

# *The phyletic relationship between bipedal primates from Africa and those from Dmanisi, Georgia (Europe)*

Филетические (родовые) отношения между двуногими приматами из Африки и из Дманиси, Грузия (Европа)

**Sergey Vyrskiy\***

\*Corresponding author: E-mail: [sergey.vyrskiy@gmail.com](mailto:sergey.vyrskiy@gmail.com)

<https://vyrskiy.github.io/system/>

ph.No: +79173224329

Key words: bipedal primates, phyletic relationship, Dmanisi, adaptive species concept

## **Abstract**

При проведении раскопок на площади Дманиси, Грузия Кавказ, вместе с фоссилиями прямоходящих приматов в отложениях 1.85–1.77 mya были обнаружены каменные инструменты, технологически подобные инструментам индустрии Олдован, из отложений 3.0–2.6 mya Восточно-Африканской рифтовой системы. Это позволило предположить адаптивную радиацию вида, носителя этой технологии, из Африки в Европу. Для проверки этого предположения была использована концепция адаптивного вида, где базовой филогенетической (генеалогической) единицей является не таксон, а интервал филетической линии, образованный особями, обладающими одинаковой адаптивностью к окружающей среде. При анализе адаптивности образцов из коллекции Дманиси выяснилось, что особи принадлежат к двум из трех африканских филетических адаптивных линий. Во-первых, это линия особей – *radicophagous*, рацион которых состоит крахмалосодержащих злаков, корней и луковиц полевых и прибрежных трав. Вторую линию представляют гомо, имевшие в своем рационе большую долю мяса, и особи которых освоили изготовление каменных орудий по технологии Олдован. При этом, можно утверждать, что особи линии *homo* появилась в Дманиси в результате адаптивной радиации из африканского континента. Особи *radicophagous* из Дманиси полностью соответствуют особям африканской линии, однако нельзя исключать, что их общим филетическим источником была Азия.

## **Introduction**

В Дманиси, Грузия, в отложениях 1.85–1.77 mya вместе с фоссилиями прямоходящих приматов были обнаружены каменные инструменты (Gabunia et al. 2000), технологически подобные инструментам индустрии Олдован из отложений 3.0–2.6 mya Восточно-Африканской рифтовой системы (Semaw, 2000; Plummer et al. 2023). Это позволяет предположить адаптивную радиацию вида, носителя этих технологий, из Африки в Европу. Проверка филетического (генеалогического по Дарвину) родства африканских и европейских из Дманиси прямоходящих приматов была произведена на основе концепции адаптивного вида, у которой базовой филогенетической единицей является не таксон,

а интервал филогенетической линии, образованный саморепродуктивными поколениями особей, имеющими одинаковую адаптивность к окружающей среде (Vyrskiy 2021).

Всего на Африканском континенте было реконструировано три адаптивных филогенетических линии. Линия *radicophagous*, наблюдаемая в интервале 5.8–1.4 *mya*, у особей которых диета состоит из крахмалосодержащих злаков, корнеплодов и луковиц полевых и прибрежных растений. Линия *omnivorous* (всеядная) - остеодонтокератических собирателей-падальщиков, с большой долей мясной пищи в диете, наблюдаемая в интервале 6–2.4 *mya*. И линия, дочерняя линии *omnivorous*, которая образовалась в 3.0–2.6 *mya* из некоторой популяции, обитавшей в Восточно-Африканской рифтовой системе, особи которой научилась изготавливать инструменты из камня по технологии Олдован и перешли к активному использованию окружающей среды, образовав новую адаптивную линию. Виды прямоходящих приматов, которые в отложениях сопровождаются артефактами “инструменты из камня”, исследователи при регистрации относят к роду *Homo*, что позволяет в контексте общепринятого значения, присвоить новой адаптивной линии филогенетическое название *homo*. Распространяясь в результате адаптивной радиации, и имея эволюционное преимущество, эта популяция постепенно заменила материнскую линию *omnivorous* и к 2.4 *mya* полностью оккупировала африканский континент.

Генеалогически (по Ч.Дарвину), это можно представить в виде системы филогенетических линий на fig. 1.

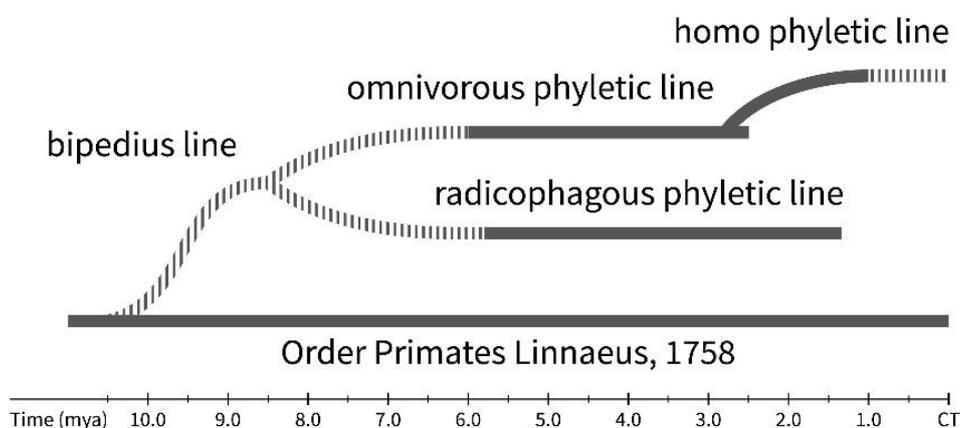


Fig. 1. Адаптивные филогенетические линии, построенные для африканских двуногих приматов из отложений возрастом 6-1 млн лет назад. Конвертировано из Vyrskiy [2021].

## Методы

В данной работе мы установили адаптивность особей Дманиси, используя диагностические критерии, разработанные для определения функциональной адаптивности африканских двуногих приматов. Критерии представлены в виде таблицы, содержащей показатели ископаемых (табл. 1).

Table 1. Диетическая дифференциация особей, принадлежащих *radicophagous* и *omnivorous* (в т.ч. *homo*) симпатрическим адаптивным линиям

No.	Criteria	Линия <i>radicophagous</i>	Линия <i>omnivorous</i>
1	Diet	Amylum-full: cereal grains, roots, bulbs of field and coastal herbs	Omnivorous: a significant proportion of meat
2	способ подготовки пищи для потребления	Дробление и измельчение	проколы покрова плоти выступающими клыками и отрезанием этой порции острыми верхними и нижними резцами, работающими в паре по системе “ножницы”
3	Состояние окклюзивной поверхности передних зубов	Износ в окклюзивной плоскости	Режущая функция резцов. Лингвальный износ верхних клыков, лабиальный износ нижних
4	LL- экспансия резцов	<i>radicophagous</i> MD/LL < 1.1	<i>omnivorous</i> MD/LL > 1.1
5	Состояние окклюзивной поверхности передних зубов	Износ в окклюзивной плоскости иногда до дентина	Выраженные бугорки на окклюзивной плоскости
6	Высота тела нижней челюсти у коронки M1	>38 mm	<32 mm
7	Толщина тела нижней челюсти у коронки M1	>23 mm	<22 mm
8	Назоальвеолярный кливус (угол)	36–50° (prognathism)	~82° (orthognathism)
9	Толщина височной чешуи	8.5–11 mm	4.5–6 mm
10	Сагиттальный гребень	В большинстве черепов	Отсутствует
11	Индекс поперечного сечения кости бедра %CA, замеренный на расстоянии 80% длины от его дистального конца	%CA > 84.9	%CA < 77.1
12	Индекс поперечного сечения кости бедра %CA, замеренный на расстоянии 50% длины	%CA > 93.5	%CA < 86.8

	от его дистального конца		
13	Тип ходьбы	вразвалку	шагающий
14	область значений CI	CI < 4.4	CI > 4.4
15	Интервал наблюдения по отложениям	5.8 – 1.34 mya	6.0–2.4–1.0 mya

MD/LL, отношение мезиодистального диаметра к лабиолингвальному

$\%CA = [CA / TA] \times 100$ , где  $TA = CA + MA$ ;

TA - общая площадь коры в поперечном сечении; CA площадь коры в сечении; MA площадь медуллярного канала.

индекс церебролизации  $CI = (0.91 \times ECV)^2 / P_b$

где ECV - эндокраниальный объём в см<sup>3</sup>; P<sub>b</sub> - вес тела в гр.

Источник данных: Vytskiy [2017]

### Анализ адаптивности особей из коллекции Дманиси

Для диагностики адаптивности особей из коллекции Дманиси можно использовать таблицу 1 применяемую ранее для диагностики адаптивности Африканских прямоходящих приматов. Следует отметить, что особи, принадлежащие к любой филетической линии, помимо основной линииобразующей адаптации демонстрируют адаптивные характеристики, полученные от материнской и более отдаленных предковых линий.

Например, прямохождение свойственно как линии *radicophagous*, так и *omnivorous*, что кстати, указывает о происхождении от одного материнского вида, уже обладавшего прямохождением.

#### Mandible D211

Mandible D211 была найдена/раскопана в 1991 году и отнесена к оригинальному виду *Homo erectus* (Gabunia & Vekua 1995). Mandible имеет размерность тела у коронки M1: height-(24.7) mm и breadth -18,4 mm (Lordkipanidze et al. 2007), что в соответствии с пп.6,7 табл.1 указывает на диетическую адаптивность *omnivorous*. Это также подтверждается тем, что у образца присутствуют - все 16 зубов, которые имеют низкую степень износа в плоскости окклюзии, клыки и резцы имеют заостренную форму, необходимую для режущей функции по системе ножницы. Премоляры по форме ближе к клыкам, чем к молярам (Van Arsdale, 2006), что также подтверждает способ подготовки мясной пищи всеядными особями (пп.2,3 табл.1).

Обратим внимание на измерения резцов. Для D211 (Vekua et al. 2011) указывает следующие размеры:

RI1 - MD / LL = 5.9 mm / 5.8 mm = 1.02; LI1 - MD / LL = 6.2 mm / 5.9 mm = 1.05;

RI2 - MD / LL = 6.6 mm / 6.4 mm = 1.03; LI2 - MD/LL = 6.4mm/6.3mm = 1.02

Все значения почти попадают в полуинтервал MD/LL > 1.1 что в соответствии с п.4 Табл.1, указывает на адаптивность omnivorous образца.

Однако, некоторые авторы публикуют совершенно другие величины:

RI1 MD/LL = 4.3 mm/6.2 mm = 0.7, and RI2 MD/LL = 4.6 mm/7.2 mm = 0.64 [8], (Van Arsdale, 2006), что формально относит образец в адаптивность radicophagous (п.4 Табл.1).

При этом автор работы отмечает, что замер был произведён на шейке зуба у цервико-эмалевого перехода. Учитывая, что авторы публикаций не всегда указывают место замера, п.4 Табл.1 не позволяет объективно диагностировать образец и поэтому, его следует применять с осторожностью.

Вывод: особь образца mandible D211, по совокупности характеристик можно отнести к филогенетической линии omnivorous.

### **Cranium D2282**

В 1999 году был раскопан calvaria D2280 и cranium D2282. Мандибула D211 была объединена с D2282 и вместе особи всех образцов были названы гоминидами и отнесены к оригинальному виду *Homo ex gr. ergaster* (Gabunia et al. 2000). В верхней челюсти D2282 cranium сохранились слегка стёртые правые P4-M2 и левые M1 и M2. На Fig. 23 и 24 (Martín-Torres et al. 2008) показан отчётливый рельеф в окклюзии, что явно указывает на всеядность omnivorous. Для особей с адаптивностью radicophagous, в обзорной таблице образцов африканских прямоходящих приматов (Vyurkiy 2017) указано наибольшее значение ECV = 582 cm<sup>3</sup>, поэтому значение ECV = 650 cm<sup>3</sup> для D2282 (Gabunia et al. 2000) в принципе, подтверждает адаптивность omnivorous. Тем не менее, для подтверждения всеядности, здесь желательно произвести замер толщины височной чешуи, которая не должна превышать 6 мм.

Вывод: особь, представленная в коллекции cranium D2282, с большой степенью вероятности можно отнести к филогенетической линии omnivorous.

### **Calvaria D2280**

Величина ECV составляет 775 cm<sup>3</sup> (Gabunia et al. 2000), что значительно больше любого значения, указанного для африканского адаптивного вида radicophagous, поэтому образец D2280 calvaria можно предварительно отнести к линии omnivorous. Подтвердить всеядность особи можно только по толщине височной чешуи, которая не должна превышать 6 мм (п.9 Table 1).

Вывод: особь D2280 calvaria предварительно можно отнести к филогенетической линии omnivorous.

### **Mandible D2600**

Mandible была найдена в 2000 году и назначена голотипом вида *H. georgicus* sp. nov. (Gabunia et al. 2002). Mandible сохранила почти все зубы, которые демонстрируют исключительный окклюзивный износ, доходя до дентина (Van Arsdale 2006), и даже до очень хорошо развитых корней (Lordkipanidze et al. 2007a), что указывает на адаптивность radicophagous (пп.2;3 Табл.1). Mandible имеет размерность тела у коронки M1: height - 41 mm и breadth - 21 mm, что подтверждает её принадлежность к линии radicophagous (пп.6;7 Табл.1). Van Arsdale (2006) указывает для резца RI1 величины MD/LL = 4.7/7.1 мм = 0.66; и для RI2 – MD/LL = 5.4/9.0 мм = 0.61; Martín-Torres et al. (2008) указывает для резца RI1

величины MD/LL = 4.6/7.3 мм = 0.63; для RI2 – MD/LL = 5.5/9.0 мм = 0.6; и для LI2 – MD/LL = 5.2/7/9 мм = 0.66, что также подтверждает адаптивность *radicophagous* (п.4 Табл.1). Однако, здесь следует иметь ввиду что резцы стёрты настолько что замеры фактически производятся на шейке зуба и, как мы видим, могут не отличаются от величин у образцов *omnivorous*, измеренных в этом же месте.

Фактически, о диетической принадлежности особи можно судить по способу подготовки пищи, не производя этих измерений. Однако, совсем исключать п.4 из определительной табл.1 пока нельзя, поскольку он необходим в некоторых случаях для диагностики разрозненных зубов.

Вывод: особь D2600 mandible можно отнести к филогенетической линии *radicophagous*.

### **Cranium D2700**

Cranium D2700 and associated mandible D2735 были найдены в 2001 году и назначены на *Homo erectus (=ergaster)* (Vekua et al. 2002). Cranium несет четыре верхнечелюстных зуба: правый M1 и M2 и левый P4 и M2 (Vekua et al. 2002), которые имеют явно выраженный рельеф в окклюзивной плоскости (Martín-Torres et al. 2008), что указывает на всеядность особи. Величина ECV у cranium D2700, измеренная разными методами составляет 600 см<sup>3</sup> (Antón 2003; Rightmire et al. 2017) и 645 см<sup>3</sup> (Vekua et al. 2002). Это ненамного выше верхней границы величины ECV для адаптивности *radicophagous*, но учитывая предыдущую характеристику, будем это считать подтверждением адаптивности *omnivorous*. Проверить адаптивность особи можно также по толщине височной чешуи, которая для *omnivorous* должна быть не более 6 мм (п.9 Table 1).

Вывод: особь **D2700** можно отнести к филогенетической линии *omnivorous*.

### **Mandible D2735**

Mandible содержит восемь зубов: P3, P4, M1 и M2 которые присутствуют с обеих сторон (Vekua et al. 2002). Размерность тела мандибулы у коронки M1, составляет: height 22.4/22,3 mm и breadth 21.0/20,7 mm (Van Arsdale 2006); height - 22.5 mm и breadth -19 mm (Rightmire et al. 2017), что указывает на всеядность особи (пп. 6,7 Table 1). Резец LI2 (D3698) этой челюсти имеет размерность MD/LL = 8.1/7.6 мм = 1.07 и RI2 имеет MD/LL = 8.1/7.4 = 1.09 (Martín-Torres et al. 2008) и, согласно п.4 Табл.1, также подтверждает всеядность. Такая адаптивность подтверждается также низкой степенью износа в окклюзии (Lordkipanidze et al. 2007a) и явно выраженным рельефом в окклюзивной плоскости (Bermúdez de Castro 2014).

Вывод: особь mandible D2735 можно отнести к филогенетической линии *omnivorous*.

### **Cranium D3444 and mandible D3900**

Cranium D3444 и примыкающая к нему (*directly adjacent*) mandible D3900 были извлечены during the 2003 excavation season (Van Arsdale 2006). Сравнительные боковые проекции черепов D2700/D2735) и D2282/D211, которые имеют адаптивность *omnivorous*, с черепом D3444/D3900 показали практически полное совпадение контуров (Lordkipanidze et al. 2005), что косвенно подтверждает всеядность последнего. ECV у cranium D3444 составляет 625 см<sup>3</sup> (Rightmire et al. 2017). Это немного выше верхней границы величины ECV для *radicophagous* что, как и в предыдущем случае, можно осторожно считать подтверждением адаптивности *omnivorous*. Всеядность этой составной особи также

можно было бы проверить по толщине височной чешуи, которая должна быть не более 6 мм (п. 9 Table 1).

Особь D3444/D3900 обнаруживает уникальную характеристику – все зубы верхней и нижней челюсти были потеряны задолго перед смертью, о чем свидетельствует полная резорбция зубных лунок и обширное remodelирование альвеолярного отростка (Lordkipanidze et al. 2005; Van Arsdale 2006). Это означает, что особь D3444/D3900 в течение длительного периода жила без употребления пищи, требующей тяжелого пережёвывания (Lordkipanidze et al. 2005; Van Arsdale 2006). Отметим, что в отложениях отсутствуют инструменты, позволяющие измельчать растительную крахмалосодержащую пищу - злаки, корнеплоды, луковицы, поэтому особь D3444/D3900 могла питаться только мясной пищей. Пласт, в котором обнаружены образцы, содержит каменные артефакты и восемь костей животных со следами срезов и ударов каменными орудиями, указывающими на обработку туш и мясоедение (Lordkipanidze et al. 2005). И это безусловно означает, что особь D3444/D3900 могла жить только измельчая каменными инструментами мясную пищу, и поэтому она могла принадлежать только линии homo, которая является дочерней линией от omnivorous.

Вывод: составная особь D3444/D3900 безусловно относится к филогенетической линии homo.

### **Cranium D4500**

Cranium D4500 был восстановлен в 2005 году. Его характеристики позволили установить видовой статус коллекции *H. erectus ergaster georgicus*, отменив т.о. предыдущий статус (Lordkipanidze et al. 2013). Зубной ряд черепа сильно стёрт до дентина, для резцов можно оценить только LL-диаметры (Rightmire et al. 2017). Морфология коронок сохранилась лишь частично, что позволяет предположить, что передний зубной ряд использовался в парамастических действиях, таких как захват (Lordkipanidze et al. 2013), что свидетельствует об адаптивности *radicophagous*. The ECV of skull (546 cm<sup>3</sup>) (Lordkipanidze et al. 2013) попадает в интервал значений для особей с адаптивностью *radicophagous*, хотя нельзя исключить и случайно маленького размера взрослой всеядной особи. Наклон naso-альвеолярного *clivus* относительно альвеолярной плоскости - 42° также характерен для *radicophagous*. Дополнительной характеристикой, подтверждающей адаптивность была бы толщина височной чешуи, которая должна быть не менее 8.5 мм (п. 9 Table 1).

Вывод: cranium D4500 можно отнести к филогенетической линии *radicophagous*.

### **Right femur D4167**

*a.* Головка бедренной кости имеет диаметр 40 мм (Lordkipanidze et al. 2007b), что позволяет предсказать вес тела особи по табличным данным для Femoral Head Diameter (FHD), представленным в работе (McHenry 1992). Однако, для удобства вычислений, вместо подбора табличных данных, применим формулу, которая представляет эти же данные в виде математического полинома 2-го порядка (Vyrskiy 2017). Единственным отличием в её применении является исключение из рассмотрения табличных данных FHD для арбореальных приматов, у которых бедро не является опорой при облигатном передвижении.

$$P_b = (FHD + 5.3)^2 / 41.5 = (40 + 5.3)^2 / 41.5 = 49.4 \text{ kg}$$

Где  $P_b$  – вес тела в гр.

В работе (Vyurskiy 2017) показан график Fig. 1. областей значений веса тела для групп особей Африканских прямоходящих приматов с адаптивностью *radicophagous*, *omnivorous* и *homo*.

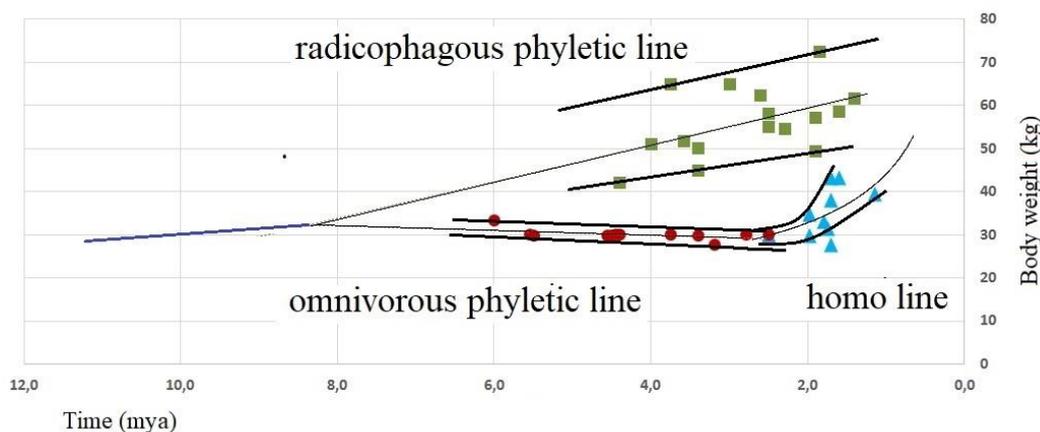


Fig. 2. Области значений веса тела ( $P_b$ ), для особей африканских прямоходящих приматов из отложений 6–1 м.а. Источник: Vyurskiy (2017).

**b.** В некоторых работах считают, что стратиграфическая близость в месторождении черепа D4500, мандибулы D2600 и бедра D4167 позволяет объединить их в одну особь. Образцы D2600 и D4167 мы выше отнесли к линии *radicophagous*. Бедро D4167, из отложений 1.85 м.а, с расчётным весом особи  $P_b=49,4$  kg попадает на fig.2 на нижнюю границу области значений веса тела *radicophagous*, что в принципе не противоречит такому объединению.

Рассмотрим индекс церебролизации такой составной особи D4500/D2600/D4167. В обзоре (Vyurskiy 2017) за основу расчёта индекса церебролизации (CI) была принята формула индекса энцефализации Рогинского с корректировкой для применения к измерению эндокраниальной полости (Roginsky)

$$CI = (0.91 \times ECV)^2 / P_b$$

В работе (Lordkipanidze et al. 2013) для черепа D4500 указана величина  $ECV = 546 \text{ см}^3$ , т.о. CI составной особи D4500/D2600/D4167, с учётом веса тела  $P_b = 49,4$  kg для бедра D4167 составляет:

$$CI = (0.91 \times ECV)^2 / P_b = (0.91 \times 546 \text{ см}^3)^2 / 49,400 \text{ gr} = 5.0$$

Однако, согласно п.14 табл.1 эта величина соответствует адаптивности *omnivorous*. что не соответствует предыдущим характеристикам этих образцов. Если всё же считать что особь D4500 с  $ECV = 546 \text{ см}^3$  принадлежит к линии *radicophagous*, то для соответствующего значения  $CI < 4.4$  (п.14 Табл.1) вес тела по этой формуле должен бы быть не менее 56 кг.

Также для особи D4167 с весом тела 49,4 кг, для значения  $CI < 4.4$  (п.14 Табл.1),  $ECV$  не должно превышать  $512 \text{ см}^3$ . Т.о. можно сделать вывод, что, хотя составная сборка D4500/D2600/D4167 и относится к одной адаптивной линии *radicophagous*, но это части скелета от разных особей.

с. В работе (Lordkipanidze et al. 2007b) указаны значения поперечных сечений диафиза, измеренные в середине бедра D4167: antero-posteriorly (a-p) diameter  $a = 26.5$  mm и medio-laterally (m-l) diameter  $b = 22.2$  mm. Это позволяет прогнозировать толщину корки в середине бедренной кости D4167 для адаптивной принадлежности особи – *radicophagous*.

Рассчитаем общую площадь поперечного сечения бедра (total periosteal area) (ТА) в середине диафиза:

$$ТА = S = \pi a b/4 = (3.14 \times 26.5 \times 22.2) / 4 = 461.8 \text{ mm}^2$$

В предположении, что особь этого бедра относится к *radicophagous*, рассчитаем medullary area (МА) для значения %СА = 93.5 (п.12 табл.1).

$$\%СА = [(ТА - МА) / ТА] \times 100, \text{ откуда}$$

$$МА = ТА \times (1 - \%СА / 100) = 461.8 \times (1 - 93.5 / 100) = 461.8 \times 0.065 = 30 \text{ mm}^2$$

Если считать, что медуллярный овал подобен тотальному овалу, то

$$a/b = a_m/b_m = 26.5/22.2 = 1.194 \text{ где } a_m \text{ and } b_m \text{ диаметры медуллярного овала}$$

$$\text{откуда } a_m = 1.194 \times b_m$$

$$\text{тогда } МА = 30 \text{ mm}^2 = \pi a_m b_m/4 = 3.14 \times 1.194 \times (b_m)^2 / 4, \text{ и}$$

$$b_m = \sqrt{4 \times 30 / 3.14 \times 1.194} = \sqrt{32} = 5.66 \text{ mm.}$$

В результате, прогнозируемая m-а толщина корки составит  $(22.2 - 5.66) / 2 = 8.3$  mm, и a-p толщина составит  $(26.5 - 1.194 \times 5.66) / 2 = 9.9$  mm.

Если замеры толщин корки бедра D4167 покажут величины не меньше полученных при расчёте, то особь можно отнести к филетической линии *radicophagous*.

### **Left femur D3160**

Для femoral shaft D3160 в работе (Lordkipanidze et al. 2007b) указаны значения (a-p) diameter  $a=21.4$  mm и (m-l) diameter  $b=25.3$  mm, измеренные на расстоянии приблизительно 80% от дистального конца кости. Многие допускают, что *cranium D2700*, *mandible D2735*, оба *omnivorous*, и *left femur D3160* представляют одну особь. Это позволяет прогнозировать толщину корки кости D3160 для случая её принадлежности к *omnivorous*.

Рассчитаем площадь поперечного сечения диафиза (ТА) на расстоянии 80% от дистального конца кости:

$$ТА = \pi a b/4 = (3.14 \times 21.4 \times 25.3) / 4 = 425 \text{ mm}^2$$

Рассчитаем площадь сечения медуллярного канала (МА) для верхнего значения %СА = 77.1 (п.11 Табл.1):

$$\%СА = [(ТА - МА) / ТА] \times 100, \text{ откуда}$$

$$МА = ТА \times (1 - \%СА / 100) = 425 \times [1 - (77.1 / 100)] = 97.3 \text{ mm}^2$$

Если считать, что медуллярный овал подобен тотальному овалу, то

$$a/b = a_m/b_m = 21.4/25.3 = 0.846, \text{ whence } a_m = 0.846 \times b_m$$

Рассчитаем (a-p) и (m-l) диаметры медуллярного овала

$$MA = 97.3 \text{ mm}^2 = \pi a_m b_m / 4 = (\pi \times 0.846 \times b_m^2) / 4$$

$$\text{откуда } b_m = \sqrt{[97.3 \text{ мм}^2 \times 4 / (\pi \times 0.846)]} = \sqrt{[97.3 \text{ мм}^2 \times 4 / 2.66]} = 12.09 \text{ mm};$$

$$a_m = 0.846 \times b_m = 10.2 \text{ mm}.$$

Т.о. (a-p) толщина корки диафиза бедра составит  $(21.4 - 10.2) / 2 = 5.6 \text{ mm}$ , и (m-l) толщина -  $(25.3 - 12.9) / 2 = 6.6 \text{ mm}$ .

Если замеры толщин корки бедра D3160 на расстоянии 80% от дистального конца покажут величины менее указанных выше, то его особь может быть отнесена к филетической линии omnivorous.

### **Результаты**

a. В работе установлено, что особи образцов cranium D4500, the mandible D2600 и right femur D4167 имеют диетическую адаптивность radicophagous. В работе (Vyurskiy 2017) установлено, что адаптивная линия radicophagous на африканском континенте окончилась приблизительно в 1.34 mya, что в принципе не противоречит возрасту образцов Дманиси. Для подтверждения адаптивности radicophagous для right femur D4167 необходимо измерить толщину его корки в midshaft, которая должна быть не менее 9,9 mm для a-p и не менее 8.3 mm для m-l. У cranium D4500 необходимо измерить толщину височной чешуи, которая должна быть не менее 8.5 мм. К сожалению, не во всех случаях можно с достаточной точностью измерить толщину височной чешуи, поскольку внутренние части черепа, как правило, заполнены твердым матриксом.

b. Уникальная составная особь D3444 / D3900 безусловно принадлежит филетической линии homo.

c. Особи образцов the calvaria D2280, the cranium D2282, the mandible D211, the cranium D2700, the mandible D2735, и left femur D3160 показывают всеядность omnivorous. Но поскольку эти особи сопровождаются в отложениях инструментами технологии Олдован, что не совместимо с остеодонтокератической культурой собирателя-падальщика, их необходимо отнести к линии homo. Это же подтверждает и находящаяся в этих же отложениях особь D3444 / D3900, принадлежащая линии homo. Также Grimaud-Herve and Lordkipanidze (2010) на основании некоторых характеристик, например, асимметрии мозгового рельефа, относят особей D2280 и D2282 к роду Homo. Отметим, что особи omnivorous, исчезли из палеонтологической летописи Африки в 2.5 mya, что не противоречит отсутствию этого вида в Дманиси.

### **Дискуссия**

a. Существует некоторое сомнение в необходимости применения адаптивной концепции вида для построения филогенеза прямоходящих приматов. Здесь следует отметить, что наиболее часто применяемые методы сравнительного анализа метрических величин фоссилий могут показать лишь некоторую степень сходства их особей, и не позволяет реконструировать иерархию репродуктивных взаимоотношений (материнский – дочерний) для групп особей.

b. Существуют некоторые претензии к точности пограничных значений характеристик в таблице 1, применяемым для диагностики адаптивности. Во-первых, фоссилии часто имеют сколы, выветривания и посмертные повреждения от хищников или падальщиков,

что осложняет измерения. Во-вторых, проводя какие-то измерения фоссилий, авторы в публикациях не всегда указывают применяемую методику, что приводит к несоответствию данных значениям, указанным в диагностических таблицах. Например, измерение высоты и ширины тела мандибулы на уровне М1 может выполняться как минимум двумя способами, и результаты которых могут отличаться более чем на 10%. И наконец, диагностическая таблица составлялась на основе обзора коллекций, сделанного до 2017 года и поэтому по мере поступления новых объективных данных пограничные значения могут корректироваться.

### **Заключение**

a. Особи прямоходящих приматов коллекции Дманиси из отложений 1.85–1.77 муа обнаруживают только два вида адаптивности – *radicophagous* и *homo*, которые идентичны адаптивности соответствующим филетическим линиям африканского континента.

b. Если учесть, что возникновение адаптивности *homo* на Африканском континенте в отложениях 3.0–2.6 муа связано с изготовлением каменных инструментов по технологии Олдован, то можно утверждать, что особи линии *homo* из коллекции Дманиси появились в Европе в результате адаптивной радиации и являются африканской филетической ветвью.

c. Особи с адаптивностью *radicophagous* обнаружены только в самых нижних слоях месторождения Дманиси. Можно предположить, что они появились в этом месте первыми, и ушли со стоянки, когда из Африки пришли *homo*, более мобильные и вооружённые инструментами. Поэтому нельзя исключать того, что особи *radicophagous* появились в Европе в результате адаптивной радиации из Азии.

d. Адаптивный вид *omnivorous* вымер на Африканском континенте в 2.5 муа и в коллекции Дманиси он также не обнаружен. Эта синхронность эволюционных процессов на двух континентах подтверждает общность Афро-Европейского ареала прямоходящих приматов в период 1.85–1.77 муа.

e. Очень важно, что если предлагаемые измерения образцов подтвердят предполагаемую адаптивность их особей, то это подтвердит также и прогностичность концепции адаптивного вида.

### **References**

1. Gabunia, L., A Vekua, D Lordkipanidze, C C Swisher 3rd, R Ferring, A Justus, M Nioradze, M Tvalchrelidze, S C Antón, G Bosinski, O Jöris, M A Lumley, G Majsuradze, A Mouskhelishvili. 2000. Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science*, 288:1019-25.
2. 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.
3. Plummer, TW, Oliver, JS, Finestone, EM, Ditchfield, PW, [...], and Richard Potts +27 authors. 2023. Expanded geographic distribution and dietary strategies of the earliest Oldowan hominins and *Paranthropus*. *Science*, 379 (6632). pp. 561-566. ISSN 0036-8075.
4. Vyrskiy, S. 2021. Reconstruction of African Bipedal Primates' Phylogeny Based on the Adaptive Species Axiom. *J Anthro & Archeo Sci* 5(2). JAAS.MS.ID.000207. DOI: 10.32474/JAAS.2021.05.000207.

5. 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. pp: 68. ISBN 978-3-903115-71-2.
6. Gabunia, L. & A. Vekua. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature* volume 373, pages 509–512. DOI: 10.1038/373509a0.
7. Lordkipanidze, D., Vekua A., Rightmire PG., Margvelashvili A., 2007a. Hominid Fossils from Dmanisi and Their Place Among the Early Hominids. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences*, 175, ½1.
8. Van Arsdale, A.P. 2006. Mandibular Variation in early Homo from Dmanisi, Georgia. A dissertation. the University of Michigan.
9. Vekua, A., Lordkipanidze D., Bukhsianidze M. 2011. The discovery of a mandible of the earliest Eurasian hominid. in *Archaeology of Caucasus №4*. Georgian National Museum, Tbilisi. ISSN 1512 - 3529.
10. Martínón-Torres, M; Bermúdez de Castro, J M; Gómez-Robles, A; Margvelashvili, A; Prado, L; Lordkipanidze, D; Vekua, A. 2008. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study. *Journal of Human Evolution*, 55(2): 249-273.
11. Gabounia, L., de Lumley M-A., Vekua A., Lordkipanidze D., de Lumley H. 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *C. R. Palevol* 1 (2002) 243–253.
12. Vekua, A, Lordkipanidze D, Rightmire G, Agusti J, Ferring R, Majsuradze G, Mouskhelishvili A, Nioradze, Ponce de Leon M M, Tappen M, Tvalcherelidze M, Zollikofer C. 2002. A new skull of early Homo from Dmanisi, Georgia, *Science*, 297:85-89.
13. Antón, S.C. 2003. Natural History of Homo erectus. *Yearbook of Physical Anthropology* 46:126–170.
14. Rightmire, G.P., Ponce de León M.S., Lordkipanidze D., Margvelashvili A., Zollikofer C.P. 2017. Skull 5 from Dmanisi: descriptive anatomy, comparative studies, and evolutionary significance. *Journal of Human Evolution*, Volume 104, March 2017, Pages 50-79.
15. Bermúdez de Castro, JM, Martínón-Torres M, Sier MJ, Martín-Francés L (2014) On the Variability of the Dmanisi Mandibles. *PLoS ONE* 9(2): e88212. doi:10.1371/journal.pone.0088212.
16. Lordkipanidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G. P., Agusti, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Ponce de León M.S., Tappen M., Zollikofer, C. P. E. 2005. The earliest toothless hominin skull. *Nature*, 434(7034), 717–718. doi:10.1038/434717b.
17. Lordkipanidze, D., de León, M.S.P., Margvelashvili, A., Rak, Y., Rightmire, G.P., Vekua, A., Zollikofer, C.P.E..2013. A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early Homo. *Science*, Vol 342(6156), p.326-331.
18. Lordkipanidze, D., Jashashvili T., Vekua A., [...], and Rook L. +15 authors. 2007b. Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature*, Vol 449| 20 September 2007| doi:10.1038/nature06134.
19. McHenry H. 1992. Body size and proportions in early hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 87, 407–431.
20. Grimaud-Herve, D. and Lordkipanidze D. 2010. The Fossil Hominids' Brain of Dmanisi: D 2280 and D 2282. Chapter 5. In *The Human Brain Evolving: Paleoneurological Studies in Honor of Ralph L. Holloway*, Douglas Broadfield, Michael Yuan, Kathy Schick and Nicholas Toth, editors. (Stone Age Institute, Gosport IN 47433).