B. 1959)	2.3–1.2
19	<i>Australopithecus robustus</i> (Broom 1938)	2.0–1.5
20	<i>Homo (Pithecanthropus) erectus</i> (Dubois 1894)	1.9–0.3
21	<i>Homo ergaster</i> (Groves and Mazak 1975)	1.8–1.2
22	<i>Homo naledi</i> (Berger et al. 2015)	>1.34

При этом в классификации между Order Primates (Linnaei, 1758) и Genus *Homo* (Linnaei, 1758) установлено ещё шесть промежуточных иерархических категорий:

Order Primates Linnaeus, 1758

Suborder Anthrooidea Mivart, 1864

Superfamily Hominoidea Simpson 1931 (Superfamily Hominoidea Gray, 1825)

Family Hominidae Le Gros Clark 1955 (Family Hominidae Gray, 1825)

Subfamily Homininae™ Delson & P. Andrews, in Lockett & Szalay, eds., 1975

Tribe Hominini Gray 1825 (Gray, 1825)

Subtribe Hominina™ Delson & P. Andrews, in Lockett & Szalay, eds., 1975 (Gray, 1825)

Genus *Homo* Linnaeus, 1758

Однако эта классификация постоянно подвергается изменениям, некоторые категории то переименовываются, то исключаются из номенклатуры, или меняют иерархические уровни. Так первоначально было назначено 11 родов прямоходящих приматов, но шесть из них: *Paranthropus*, *Plesianthropus*, *Zinjanthropus*, *Praeanthropus*, *Paraustralopithecus*, *Meganthropus* впоследствии были признаны непригодными и заменены. Однако Richmond B.G. et al., (2020) отнёс верхнюю конечность скелета KNM-ER 47000 к виду *Paranthropus boisei*, а Martin JM et al., (2021) cranium DNH 155к виду *Paranthropus robustus*, что вернуло в научную практику ранее отвергнутый род *Paranthropus*.

Майр (1969) напомнил о предложениях установить в Family Hominidae не менее 30-ти родовых названий.

Или, например, род *Australopithecus* первоначально был включён в Family Homo-simidae (Dart 1925), затем в Family Hominidae (Johanson et al. 1978), затем в Superfamily Hominoidea (White et al. 1994), затем в suborder Anthrooidea (Asfaw et al. 1999), Berger et al. (2010) вернул его в Hominidae, а Haile-Selassie et al. (2015) в Superfamily Hominoidea.

Прямоходящим приматам из трёх сайтов Южной Африки: Taung, Sterkfontein and Makapansgat вначале присвоили три различных названия вида *A. africanus*, *A. transvaalensis* и *A. prometheus* и общее филогенетическое имя обезьяно-человек. Позже все виды объединили в один *A. africanus*, однако R.J. Clarke (2013) вернул частичному скелету StW 573 (Little food) из Sterkfontein имя *A. prometheus*.

С филогенетической точки зрения можно сделать вывод, что, начиная примерно с 6.0 mya на континенте должен был наблюдаться эволюционный «взрыв» - либо переход нескольких видов арбореальных приматов к прямохождению, либо множественные ветвления одного уже прямоходящего вида. Однако отсутствие переходных форм особей такое предположение не подтверждает. Фактически, излишнее иерархическое дробление и непоследовательность в назначении номенклатурных групп в палеоантропологии свидетельствует об отсутствии общепринятого определения базовой категории вид.

## **I. История зоологической классификации**

### **1.1. Типологический синопсис Аристотеля**

Первое научное описание животных (чуть более пятисот видов) дал Aristotle в трактате «*Historia animalium*» (1878), написанном приблизительно в 334-330 году до Р.Х.

Для дифференциации и идентификации животных Aristotle вводит метод сравнительного анализа присущих им характеристик (Aristotle's. 1878: Book 1) и, в зависимости от их схожести и сложности, присваивает их носителям категории род (*genos* – лат.) и тип (*eidos*). Это, однако, не филогенетические категории, а логические универсалии или, в современном понимании, типологические.

Aristotle не упоминал классификацию, но в своём трактате он использовал порядок описания животных, идя от простого к сложному, предвосхищая этим средневековую концепцию «лестницы существ» (Aristotle's. 1878: Book 5). При этом человека он биологически относил к животным (Aristotle's. 1878: Book 1), обосновывая это физиологией (Aristotle's. 1878: Book 2), и считал его наиболее сложным из животных (Aristotle's. 1878. Book 5), в некоторых переводах – наиболее совершенным.

Интересно, что Aristotle допускал некоторые изменения животных путём скрещивания (Aristotle's. 1878. Book 8) или в процессе одомашнивания (Aristotle's. 1878: Book 1).

Примечание: в распоряжении автора было несколько различных переводов трактата, однако указанный (Aristotle's. 1878) был выбран из-за того, что переводчик пронумеровал абзацы текста, что позволяло сравнивать его с другими переводами.

## 1.2. Родовидовая система К.Линнея

Первую научную классификацию животных предложил С. Linnaeus в издании “Systema Naturae ...” (1735), для чего он в теле природы «Corporis Naturalis» (в последующих изданиях «Imperium Naturae»), среди прочих царств, создал царство “Regnum Animale”. Это Царство представляло четыре соподчинённых иерархических категории, выполненные в виде таблиц, в которых он разместил первые 584 вида животных с описаниями их основных характеристик.

Теоретические основы классификации, правда, для растений С. Linnaeus изложил в работе *Philosophia botanica* (1751). В этом тексте он впервые ввёл в научный оборот понятие, которое впоследствии было определено как эволюция: «Сорт растений изменяется в случае (по причине) воздействия (селекции?), климата, почвы, температуры, ветра и т.д.» (*Varietas est Planta mutata a causa accidentali, Climate, Solo, Calore, Ventis, &c*) (Linnaei, 1751).

И тогда, чтобы соотнести исходную, первоначально созданную форму растения, с её современным состоянием, С. Linnaeus установил две категории: «species» и «genera». «Species» в переводе с латинского означает «образ» и содержит описание современного состояния растения, а «genera» в прямом переводе означает «происхождение» и содержит описание характеристик, предположительно присущих исходной первоначальной форме.

При этом С. Linnaeus указал, что род и вид – всегда творение природы, но, поскольку описания первоначальных форм отсутствуют, то для восстановления родства он устанавливает в каноне 159 аксиому родовидовой связи, указывающую, что до настоящего времени без изменения может прийти только строение органов плодоношения растений (*Genera tot dicimus, quot similes constructae fructificationes proferunt diversae Species naturales*”- lat.) (Linnaei, 1751).

Установив категорию вид базовой единицей классификации, С. Linnaeus повторяет во многих канонах «первичное расположение растений (в классификации) должно быть основано только на плодоношении» (*Dispositio vegetabilium primaria a sola fructificatione desumenda est*”- lat.) (Linnaei, 1751). Эта аксиома позволила определять общую родовую принадлежность внешне отличающихся видов или видов, обитающих в различных геоклиматических условиях. При этом С. Linnaeus подчёркивал, что «без знания рода, вид лишён достоверности» (*Sine notitia Generis nulla certitudo specie*) и закрепил эту родовидовую связь субъектно-атрибутивной формой названия группы, где род

является субъектной основой, а вид имеет характер либо тривиального, либо дифференциального названия (Linnaei, 1751).

Переход от типологического синопсиса к классификации, основанной на системе родства, был отражён в названии «Systema Naturae». К сожалению, для животных С. Linnaeus не установил аксиомы родовидовой связи, подобно той, которую он установил для растений. Он лишь указал некоторые характеристики для классификации на уровне отрядов.

Кроме этого в предисловии (1735) С. Linnaeus впервые сформулировал, правда, в неявной форме две основных характеристики вида – репродуктивную обособленность от близкородственных видов и преемственность происхождения (Borkin 2009).

### **1.3. Принципы генеалогической классификации Ч.Р. Дарвина**

Коррелируя последовательность геологических отложений с возрастающей сложностью палеозоологических находок «органических существ», Дарвин отодвинул возникновение первоначальных биологических форм задолго до наступления Селура (443 - 416 mya) (Darwin 1859) и выдвинул теорию Естественного отбора (общности происхождения, сопровождаемого модификациями).

Согласно этой теории «органические существа», следуя изменяющейся геоклиматической обстановке, претерпевают уже не одно родовидовое (по Линнею), а последовательность глубоких морфологических изменений и ветвлений - «Все виды одной и той же группы, как бы долго они ни существовали, являются модифицированными потомками: один — потомок другого, и все вместе — одного общего прародителя» (Darwin 1859). Это позволило Дарвину выдвинуть новый принцип классификации – «естественная система представляет генеалогическое расположение существ, как в родословном древе, но степень модификации, которой подверглись разные группы, выражается в размещении их по разным так называемым родам, подсемействам, семействам, подотрядам, отрядам и классам» (Darwin 1859).

Возникающее при этом многообразие органического мира Дарвин объяснил дивергенцией характеристик в различных участках ареала вследствие «различных жизненных условий» и последующей модификацией особей в каждом из них, приводящей к формированию отдельных родословных (филетических) линий и возникновению видов, отличных от исходного (Darwin 1859). Обратим внимание, что в концепции Дарвина кроме

горизонтального обособления вида от одновременно сосуществующих, необходимо учитывать вертикальное, по отложениям, разграничение от предковых и потомственных видов.

Дарвин не указал, на какой стадии модификации особей на филетической линии образуется новый вид, отличный от исходного, и не стал давать ему определения, а рассматривал термин вид «как произвольный, присвоенный ради удобства для обозначения близко сходных между собою особей» (Darwin 1859). Также он указал, что «размеры различия, признаваемые необходимыми для возведения двух форм в степень вида, не поддаются определению» (Darwin 1859). Это положение повторяется и современными систематиками: «вертикальное разграничение видов во времени теоретически невозможно» (Mayr 1969)

#### **1.4. Палеоантропологическая классификация ICZN**

В палеоантропологии для классификации вертикальной по отложениям системы эволюционирующих групп особей отсутствует единое общепринятое определение базовой категории вид.

Единственно, для регистрации названия заявленного вида в ZooBank, согласно принципа типификации ICZN (1999: Art.61), необходимо, чтобы его идентификация подтверждалась номенклатурным типом. «У каждого номинального таксона в группе семейства, родовой и видовой группе имеется, фактически или потенциально, номенклатурный тип. Фиксацию номенклатурного типа номинального таксона обеспечивает объективный эталон для приложения названия этого таксона» (ICZN 1999: Art.61.1.).

И хотя преамбула кодекса декларирует только принципы регистрации названий зоологических групп, а правила их идентификации относит к области таксономии, тем не менее, фактически требует для назначения вида типологическую диагностику - «номенклатурным типом для номинального таксона видовой группы является экземпляр или совокупность экземпляров» (ICZN 1999: Art.61.1.2.).

В палеоантропологии номенклатурным типом могут быть только фоссилии, поэтому для диагностики и дифференциации номинальных таксонов авторы вынуждены использовать все возможные их метрические измерения (около 70-ти craniodental и около 40 postcranial в последнее время). Как правило, для сравнения такого количества характеристик применяются методы численной таксономии из области фенетики. Для этого сначала всем

метрическим характеристикам особи придаётся априорно равный «диагностический вес», и затем их объединяют в т.н. «операциональную таксономическую единицу» (OTU) (Sneath & Sokal, 1973). Парное сравнение таких OTU групп особей позволяет определять степени их сходства и несходства и на этом основании устанавливать объективные эталоны для фиксации номинальных таксонов. Так назначение вида *A. sediba* было произведено на основании отличий 29-ти метрических характеристик фоссилий от характеристик вида *A. africanus*. Вид *A. africanus*, в свою очередь, отличается от вида *A. afarensis* 16-ю характеристиками. (Berger Lee R. 2012).

Однако метрические величины костных остатков имеют девиации, которые среди особей группы показывают нормальное распределение Гаусса, так что даже в одной популяции можно найти особи, у которых одна и та же метрическая характеристика имеет значения, позволяющие типологически относить их в разные виды. К тому же, кости подвержены эрозии, зачастую посмертно повреждаются хищниками и падальщиками, поэтому случайный набор характеристик первой, а иногда и единственной фоссилии, назначенной голотипом (ICZN 1999), может устанавливать номенклатурные основания OTU для назначения вида, которые не отражают адекватно существовавшую зоологическую группу, а только лишь некоторую её часть – подвид, популяцию или метрически выделенный кластер.

Например, типовые образцы ОН 5 "Zinj" (1.8 mya) вида *A. boisei* (Leakey L., 1959) и ТМ 1517 (2.0–1.5 mya) *A. robustus* (Broom, 1938) типологически представляя разные виды, трофически неразличимы и занимают общую экологическую нишу с растительной крахмалосодержащей диетой (Vyurkiy, 2017), что биологически, по Майру (1969), относит их к одному виду.

Также пространственная близость фоссилий в месторождении не означает принадлежности одному виду. Например, фрагмент нижней челюсти U.W. 101-377 оригинального вида *Homo naledi* (Berger et al. 2015) показывает морфологию всеядности с большой долей мясной пищи, а зубы верхней и нижней челюсти черепа LES1 из коллекции этого же вида (Hawks et al. 2017) показывают специализированную растительность (Vyurkiy, 2018), что указывает на трофическую несовместимость образцов и разносит их в разные биологические виды.

Некоторое увеличение количества видов вызвано невозможностью сравнения OTU, относящихся к различным частям скелета. Также возникают филетические коллизии, когда у одного вида типологически могут

образоваться два рода (ICZN 1999: Art.61.3.3.). Кроме того, численные, кластерные методы, несмотря на их сложность, показывают не филетическое, а фенетическое родство (Sneath & Sokal, 1973), т.е. лишь некоторую его вероятность или близость. Поэтому номенклатурные назначения не коррелируются с реальной филогенией исследуемых групп, что вынуждает первооткрывателей коллекций, кроме номенклатурной классификации отдельно указывать филогенетическую систему.

Например, для вида *Au. sediba* указана 5-ти уровневая иерархическая классификация и одновременно четыре возможных гипотезы относительно его филогенетического положения (Berger 2012). Некоторые исследователи вообще отказываются от сложных статистических расчётов. Например, для вида *Orrorin tugenensis* указана 5-ти уровневая иерархическая структура ICZN, а также его происхождение от вида *Samburupithecus kiptalami* из позднего миоцена Кении (9.5 mya) (Senut et al. 2001).

Если учесть, что “Номенклатурным типом номинального рода является номинальный вид” (ICZN 1999: Art.67.1.), а «номенклатурным типом номинального таксона семейства является номинальный род» (ICZN 1999: Art.63.), то при назначении на вид некоего типологического кластера - назначение рода и семейства также будет иметь искусственный характер и встраивание таких видов в естественный отряд приматов порождает иерархическое дробление всей классификации.

При этом исследователи вынуждены выполнять различные искусственные построения, например, вводить такие понятия как мозаичная эволюция, параллельная эволюция, и соответственно этому описывать мозаичных монстров - то с руками человека и ногами обезьян то, наоборот, и присваивать им мозаичные филогенетические названия, например, «Homo-Like Australopith». В некоторых случаях, если диагностические характеристики номенклатурно назначенного вида отсутствуют у фоссилий более поздних особей, что вынуждает сделать вывод о его вымирании, то тогда вводится понятие «introgressive hybridization». Оно позволяет, преодолев это ограничение, продолжать исследовать дальнейшую эволюцию типологически вымершего вида (Hawks, 2017).

В п.2 основных решений (ICZN 2008) “требование регистрации в ZooBank новых научных названий в электронных работах было изменено на требование регистрации самих произведений”. Это усложняет каталогизацию видов и позволяет вольное обращение с ранее установленными названиями.

Фактически типификация ICZN не учитывает такие характеристики групп, назначаемых на вид, как преемственность и вертикальное по отложениям разграничение с предковыми и потомственными видами. Это особенно заметно в палеоантропологии, поскольку не отражает реально существовавшие естественные группы, создаёт искусственное дробление классификации и не позволяет реконструировать тождественную филогенетическую систему видов (генеалогическую систему по Дарвину).

## **II. Попытка определения вида в палеоантропологии, его диагностика и дифференциация**

### **2.1. Характеристики эволюционирующих групп особей**

Учитывая характеристики вида, предложенные Линнеем и дополненные «теорией происхождения с модификациями» Дарвином, наиболее общее определение вида должно быть следующим: последовательность репродуцируемых поколений особей, которые естественным образом обособлены от одновременно сосуществующих близкородственных видов, и разграничены с предковыми и потомственными видами на собственной филетической линии.

Для дифференциации видов современных животных, в различных разделах зоологии и в зависимости от различных животных используют различные сущностные характеристики особей – морфологию, этологию, физиологию, репродукцию, генетику и пр. При этом, как правило, сравниваются группы одновременно сосуществующих животных. Диагностика и дифференциация эволюционирующих групп палеонтологических особей требует установления таких характеристик, которые бы учитывали не только обособление от одновременно сосуществующих, но и разграничение видов на одной и той же филетической линии.

Учитывая, что общепринятое правило разграничения видов на филетической линии отсутствует, обозначим последовательность «непрерывного ряда поколений особей», как «саморепродуктирующаяся группа» (далее r-группа).

В палеоантропологии единственным источником данных являются фоссилии. По их метрическим измерениям можно определять некоторые функциональные характеристики особей r-групп. Для их отличия, в рамках исследования, обозначим метрические характеристики фоссилий и их

соотношения как f-признаки (*features*). Функциональные (интегральные) характеристики особей, например, способ передвижения или диета, обозначим, как ch-признаки (*characters*).

## **2.2. Метод дистанции репродуктивности ch-признаков для определения интервалов неизменяемого адаптивного состояния группы**

Обратим внимание, что в процессе эволюции r-группы часть ch-признаков особей исчезает и появляются новые, в то время как f-признаки фоссилий лишь изменяют свои величины. Появление новых функциональных ch-признаков у особей означает изменение адаптации r-группы к внешним условиям. При этом, промежуток времени на филетической линии r-группы, в течении которого набор ch-признаков остаётся неизменным, означает и неизменность её адаптивности к окружающей среде. Это позволяет ввести такое понятие как адаптивное состояние r-группы, которое определяется набором функциональных ch-признаков особей.

Определяя возникновение или исчезновение ch-признаков по f-признакам фоссилий, можно инструментально устанавливать границы адаптивных состояний эволюционирующей r-группы. Для этого каждому ch-признаку необходимо присвоить параметр «дистанция репродуктивности» - интервал времени на палеонтологической шкале, в течении которого он наблюдается по отложениям, т.е. репродуцируется поколениями особей – его носителями.

Реально особи содержат множество ch-признаков, которые отражают не только текущее адаптивное состояние, но и некоторые предковые, пройденные r-группой на филетической линии ранее. Если распределить ch-признаки особи по палеонтологической шкале времени в соответствии с их дистанцией репродуктивности, то система иерархии ch-признаков покажет последовательность интервалов, каждый из которых определяет некое обособленное адаптивное состояние r-группы.

## **2.3. Реконструкция адаптивных состояний прямоходящих приматов исследуемого периода**

Наибольшую дистанцию репродуктивности, равную всему интервалу исследования настоящей работы (6.0 – 1.0 mya), имеет ch-признак «террестриальное прямохождение». Создадим r-группу с филогенетическим названием «прямоходящие приматы», куда включим особей всех

оригинальных видов из таблицы 1, в том числе и ранних *Homo*, поскольку они имеют одинаковые локомоторные аппараты.

Анализ краниодентальной архитектуры у особей r-группы «прямоходящие приматы» показывает два типа диеты: растительную, состоящую из крахмалосодержащих злаков, корнеплодов и луковиц полевых и прибрежных растений; и всеядную, с большой долей мясной пищи (Robinson 1954). Причём отличие этих диет и зубочелюстного аппарата особей существует на уровне дихотомии (Lucas and Peters 2000). Это позволяет в r-группе прямоходящие приматы выделить два диетически несовместимых адаптивных состояния. В виду того, что их взаимное систематическое положение не известно, выделим их как отдельные r-группы более низкого уровня, которым присвоим филогенетические названия *radicophagous* (потребляющие крахмал) и *omnivorous* (всеядные). Заметим, что никаких других типов диет у прямоходящих приматов в отложениях исследуемого периода в литературе не описано.

Рассмотрим в Таблице 2 характеристики, дифференцирующие адаптивные состояния r-групп *radicophagous* и *omnivorous*.

**Table 2.** Характеристики r-групп *radicophagous* and *omnivorous*

Диагностическое качество	<i>Radicophagous</i> r-group	<i>Omnivorous</i> r-group
Состояние окклюзивной поверхности передних зубов	Износ в окклюзивной плоскости	Резущая функция
LL-экспансия резцов	MD/LL < 1.1	MD/LL > 1.1
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 mm	<32 mm
Толщина тела нижней челюсти у коронки M1	>23 mm	<22 mm

Назоальвеолярный кливус	36–50° (прогнатизм)	~82° (ортогнатность)
Толщина височной чешуи	8.5–11 mm	4.5–6 mm
Сагиттальный гребень	В большинстве черепов	Отсутствует
Индекс поперечного сечения кости бедра %СА, замеренный на расстоянии 80% длины от его дистального конца	%СА > 84.9	%СА < 77.1
Индекс поперечного сечения кости бедра %СА, замеренный на расстоянии 50% длины от его дистального конца	%СА > 93.5	%СА < 86.8
Область значений CI	CI < 4.4	CI > 4.4
Интервал наблюдения по отложениям	5.8 – 1.34 mya	6.0 – 1.0 mya

MD/LL, отношение мезиодистального диаметра к лабиолингвальному

Индекс %СА =  $(CA/TA) \times 100$ ; СА, площадь коры в поперечном сечении; ТА, (ТА = СА + МА); общая площадь сечения кости; МА, площадь медуллярного канала;

Индекс церебролизаии CI =  $(0.91 \times ECV)^2/P_b$ ; ECV –эндокраниальный объём в см<sup>3</sup>; P<sub>b</sub> – вес тела в гр.

Источник данных: (Vyrskiy 2017)

Сравнение интервалов наблюдения r-групп *radicophagous* и *omnivorous* по отложениям и расположение месторождений коллекций показывает их симпатрическое сосуществование на континенте. Диетическая несовместимость адаптивных состояний r-групп указывает на то, что они образуют/имеют обособленные филетические линии.

Научные публикации показывают, что в центральной части долины рифта Afar в Эфиопии и в Кении, в отложениях  $\approx 3.3$  mya появляется первое свидетельство применения камней для разделки туш копытных животных

(McPherron et al., 2010) и первая коллекция каменных инструментов, где острые грани, необходимые для разделки, получены методом дробления (Harmand et al., 2015). Позднее, в этом же регионе, в отложениях  $\approx 2.6$  мта, появляются первые истинные каменные инструменты, изготовленные по технологии “Oldowan” (Braun et al., 2019; Semaw, 2000).

Активное инструментальное освоение окружающей среды отражает новое адаптивное состояние особей и указывает на появление в 2.6 мта ещё одной г-группы. В виду того, что целью разделки туш животных могло быть только получение мяса, можно утверждать, что изготовлением каменных инструментов овладела некая популяция имеющая диетическое родство с г-группой omnivorous.

Обратим внимание, что при регистрации оригинальных видов прямоходящих приматов, имеющих отношение к артефактам “инструменты из камня”, исследователи относят к роду *Homo*, что позволяет новой г-группе присвоить, в контексте общепринятого значения, филогенетическое название homo.

Рассмотрим в Таблице 3 характеристики, дифференцирующие адаптивные состояния г-групп omnivorous и homo.

**Table 3.** Характеристики особей г-групп omnivorous и homo.

Описание характеристик	Omnivorous g-group	Homo g-group
Адаптивное состояние	собиратель-падальщик	активное инструментальное освоение окружающей среды
Артефакты	кости и палки в качестве подручных инструментов “остеодонтокератическая культура” (по Р.Дарту)	истинные инструменты индустрии “Oldowan”
Функциональные характеристики по J.R.J.Napier	мощный зажим ладонью с оппозитной фиксацией	тонкий зажим концами пальцев
Индекс робустности PDP	$MLT/L \leq 0.43$	$MLT/L \geq 0.611$

область значений CI	$4.4 < CI < 4.8$	$CI > 4.8$
Особенности внутричерепного слежка	Симметричный в продольном направлении	Округлённая предлобная доля и треугольная мозжечковая доля, Внутричерепной слепок показывает асимметрию: левое затылочное petalia (в ширину и в заднем выступании) и правое лобное (в ширину)
акушерская механика		Переднеседалищное рождение ребёнка и по кривой траектории движения с вращением и выгибанием эмбрионального черепа в тазовых впадинах
Интервал наблюдения по отложениям	6.0 – 2.5 mya	≈2.6 – 1.0 mya

PDP - the pollical distal phalanx; MLT - медиолатеральная ширина концевой пучка; L - длина PDP.

Источник данных (Vyrskiy 2017).

Сравнение интервалов наблюдения адаптивных состояний r-групп omnivorous и homo и их одинаковая диетическая адаптация предположительно показывает принадлежность к одной филетической линии, разграниченной возникновением функционального ch-признака - изготовление истинных инструментов индустрии «Oldowan». В результате распределения ch-признаков на палеонтологической шкале времени, в соответствии с их дистанцией репродуктивности, в исследуемом интервале отложений мы наблюдаем существование трёх адаптивных состояний и соответственно трёх r-групп прямоходящих приматов: radicophagous (5.8 – 1.34 mya), omnivorous (6.0 – 2.5 mya) и homo (2.6 – 1.0 mya).

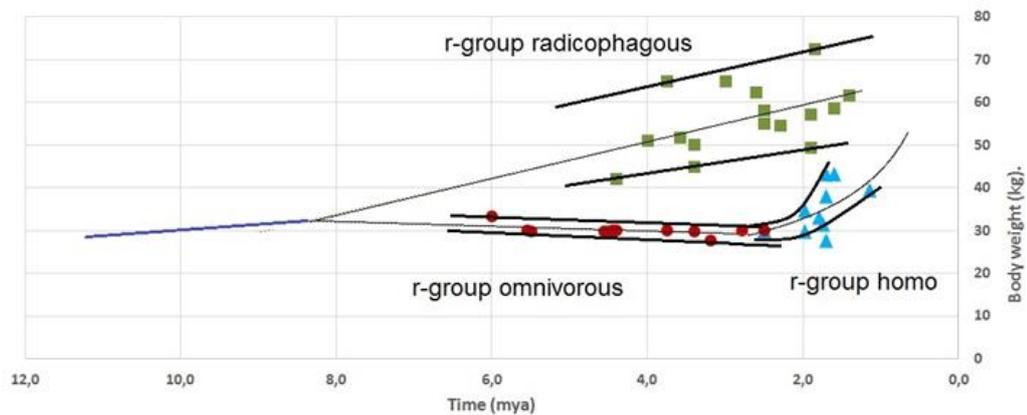
К сожалению, применяемый метод не позволяет показать их филогенетические взаимоотношения.

#### 2.4. Реконструкция филетических связей между адаптивными состояниями методом непрерывности адаптивных линий f-признаков

В Appendix к настоящей работе приложены таблицы 1, 2, 3 из (Vyrskiy 2017),

в которых представлены значения f-признаков «вес тела особи» ( $P_b$ ) и «индекс церебролизации» (CI) для особей r-групп *radicophagous*, *omnivorous* и *homo* из исследуемого интервала отложений.

Figure 1 представляет данные веса тела  $P_b$  на палеонтологической шкале времени



**Fig. 1.** Изменения веса тела ( $P_b$ ) особей r-групп *radicophagous*, *omnivorous* и *homo*. Sources of data: Tabl. 1, 2, 3 (App.).

Источник данных: Tables 1, 2, 3 (App.).

Примечание: при построении графика Fig.1 некоторые интервальные значения величин, взятые из таблиц 1, 2, 3 (App.) были приведены к среднеарифметическому значению

Напомним, репродуктивная преемственность поколений, предполагает непрерывность передачи f-признаков особей по наследству, которые при переходе r-группы в новые адаптивные состояния лишь изменяет свои величины. Однако из-за неполноты палеонтологических данных, на графике (Fig.1) наблюдаются прерывания, что требует для установления репродуктивных связей между адаптивными состояниями r-группы, интерполяцию величин f-признака на палеонтологической шкале.

Ограничим области значений для каждой из  $r$ -групп на (Fig.1) верхними и нижними огибающими, которые показывают в каждый момент времени некоторый разброс величин  $P_b$ . Опыт показывает, что морфологические измерения обычно показывают нормальное распределение Гаусса. Следовательно, разброс  $P_b$  на (Fig.1) соответствует ширине интервала ( $P_b - 3\sigma$ ;  $P_b + 3\sigma$ ) на графике (Fig.2), в который попадает 99,72% из всего количества особей ( $\sigma$  - среднее квадратическое отклонение).

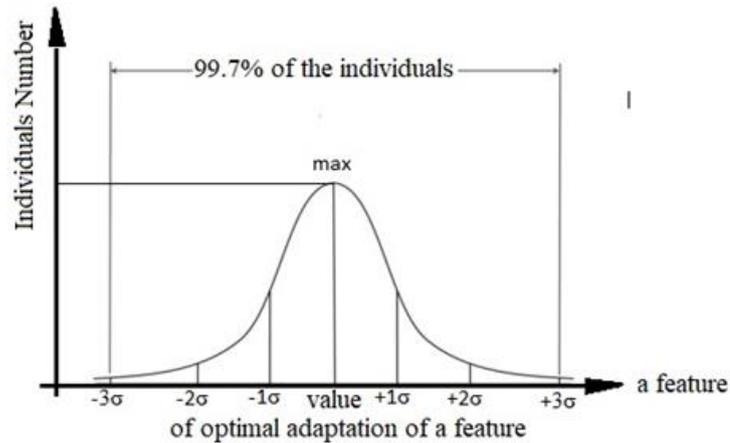


График 2. одномоментного нормального распределения (Гаусса) значений единичного  $f$ -признака среди особей  $r$ -группы.

Величину  $f$ -признака на оси абсцисс графика (Fig.2), что соответствует наибольшему количеству особей по оси ординат, обозначим как точку оптимальной адаптации особей  $r$ -группы к окружающей среде. Если учесть симметричность функции распределения Гаусса (Fig.2), то точки оптимальной адаптации  $f$ -признака особей на графике (Fig.1) будут располагаться на медианных линиях областей значений  $r$ -групп. Фактически медианные линии восстанавливают непрерывность значений, недостающих из-за неполноты данных, и являются линиями оптимальной адаптации  $f$ -признака.

Построим медианные, суть адаптивные линии областей значений  $P_b$  на графике (Fig.1): для  $r$ -групп *radicophagous* и *omnivorous* – как линейную регрессию, а для  $r$ -группы *homo* – как степенную регрессию.

Выполненные построения показывают:

- Адаптивная линия  $P_b$   $r$ -группы *radicophagous* не пересекается ни с линией  $r$ -группы *omnivorous*, ни с линией *homo*, а их области значений не имеют смежных пересечений, что подтверждает репродуктивную

несовместимость симпатрических пар *radicophagous-omnivorous* и *radicophagous-homo*.

- В интервале 2.6-2.5 *mya* мы наблюдаем переход адаптивной линии  $P_b$  *omnivorous* в адаптивную линию *homo*, что показывает репродуктивную преемственность в точке контакта и объединяет две адаптивные линии в одну эволюционно непрерывную. Из этого следует прямое репродуктивное родство и иерархическое ранжирование – *omnivorous* (материнской) и *homo* (дочерней) *r*-групп.

- Если экстраполировать линии адаптации *r*-групп *radicophagous* и *omnivorous* за пределы исследуемого интервала, то в промежутке 9.0-8.0 *mya* они покажут слияние, указывая на возможное их происхождение разветвлением некой материнской *r*-группы, которая уже обладала прямохождением. Присвоим гипотетической материнской *r*-группе филогенетическое название *bipedius*.

- Если экстраполировать линии адаптации  $P_b$  *r*-групп *radicophagous* и *homo*, то в промежутке 1.0 – 0.5 *mya* они покажут возможное пересечение или объединение их областей значений.

Для верификации полученных результатов, построим график *f*-признака «СІ».

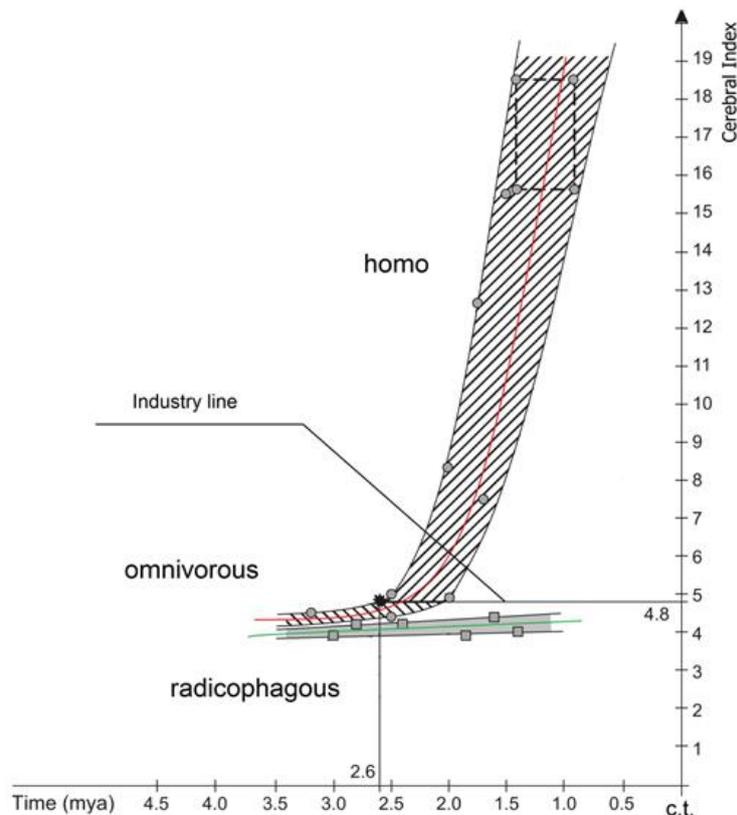


График 3. изменения индекса церебролизации (СІ) для *r*-групп *radicophagous*, *omnivorous* и *homo* (Tables 1, 2, 3 App.)

Отметим, что недостаток данных не позволил построить хорошие линии регрессии для областей значений CI, поэтому сначала были графически проведены условные огибающие линии и затем также медианные. Эти допущения имеют несколько произвольный характер, однако в виду того, что целью построения является сравнение трендов линий CI с линиями  $P_b$  на Fig.1, можно считать, что принципиально это на результат не влияет.

Fig.3 подтверждает выводы, полученные на основании анализа Fig.1:

- Линии адаптации CI симпатрических r-групп *radicophagous* и *omnivorous* не пересекаются, но в отложениях старше 3.5 mya показывают асимптотическое сближение, что косвенно указывает на общность их происхождения от некой материнской r-группы *bipedius* (Fig.1.).

- Экстраполяция линий адаптации CI r-групп *radicophagous* и *homo* в 1.0-0.5 mya исключает их возможное слияние, что подтверждает их взаимную репродуктивную обособленность.

- Линии адаптации CI r-групп *omnivorous* и *homo* в интервале 2.6-2.5 mya показывают слияние подобное  $P_b$  на Fig.1, подтверждая преемственность, прямое репродуктивное родство и иерархическое ранжирование «материнский-дочерний» их адаптивных состояний.

- Начиная с 2.6 mya, r-группа *homo* показывает фактически экспоненциальный рост значений CI на Fig.3, указывая на экстремальный рост уровня гоминизации особей, причём начало этого роста коррелирует со временем появления первых истинных инструментов индустрии “Oldowan” (2.6 mya). Отметим на верхней огибающей адаптивной линии “*omnivorous – homo*” точку 2.6 mya, которая по оси ординат показывает значение CI=4.8. Ординату CI=4.8 назовём «линией индустрии» и установим пограничным значением f-признака, отделяющим материнскую r-группу *omnivorous* для особей со значением CI < 4.8, от дочерней *homo* со значением CI > 4.8.

### **2.5. Аксиома адаптивного вида в палеоантропологии**

Предложенная методика позволила выделять в качестве естественно обособленной совокупности особей, r-группу эволюционирующих особей, адаптивное состояние которых, определяемое набором функциональных ch-признаков, сохраняется без изменения в течении некоторого интервала времени. Каждое такое адаптивное состояние удовлетворяет характеристикам вида в смысле Линнея-Дарвина и может быть базовой единицей для филогенетической классификации с присвоением категории вид.

В виду того, что функциональные sh-признаки особей определяются метрическими f-признаками фоссилий, формулировка категории вид носит исключительно инструментальный характер и поэтому должна быть сформулирована как аксиома. Кроме того, чтобы отличать предлагаемую категорию вид от общепринятого значения вида, назначенного по типификации ICZN, дополним его атрибутом адаптивный, имея в виду, что основой дифференциации является адаптивное состояние r-группы.

Аксиома адаптивного вида в палеоантропологии «Репродуцируемые поколения особей, адаптивное состояние которых, определяемое набором функциональных sh-признаков, сохраняется без изменения в течении некоторого интервала времени».

Применим предложенную аксиому адаптивного вида для филогенетической систематизации африканских прямоходящих приматов

### **III. Филогенетическая система адаптивных видов африканских прямоходящих приматов**

1. Предположительно, популяция некоторого неизвестного арбореального вида из отряда приматов (C. Linnaeus 1758), перешла к прямохождению и образовала гипотетическую r-группу *bipedius*. Учитывая вновь образованное адаптивное состояние r-группы, а также для теоретической систематизации и уточнения направления дальнейших исследований, считаем необходимым присвоить r-группе *bipedius* категорию адаптивный вид и название *A-is bipedius*. Атрибутивная часть названия вида отражает главную функциональную адаптацию. Ни регион, ни время возникновения вида в рамках настоящей работы не исследовались, также не известна диета.

Единственно, график Fig.1. показал в промежутке 9 – 8 mya последующее разделение этого вида на две дочерние диетически несовместимые r-группы *radicophagous* и *omnivorous*.

2. R-группа *radicophagous*, предположительно образовалась в 9 – 8 mya при разветвлении материнского вида *A-is bipedius*. Адаптивное состояние представлено террестриальной растительной крахмалосодержащей диетой. Из характеристик в Table 2 можно составить виртуальный образ особи этой r-группы.

Наиболее ранние образцы особей, принадлежащие r-группе *radicophagous* были идентифицированы (Vytskiy 2017) по нескольким зубам из коллекции оригинального вида *Ardipithecus (ramidus) kadabba* из отложений 5.8 -5.2 mya. Наиболее поздние из найденных описаны в наборе фоссилий ОН 80

(Dominguez-Rodrigo et al., 2013) из отложений 1.34 mya, что предполагает в дальнейшем вымирание r-группы на африканском континенте.

R-группа *radicophagous* в интервале  $\approx 9 - 1.34$  mya удовлетворяет определению аксиомы адаптивного вида, что позволяет присвоить ей категорию адаптивный вид и название *Vipediis radicophagous*, где субъектная часть указывает на материнский диагноз, а атрибутивная на дифференциальный – специализированную диету.

В рамках исследования ареалом вида является африканский континент. Гиподигма вида представлена в табл.1 (App.).

3. R-группа *omnivorous*, также, как и *radicophagous*, образовалась предположительно в  $9 - 8$  mya ветвлением *A-is bipediis*. Адаптивное состояние представлено террестриальной всеядной диетой собирателя-падальщика (“остеодонтокератическая культура” по Р.Дарту). Виртуальный образ особи r-группы представлен характеристиками в Table 2; 3.

Первые образцы особи с всеядной террестриальной диетой представлены коллекцией оригинального вида *Orrorin tugenensis* (Senut et al. 2001) из отложений 6.2–5.65 mya. В 2.6 mya некоторая популяция r-группы *omnivorous*, обитавшая на территории среднего течения реки Awash в Эфиопии и Кении, стала изготавливать первые истинные инструменты из камня по технологии “Oldowan” (Braun et al., 2019; Semaw, 2000) и образовала новое дочернее адаптивное состояние. За последующие 100 тыс. лет r-группа *omnivorous* вымерла или была замещена на континенте дочерней r-группой *homo*. Наиболее поздние особи r-группы *omnivorous* раскопаны в отложениях возрастом 2.5 mya в месторождениях Sterkfontein и Taung на территории Южной Африки.

Таблица 2. и графики Fig. 1. и Fig. 3. показывают длительное симпатрическое сосуществование особей r-групп *omnivorous* и *radicophagous* на континенте, что также подтверждает их репродуктивную несовместимость.

R-группа *omnivorous* в интервале  $\approx 9 - 2.5$  mya удовлетворяет определению аксиомы, что позволяет присвоить ей категорию адаптивный вид и название *Vipediis omnivorous*, где субъектная часть указывает на материнский диагноз, а атрибутивная часть - на дифференциальный трофический.

Гиподигма вида представлена в табл. 2 (App.). В рамках исследования ареалом вида является африканский континент.

4. R-группа *homo* возникла в  $\approx 2.6$  mya из популяции вида *V. omnivorous*, особи которой изобрели первые истинные инструменты по технологии

“Oldowan” (Braun et al., 2019; Semaw, 2000). Имея адаптивное преимущество г-группа homo к 2.5 mya вытеснила материнский вид с континента.

Адаптивное состояние г-группы определяется индустриальным использованием природных ресурсов – поиском и разработкой месторождений специфических пород камня, необходимых для изготовления, и инструментального использования окружающей среды. Это принципиально отличает адаптивное состояние г-группы homo от материнского *B. omnivorous* и позволяет присвоить категорию адаптивный вид. Обратим внимание на то, что её адаптивное состояние полностью совпадает с тем же у вида *Homo sapiens* (Linnaeus, 1758). Кроме этого, несмотря на разительное отличие первых каменных инструментов г-группы от современных, индустриальный характер ведения хозяйственной деятельности и её природный источник остаются неизменными до настоящего времени.

По мнению автора, новому виду следовало бы присвоить название *Homo industrial*, однако, из-за того, что виртуальный морфометрический образ особи г-группы homo, указанный в Tabl.3, не противоречит, а дополняет диагностические и дифференциальные характеристики, указанные Линнеем для вида *Homo sapiens* (1758; 20-23pp), можно утверждать, что г-группа homo видового уровня и вид *H. sapiens* являются одним и тем же адаптивным видом.

Учитывая динамику изменения  $R_b$  и  $CI$  в исследуемом интервале, а также эволюцию индустриального способа хозяйствования, продолжающуюся и в настоящем времени, можно констатировать “незавершённость видообразования” вида *H. sapiens*. Таким образом, адаптивный вид *H. sapiens* возник в районе среднего течения реки Awash в Эфиопии и Кении в 2.6 mya и существует по настоящее время.

Перечень особей вида из африканских отложений 2.6-1.0 mya содержится в Table 3 (App.).

5. Для восстановления указания на прямое репродуктивное родство вида *H. sapiens* с материнским видом *B. omnivorous* добавим в название последнего второй атрибут *homo* – *Vipediis omnivorous homo*. Кроме этого, атрибут *homo* указывает на то, что вид *B.o. homo* адаптивно и морфологически принципиально отличен от любого вида высших обезьян и не является переходным видом, поскольку произошёл от материнского вида, уже обладавшего терестриальным прямохождением.

Об этом также свидетельствует, например, строение кистей рук вида *B.o. homo*, позволяющее в повседневной деятельности использовать подручные предметы (рога, кости и пр.), которое могло сформироваться

только при одновременном формировании соматической способности копировать наблюдаемый полезный прецедент, такой, например, как использование животными рогов и копыт при нападении и в защите.

6. Важная особенность появления вида *H. sapiens* состоит в том, что он возник не как адаптация к изменяющимся внешним условиям, а в результате появления в материнской популяции отдельных особей, которые обладали некоторой побудительной способностью к изобретательной деятельности. Такие особи сами начали изобретать полезные прецеденты для последующего копирования и применения остальными особями вида – поиск специфических месторождений, технологию изготовления и применения каменного инструмента.

В задачи данной работы не входит исследование соматических характеристик особей, создающих индустриальную нишу вида *H. sapiens*. Однако считаем необходимым обозначить существующую особенность мышления некоторых особей, которую можно наблюдать в описании коллекции артефактов  $\approx 3.3$  mya (Harmand et al., 2015). Для получения острой режущей кромки камня, применяемой для разделки туши животного, особь, используя раскалывание, опытным путём перебирает все возможные варианты породы и размера каменной заготовки.

7. Система репродуктивного родства полученных адаптивных видов прямоходящих приматов позволяет объединить их в систему и построить на палеонтологической шкале времени филогенетическую схему

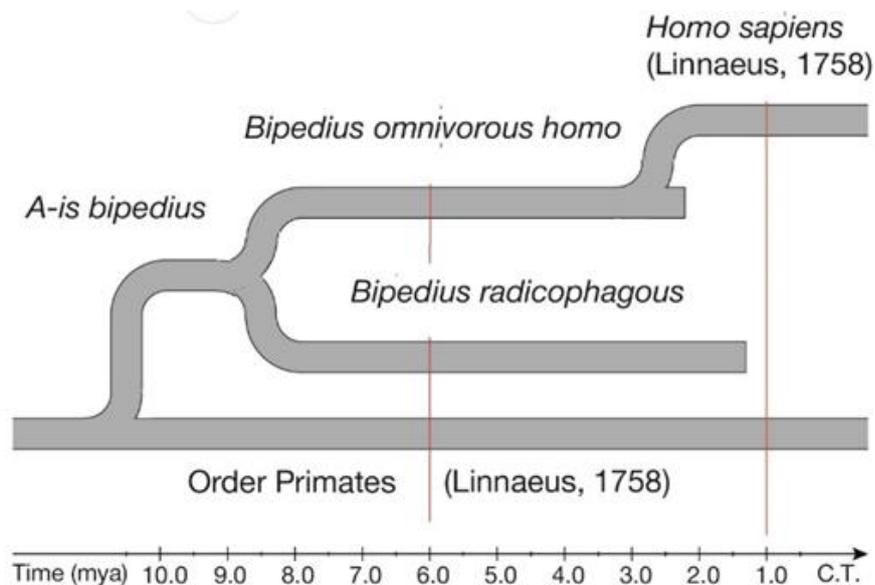


График 4. Филогенетическая система адаптивных видов африканских прямоходящих приматов.

#### IV. Методы и результаты

В работе сформулирована аксиома адаптивного вида для палеоантропологических групп особей «Репродуцируемые поколения особей, адаптивное состояние которых, определяемое набором функциональных ch-признаков, сохраняется без изменения в течении некоторого интервала времени».

Неизменность адаптивного состояния позволяет разграничить вид от предкового и потомственного вида на собственной филетической линии и обособить от одновременно сосуществующих близкородственных, что удовлетворяет характеристикам вида, предложенным Линнеем и дополненным «теорией происхождения с модификациями» Дарвина.

Для выделения интервалов обособленных адаптивных состояний r-группы предложен метод, состоящий в присвоении каждому функциональному ch-признаку особи, параметра «дистанция репродуктивности» - интервала времени, в течении которого он наблюдается по отложениям, т.е. репродуцируется поколениями особей – его носителями. Распределение ch-признаков особей по палеонтологической шкале времени в соответствии с их дистанцией репродуктивности, показывает систему иерархии ch-признаков и делит филетическую линию на последовательные интервалы, каждый из которых определяет некое обособленное адаптивное состояние r-группы, определяемое как адаптивный вид.

Для различения одновременно сосуществующих близкородственных видов, у которых наблюдается возможное совпадение f-признаков, был применён метод непрерывности адаптивных линий f-признаков. В основе метода лежит особенность репродукции метрического f-признака особи, значение которого при передаче его по наследству, образует непрерывную последовательность величин, которую можно представить графически в виде функции на палеонтологической шкале и исследовать математическими средствами. Этой функции присвоено название «адаптивная линия». Сравнение наборов адаптивных линий гомологичных f-признаков симпатрически сосуществующих групп особей позволяет обособить филетические линии близкородственных видов.

Реконструкция адаптивных состояний африканских прямоходящих приматов из отложений 6.0-1.0 mya, выполненная на основе предложенных методик, показала симпатрическое сосуществование двух близкородственных адаптивных видов, которым присвоены названия *B. radicophagous* и *B. omnivorous homo*. Виды образовались предположительно в 9-8 mya

разветвлением некоего материнского вида *A-is bipedius*, уже обладавшего прямохождением, и вымерли приблизительно в 1.34 и 2.5 mya, соответственно.

Однако в 2.6 mya одна из популяций вида *B.o. homo*, обитавшая в районе центрального течения реки Awash в Эфиопии и Кении, образовала дочерний вид, у которого индустриальный способ ведения хозяйственной деятельности и её природный источник соответствовал тому же, что у *H. sapiens*. Сопоставление ключевых характеристик виртуального образа нового вида (табл. 3) и диагностических и дифференциальных характеристик *H. sapiens* (Linnaeus 1758) показало их тождество и позволило предположить, что это один и тот же вид, возникший в 2.6 mya и существующий по настоящее время.

## V. Дискуссии

В работе не рассмотрена корреляция предлагаемой филогенетической схемы с оригинальными видами африканских прямоходящих приматов исследуемого периода. Основной целью настоящей работы является разработка инструментальных методов, позволяющих реконструировать систему филетических связей эволюционирующих групп особей, которая удовлетворяет генеалогическому принципу Дарвина. Введение новой категории адаптивный вид, не предусмотренный ICZN, имеет в основном теоретический характер, необходимый для систематизации и дальнейшего изучения филогении.

Безусловная ограниченность настоящей работы связана с недостатком палеоантропологического материала и некоторая условность расчётов величин и соотношений f-признаков фоссилий.

Также в работе не использовались результаты новых методов исследования фоссилий, например, изотопические данные диетического разнообразия, и не рассматривались коллекции прямоходящих приматов европейского и азиатского континента.

## Заключение

1. Предложенная аксиома адаптивного вида и методы его диагностики и дифференциации позволили реконструировать филетическую систему эволюционирующих групп прямоходящих приматов, удовлетворяющую генеалогическому принципу Дарвина и систематизировать практически все значимые образцы коллекций исследуемого периода.

2. Особенный интерес, по мнению автора, представляет исследование отложений 9 – 8 туа, когда предположительно разделились два диетически несовместимых адаптивных вида, имеющих сходный локомоторный аппарат.

3. Не меньший интерес представляет исследование незавершённости видообразования *Homo sapiens* к настоящему времени. Это наблюдается в экспоненциально увеличивающемся количестве особей, обладающих специфическим «изобретательным» мышлением, которые создают всё большее количество, всё более сложных полезных прецедентов для индустриального копирования.

### Ссылки на литературу

1. Aristotle's History of Animals (1878) Translated by Richard Cresswell M.A. St. John's College, Oxford. London: George Bell & Sons, York Street, Covent Garden.

2. 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.

3. Berger LR, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PHGM, Kibii JM (2010) *Australopithecus sediba*: A New Species of Homo-Like Australopith from South Africa. *Science* 328, 195-204. DOI: 10.1126/science.1184944.

4. Berger LR (2012) *Australopithecus sediba* and the earliest origins of the genus *Homo*. *Journal of Anthropological Sciences* Vol. 90, pp. 1-16. doi 10.4436/jass.90009

5. Berger LR, Hawks J, de Ruiter DJ, et al. (2015) *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLIFE*, elifesciences.org, 2015, V.4, №e09560, pp.1-35. DOI: <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.09560>.

6. Braun DR, Aldeias V, Archer W, Arrowsmith JR, Baraki N, Campisano CJ, Deino AL, DiMaggio EN, Dupont-Nivet G, Engda B, Feary DA, Garello DI, Kerfelew Z, McPherron ShP, Patterson DB, Reeves JS, Thompson JC, and Reed KE (2019) Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity. *PNAS*. 116 (24) 11712-11717. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820177116>

7. Borkin LJ (2009) Carl Linnaeus (1707–1778) As Zoologist. Proceedings of the Zoological Institute RAS. Appendix № 1, 2009, pp. 9–78.
8. Broom RA (1938) The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142, 377-379.
9. Brunet M, Beauvilain A, Coppens Y, Heintz E, Moutaye AHE, Pilbeam D (1995) The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273-275.
10. Clarke RJ (2013) Australopithecus from Sterkfontein Caves, South Africa. Paleobiology of Australopithecus. In K. Reed, J. Fleagle and R. Leakey (eds): The Paleobiology of Australopithecus. New York: Springer, pp. 105-123. DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0\_7
11. Dart R (1925) "*Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa." In *Nature*, №.2884, vol. 115, pp. 195-199.
12. Darwin ChR (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray, Albemarle Street.
13. Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR, Baquedano E, Mabulla A, Mark DF, Musiba C, Bunn HT, UribeArrea D, Smith V, Díez-Martín F, Pérez-González A, Sánchez P, Santonja M, Barboni D, Gidna A, Ashley G, Yravedra J, Heaton JL, Arriaza MC (2013) First Partial Skeleton of a 1.34-Million-Year-Old *Paranthropus boisei* from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *PLOS ONE* Volume 8. Issue 12. e80347.
14. Dubois E (1894) Eine Menschengähnliche Übergangsform aus Java. Batavia Landesdruckerei.
15. Groves CP & Mazak V (1975) "An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian hominids of Africa." In *Casopis pro Mineralogii a Geologii* 20, 225-247.
16. Haile-Selassie Y (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178-181.
17. Haile-Selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Alene M, Latimer BM (2010) New Hominid Fossils From Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and Taxonomy of Early Australopithecus. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 406–417.

18. Haile-Selassie Y, Gibert L, Melillo SM, Ryan TM, Alene M, Deino A, Levin NE, Scott G, Saylor BZ (2015) New species from Ethiopia further expands Middle Pliocene hominin diversity. *Nature* 521, 483–488.
19. Harmand S, Lewis JE, Feibel CS, Lepre CJ, Prat S, Lenoble A, Boës X, Quinn RL, Brenet M, Arroyo A, Taylor N, Clément S, Daver G, Brugal JP, Leakey L, Mortlock RA, Wright JD, Lokorodi S, Kirwa C, Kent DV, Roche H (2015) 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521, 310-5/326. doi: 10.1038/nature14464.
20. Hawks J, Elliott M, Schmid P et al. (2017) New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife* 6:e24232. DOI: 10.7554/eLife.24232
21. International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*, 4th edition. xxix, 306 pp. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
22. International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (2008) Amendment of Articles 8, 9, 10, 21 and 78 of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 65: 265-275.
23. Johanson DC, White TD, Coppens Y (1978) "A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa". *Kirtlandia*. 28: 1–14.
24. Leakey LSB (1959) A New Fossil Skull from Olduvai. *Nature* 184, 491-493. N.4685.
25. Leakey LSB, Tobias PV, Napier JR (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7-10 (No.4927).
26. Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Walker A (1995) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376, 6541; *Acad. Res. Libr.* pg. 565.
27. Leakey MG, Spoor F, Brown FH, Gathogo PN, Kiarie C, Leakey LN & McDougall I (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410, 433-440.
28. Leakey REF (1973) Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature* 242, 447-450.

29. Linnaeus C (1735) Caroli Linnaei, Sveci, Doctoris Medicinae, Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species. Lugduni Batavorum: apud Theodorum Haak, MDCCXXXV. Ex typographia Joannis Wilhelmi de Groot, [12 p.].

30. Linnaeus C (1751) Caroli Linnaei, Botanicorum Principis, Philosophia Botanica, Annotationibus, Explanationibus, Supplementis Aucta Cura, et Opera Casimiri Gomez Ortega, Med, D, et Botan. in Hort.Reg. Matr. Professoris\* Accedunt J. Andr. Murray Nomina Trhialia. Matriti: ex Typogr. Viduae, et Filii Petri Marin. Anno M.Dcc.Xcii.

31. Linnaeus C (1758) Caroli Linnaei Systema Naturae per Regna tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Holmiae, Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758. 824 p.

32. Lucas PW, Peters CR (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.

33. Martin JM, Leece AB, Neubauer S, Baker SE, Mongle CS, Boschian G, Schwartz GT, Smith AL, Ledogar JA, Strait DS, Herries AIR (2021) Drimolen cranium DNH 155 documents microevolution in an early hominin species. Nat Ecol Evol 5, 38–45. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01319-6>

34. Mayr E (1969) Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, Inc. 428 pp.

35. McPherron SP, Alemseged Z, Marean CW, Wynn JG, Reed D, Geraads D, Bobe R, Bearat HA (2010) Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. Nature 466, 857-860 (and Suppl. Inf.).

36. Reck H (1914) Erste vorläufige Mitteilung über den Fund eines fossilen Menschenskelets aus Zentralafrika. – Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin – 1914: 81 - 95.

37. Richmond BG, Green DJ, Lague MR, Chirchir H, Behrensmeyer AK, Bobe R, Bamford MK, Griffin NL, Gunz P, Mbua E, Merritt SR, Pobiner B, Kiura P, Kibunjia M, Harris JWK, Braun DR (2020) The upper limb of *Paranthropus boisei* from Ileret, Kenya. Journal of Human Evolution. Volume 141, April 2020, 102727.

38. Robinson JT (1954) *Prehominid Dentition and Hominid Evolution*. Transvaal Museum, Pretoria.
39. 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.
40. Senut B, Pickford M, GOMMERY D, Mein P, Cheboi K, Coppens Y (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) / *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planets // Earth and Planetary Sciences* 332, 137–144.
41. Sneath PHA & Sokal RR (1973) *Book: Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W.H.Freeman and Company. San Francisco. 573 pp. ISBN : 0-7167-0697-0
42. Villmoare B, Kimbel WH, Seyoum C, Campisano CJ, DiMaggio E, Rowan J, Braun DR, Arrowsmith JR, Reed KE (2015) Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 347, 1352–1355.
43. Vyrskiy SV (2017) The system of species of African bipedal primates from 6.2–0.9 mya. “East West” Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH. Vienna, Austria. 68 pp. ISBN 978-3-903115-71-2. <https://vyrskiy.github.io/system/>
44. Vyrskiy SV (2018) Review of the Homo naledi Fossil Collection from South Africa Using the Biological Species Concept. *Anthropol* 6: 201. doi:10.4172/2332-0915.1000201; <https://vyrskiy.github.io/system/>
45. Walker A, Leakey RE, Harris JM, Brown FH (1986) 2.5-Myr Australopithecus boisei from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 322, 517-522.
46. White TD, Suwa G, Asfaw B (1994) Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306–312.

## Appendix to Research Paper “Reconstruction of African bipedal primates’ phylogeny based on the adaptive species axiom”

S.V.Vyrskiy

**Table 2.** Перечень образцов r-группы *radicophagous* (Vyrskiy 2017: Table 5)

International Registration Number of specimen	Original species	Age (mya)	Body weight (kg)	Endocranial volume (cc)	Cranial index
1	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		
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 2.** Перечень образцов r-группы omnivorous ( $4.4 < CI < 4.8$ ) (Vyrskiy 2017: Table 6a)

International Registration Number of specimen	Original species	Age (mya)	Body weight (kg)	Endocra- nial volu- me (cc)	Cranial index
1	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</i> <i>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			
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

**Table 3.** Перечень образцов г-группы homo (CI > 4.8) (Vyurkiy 2017: Table 6b)

International Registration Number of specimen	Original species	Age (mya)	Body weight (kg)	Endocra- nial volu- me (cc)	Cranial index
1	2	3	4	5	6
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	