

БИЛАТЕРАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ДЛИННЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ У СКОТОВОДОВ АЛТАЯ ЭПОХИ БРОНЗЫ И РАННЕГО ЖЕЛЕЗНОГО ВЕКА*

Цель работы – изучить направленную асимметрию (DA) в скелетных выборках древних скотоводов лесостепного Алтая. Были исследованы две группы, одна из которых относится к эпохе развитой бронзы, другая – к скифскому времени. В результате изучения показателей DA поперечных размеров длинных костей конечностей и ключиц установлены половые и хронологические различия, отражающие специфику физической активности скотоводов. У мужчин обоих хронологических периодов мануальные нагрузки были двусторонними, преимущественно силового характера. Женский труд, особенно в скифское время, требовал более частого использования доминантной руки. Женщины испытывали также асимметричные нагрузки на ноги в медиолатеральной плоскости. DA продольных размеров костей рук в группе эпохи бронзы низкая, скифского времени – высокая, что определяется, по-видимому, хронологическими различиями в уровне средового и/или генетического стресса.

Ключевые слова: билатеральная асимметрия, физическая активность, длинные кости конечностей, скотоводы, эпоха бронзы, скифское время, Алтай.

Введение

Степень билатеральной асимметрии парных признаков скелета человека может служить показателем биологической адаптации палеопопуляций к различным факторам внешней и внутренней среды. Выделяют три основных типа билатеральной асимметрии – флуктуирующую (fluctuating asymmetry – FA), направленную (directional asymmetry – DA) и антиасимметрию (antisymmetry – AnS), которые различаются по характеру вариабельности разности парных размеров правой и левой стороны. К FA относятся незначительные по величине случайные различия между сторонами, имеющие нормальное распределение вокруг средней, равной 0. При DA, которую также называют фиксированной асимметрией, одна

сторона в среднем больше, чем другая, а преобладающий размер чаще встречается на одной и той же стороне (распределение нормальное, среднее значение достоверно отличается от 0). При AnS (или случайной асимметрии) между сторонами существуют статистически значимые различия, но доминирующая сторона определяется случайно (распределение бимодальное или плосковершинное, среднее значение равно 0) [Palmer, Strobeck, 1986, 2003]. Разные типы асимметрии нередко взаимодействуют. При изучении палеопопуляций основное значение имеют FA и DA.

FA отражает уровень нестабильности развития организма, повышающийся в условиях средового и генетического стресса [Harris, Nweeia, 1980; Livshits, Kobylansky, 1991; Hershkovitz et al., 1993; Markow, Martin, 1993; Gray, Marlowe, 2002; Guatelli-Steinberg, Sciulli, Edgar, 2006; Schaefer et al., 2006; DeLeon, 2007; Hoover, Matsumura, 2008; Graham et al., 2010; Özener,

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 11-06-00360а) и РГНФ (проект № 12-01-00159).

2010]. Однако измерить *FA* при наличии существенной *DA* методически очень сложно [Palmer, 1994; Graham et al., 1998], что накладывает определенные ограничения на выбор признаков. При изучении *FA* в палеопопуляциях обычно используют зубные и краиниальные признаки.

DA костей скелета человека связана с функциональной асимметрией организма (моторной, сенсорной, психической). Моторная асимметрия проявляется в виде преимущественного использования при выполнении унилатеральных движений определенной (доминантной) руки, в функциональной специализации ног, в развитии двигательных качеств и скорости образования условных рефлексов. *DA* трубчатых костей конечностей в значительной мере формируется в результате функциональной адаптации к механическим факторам. Зависимость между *DA* и механическим стрессом костей конечностей, особенно верхних, широко используется при изучении физических нагрузок в палеопопуляциях в связи с их хозяйственным укладом, а также гендерным разделением труда. Однако большинство таких исследований были выполнены на материалах, происходящих с зарубежных территорий и относящихся преимущественно к охотникам-собираателям и земледельцам [Ruff, Jones, 1981; Bridges, 1989; Fresia, Ruff, Larsen, 1990; Stirling, 1993; Sakaue, 1998; Mays, 1999; Bridges, Blitz, Solano, 2000; Stock, Pfeiffer, 2004; Westcott, Cunningham, 2006; Sládek et al., 2007; Wanner et al., 2007; Kujanová et al., 2008; Maggiano et al., 2008; Sparacello, Marchi, 2008; Pomeroy, Zakrzewski, 2009; Weiss, 2009; Sparacello et al., 2011].

Цель работы – изучить направленную асимметрию длинных костей конечностей и ключиц в скелетных выборках скотоводов лесостепного Алтая эпохи бронзы и раннего железа.

Материал и методы

Были исследованы длинные кости конечностей и ключицы носителей андроновской культуры (АК) среднего периода эпохи бронзы и староалейской культуры (СК) скифского времени лесостепного Алтая. Хозяйственной основой обеих групп являлось скотоводство. Скелетная выборка АК включает материалы из могильников Барсучиха-1, Золотушка, Малопанюшевский, Манжиха-5, Телеутский Взвоз-1, Фирсово-14, Чекановский Лог-2 и 10; выборка СК – из могильников Фирсово-14 и Тузовские Бугры-1. Коллекции хранятся в кабинете антропологии Музея археологии и этнографии Алтая Алтайского государственного университета.

Пол и возраст индивидов определялись стандартными методами. Существенных возрастных разли-

чий между исследованными выборками не обнаружено. Измерялись парные кости верхних и нижних конечностей (плечевые, лучевые, локтевые, бедренные, большие берцовые), а также ключицы без деформации и явной патологии, с полностью приросшими эпифизами. При измерениях кости конечностей ориентировались в медиолатеральной и сагиттальной плоскостях в соответствии со схемами К. Раффа [Ruff, Hayes, 1983; Ruff, 2002]. Середина диафиза больших берцовых костей определялась исходя из полной длины (T1), остальных – из наибольшей (H1, R1, U1, F1). Точность измерений продольных размеров – до 0,5 мм, поперечных диаметров диафиза – до 0,05 мм.

Помимо стандартных размеров, цифровое обозначение которых дается по Р. Мартину [Алексеев, 1966], в работе использовалось несколько дополнительных, принятых при изучении *DA*. К числу последних относится средний диаметр середины диафиза, равный полусумме сагиттального и медиолатерального. Кроме того, на плечевых костях измерялись диаметры диафиза (сагиттальный, медиолатеральный и средний) на уровне 35 % максимальной длины от дистального конца, на больших берцовых – минимальный и максимальный диаметры середины диафиза. Указанные размеры маркируются латинскими буквами.

Для расчета ошибки измерений кости семи индивидов были измерены трижды с интервалом в несколько недель. Ошибка вычислялась по методу Т.Д. Уайта [White, Folkens, 2005], в соответствии с которым отклонения от среднего значения усреднялись и выражались в процентах от его величины. Для большинства параметров она была меньше 0,5 % и не могла оказать существенного влияния на результаты и выводы данного исследования (табл. 1).

Для количественного измерения *DA* использовался показатель стандартизованной направленной асимметрии %*DA*, который вычислялся по формуле:

$$\%DA = \frac{(R - L)}{0,5(R + L)} \times 100,$$

где *R* – размер правой стороны, *L* – левой.

Данная формула, получившая распространение во многих работах [Steele, Mays, 1995; Čuk, Leben-Seljak, Štefančič, 2001; Mays, 2002; Auerbach, Ruff, 2006; Blackburn, Knüsel, 2006; Sládek et al., 2007; Auerbach, Raxter, 2008; Kujanová et al., 2008; Jaskulska, 2009; Pomeroy, Zakrzewski, 2009; Weiss, 2009; Stock et al., 2013], позволяет непосредственно сравнивать степень асимметрии признаков, имеющих разную абсолютную величину, в частности, длины костей и ширины диафизов. Показатель %*DA* имеет положительные значения, когда правая сторона больше левой, и отрицательные, когда левая больше правой.

Таблица 1. Ошибки измерений ($n = 7$), %

Признак*	Правая	Левая	В среднем	Признак	Правая	Левая	В среднем
C1	0,11	0,13	0,12	R5a	0,50	0,41	0,46
C4	0,77	0,84	0,81	F1	0,04	0,05	0,05
C5	1,20	0,89	1,05	F6	0,36	0,23	0,30
H1	0,05	0,04	0,05	F7	0,05	0,15	0,10
H4	0,28	0,33	0,31	F21	0,21	0,21	0,21
H6b	0,29	0,17	0,23	T1	0,05	0,09	0,07
H6c	0,25	0,35	0,30	T5	0,28	0,11	0,20
R1	0,05	0,06	0,06	T8	0,52	0,57	0,55
R4a	0,39	0,59	0,49	T9	0,51	0,85	0,68

*Полные названия признаков см. в табл. 2.

Для проверки нормальности распределения значений %DA использовался критерий Лиллиефорса. При отсутствии достоверных отклонений от нормальности с помощью одновыборочного t -критерия проверялось, действительно ли среднее значение %DA отличается от 0. Если же распределение значений %DA статистически значимо отклонялось от нормального, для проверки достоверности различий парных размеров правой и левой стороны использовался непараметрический критерий Вилкоксона. Для оценки значимости половых и диахронных различий применялся непараметрический U-критерий Манна–Уитни.

При вычислении доли индивидов с право- и левосторонним доминированием длины плечевых костей учитывались только значения %DA > 0,5 %, что позволяет избежать влияния ошибки измерений и FA [Auerbach, Ruff, 2006]. Достоверность межгрупповых различий по этим показателям оценивалась на основе критерия χ^2 .

Взаимосвязи между DA продольных и поперечных размеров костей анализировались на основе коэффициентов корреляции Пирсона, для расчета которых использовались остатки регрессии логарифмически преобразованных размеров правой и левой стороны [Ibid.]. Все вычисления выполнялись при помощи программ пакета STATISTICA 10.

В качестве масштаба межгрупповой вариабельности значений %DA плечевых, лучевых, бедренных и больших берцовых костей использовались данные по девяти группам широкого географического диапазона, представленные в работе Б. Ауэрбаха и К. Раффа [Auerbach, Ruff, 2006]. Кроме того, были привлечены данные по %DA плечевых костей и ключиц еще 15 групп, опубликованные Б. Ауэрбахом и М. Рахтер [Auerbach, Raxter, 2008]. Большинство из этих материалов датируются временем, близким к современности.

Результаты

Верхние конечности и ключицы. В мужской и женской андроновских группах DA длины ключиц отсутствует, продольные размеры костей рук проявляют незначительное правостороннее доминирование, и только значение %DA длины плечевых костей в суммарной выборке достигает уровня статистической значимости (табл. 2). В староалейских выборках (мужская, женская, суммарная) правые плечевые, лучевые и локтевые кости длиннее левых, правые ключицы, наоборот, короче (табл. 3). Между группами эпохи бронзы и скифского времени наблюдаются различия по %DA длины плечевых костей (мужчины – $p = 0,035$; женщины – $p = 0,011$; суммарно – $p = 0,009$) и локтевых (женщины – $p = 0,007$; при объединении полов – $p = 0,028$) (рис. 1). В скифский период доля индивидов с правосторонним доминированием длины плечевых костей увеличивается (суммарная выборка – $p = 0,021$), с левосторонним – уменьшается (женщины – $p = 0,020$; суммарная выборка – $p = 0,025$) (табл. 4).

DA поперечных размеров диафиза по сравнению с длиной костей в целом варьирует в более широких пределах. В женской группе СК диафиз ключиц демонстрирует отчетливую правостороннюю асимметрию, в выборках АК соответствующие значения %DA имеют повышенную вариабельность, а у женщин проявляется тенденция к левостороннему доминированию.

Из десяти поперечных размеров диафиза плечевых костей семь в выборке АК и четыре в выборке СК обнаруживают достоверную правостороннюю асимметрию. Наиболее высокие положительные значения %DA во всех группах (с учетом и без учета пола) имеет сагиттальный диаметр середины диафиза H6c. Существенную асимметрию проявляют не только абсолютные размеры, но и указатели поперечного сечения середины диафиза H6 : H5 и H6c : H6b (табл. 5),

Таблица 2. Показатели направленной асимметрии ключиц и длинных костей конечностей в андроновской выборке

Признак	n1/n2	%DA		
		Мужчины	Женщины	Суммарно
1	2	3	4	5
<i>Ключица – Clavicula</i>				
C1. Длина	14/9	–0,62 (0,13)	–0,34 (–0,41)	–0,37 (0,08)
C4. Вертикальный диаметр	15/9	2,62 (1,84)	–2,47 (–5,38)	1,46 (–0,87)
C5. Сагиттальный диаметр	14/9	–0,60 (0,12)	–0,84 (1,26)	–0,80 (0,56)
Средний диаметр (CAD)	14/9	–0,10 (0,91)	–2,60 (–1,94)	–0,43 (–0,21)
C6. Окружность	14/9	0,02 (0,69)	–1,55 (–1,51)	–1,29 (–0,17)
<i>Плечевая кость – Humerus</i>				
H1. Наибольшая длина	19/21	<u>0,58</u> (0,47)	<u>0,81</u> (0,48)	<u>0,65</u> (0,47) ^a
H3. Ширина верхнего эпифиза	11/13	0,00 (0,55)	2,04 (1,43) ^b	<u>0,99</u> (1,02) ^a
H4. Ширина нижнего эпифиза	17/16	<u>0,00</u> (0,80) ^a	<u>1,69</u> (1,89) ^a	<u>1,48</u> (1,33) ^a
H5. Наибольший диаметр середины диафиза	21/23	0,95 (1,22)	2,37 (2,24) ^b	2,02 (1,75) ^a
H6. Наименьший диаметр середины диафиза	21/23	0,00 (–0,59)	–0,62 (–1,28)	–0,26 (–0,95)
H6b. Ширина середины диафиза	21/22	–0,42 (–0,48)	–1,90 (–1,55)	–1,09 (–1,03)
H6c. Сагиттальный диаметр середины диафиза	21/23	0,84 (2,08)^a	4,38 (4,94)^a	3,12 (3,57) ^a
Средний диаметр середины диафиза (HAD)	21/22	0,21 (0,78)	1,54 (1,62) ^a	0,93 (1,21) ^a
Ширина диафиза на уровне 35 % (H35 % ml)	18/19	0,95 (0,50)	1,19 (1,09)	1,19 (0,80)
Сагиттальный диаметр на уровне 35 % (H35 % ap)	18/19	<u>1,34</u> (1,05)	0,51 (0,59)	1,09 (0,81) ^b
Средний диаметр на уровне 35 % (HAD35 %)	18/17	0,71 (0,78)	0,77 (1,01)	0,77 (0,89) ^a
H7. Наименьшая окружность диафиза	17/15	0,72 (0,54)	0,87 (1,09)	0,82 (0,80) ^a
H7a. Окружность середины диафиза	20/21	0,73 (0,71)	0,81 (1,02)	0,74 (0,87) ^a
H10. Вертикальный диаметр головки	14/17	–0,69 (–0,27)	–0,47 (0,02)	–0,47 (–0,11)
<i>Лучевая кость – Radius</i>				
R1. Наибольшая длина	14/9	0,38 (0,05)	0,42 (0,61)	0,38 (0,27)
R4. Наибольшая ширина диафиза	16/14	6,03 (5,97) ^b	3,78 (3,71) ^a	5,57 (4,91) ^a
R5. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины	16/14	–0,58 (–0,55)	0,46 (1,44)	0,00 (0,38)
Средний диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины (RAD max)	16/14	3,19 (3,22) ^a	3,40 (2,74) ^b	3,19 (2,99) ^a
R4a. Ширина середины диафиза	15/15	7,82 (8,33)^a	4,43 (3,39)	5,34 (5,86) ^a
R5a. Сагиттальный диаметр середины диафиза	15/15	–3,92 (–4,37)^b	–1,90 (–1,16)	–2,87 (–2,76)^b
Средний диаметр середины диафиза (RAD)	15/18	3,18 (2,81) ^b	1,41 (1,43)	2,64 (2,12) ^a
R3. Наименьшая окружность диафиза	14/15	1,07 (0,65)	<u>1,26</u> (1,44) ^a	1,24 (1,06) ^a
Ширина дистального эпифиза (R dist)	16/16	0,51 (0,71)	0,78 (0,54)	0,72 (0,62)
<i>Локтевая кость – Ulna</i>				
U1. Наибольшая длина	18/10	0,64 (0,39)	<u>0,00</u> (0,16)	<u>0,28</u> (0,31)
U11. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины	19/13	–0,70 (–0,58)	–3,05 (0,21)	–2,48 (–0,26)
U12. Наибольшая ширина диафиза	20/13	–1,32 (–1,15)	–4,42 (–2,13)	–1,95 (–1,54)
Средний диаметр на уровне наибольшей ширины (UAD max)	19/13	–1,51 (–0,83)	–2,21 (–1,04)	–1,60 (–0,92)
U11a. Сагиттальный диаметр середины диафиза	15/11	–1,55 (–1,35)	–2,30 (1,11)	–1,92 (–0,31)
U12a. Ширина середины диафиза	15/11	–2,09 (–3,51)	–7,58 (–5,09)	–3,64 (–4,18) ^a

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Средний диаметр середины диафиза (UAD)	15/11	–4,17 (–2,49) ^a	–4,20 (–2,18)	–4,18 (–2,36) ^a
U3. Наименьшая окружность диафиза	18/16	–0,59 (–0,28)	–0,70 (–0,58)	–0,59 (–0,42)
<i>Бедренная кость – Femur</i>				
F1. Наибольшая длина	26/22	–0,11 (–0,12)	–0,48 (–0,36) ^a	–0,22 (–0,23)
F6. Сагиттальный диаметр середины диафиза	28/22	0,17 (0,59)	–0,58 (–0,53)	0,00 (0,10)
F7a. Поперечный диаметр середины диафиза	27/22	–1,66 (–1,24) ^a	–2,74 (–3,03) ^b	–1,88 (–2,05) ^a
Средний диаметр середины диафиза (FAD)	27/22	–0,71 (–0,17)	–1,73 (–1,78) ^b	–0,79 (–0,97) ^a
F8. Окружность середины диафиза	28/21	–0,54 (–0,37)	–0,59 (–1,37)	–0,54 (–0,80) ^a
F21. Ширина нижнего эпифиза	17/16	0,00 (0,01)	0,00 (0,13)	0,00 (0,07)
F18. Высота головки	16/15	0,86 (0,74)	0,67 (0,74)	0,67 (0,74) ^a
<i>Большая берцовая кость – Tibia</i>				
T1. Полная длина	23/19	–0,28 (–0,48) ^a	–0,28 (–0,27)	–0,28 (–0,38) ^b
T5. Наибольшая ширина верхнего эпифиза	11/8	0,60 (0,46)	0,34 (0,16)	0,60 (0,34)
T6. Наибольшая ширина нижнего эпифиза	14/9	–0,09 (–0,30)	0,00 (0,93)	0,00 (0,18)
T8. Сагиттальный диаметр середины диафиза	24/16	–0,34 (–0,38)	–1,29 (–1,96)	–0,94 (–1,01)
T8a. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне пита- тельного отверстия	22/18	–2,60 (–1,61)	–3,04 (–2,81) ^a	–2,91 (–2,15) ^b
T9. Поперечный диаметр середины диафиза	24/16	1,13 (2,19) ^a	3,94 (4,18) ^b	1,65 (2,98) ^b
T9a. Поперечный диаметр диафиза на уровне пита- тельного отверстия	22/17	–0,41 (–0,07)	2,14 (2,88) ^a	0,85 (1,22)
Средний диаметр середины диафиза (TAD)	24/16	1,74 (0,75)	0,82 (0,94)	0,97 (0,83) ^a
Минимальный диаметр середины диафиза (TD min)	27/18	1,43 (0,66)	1,51 (1,82) ^b	1,43 (1,13) ^a
Максимальный диаметр середины диафиза (TD max)	27/15	0,00 (–0,44)	–2,20 (–1,59)^b	–0,86 (–0,85) ^a
T10. Окружность середины диафиза	27/17	0,56 (0,10)	0,00 (0,10)	0,27 (0,10)

Примечания: n1, n2 – число наблюдений соответственно в мужской и женской группе; первое значение %DA – медиана, второе (в скобках) – среднее; достоверность различий между правой и левой стороной: индекс а – $p < 0,05$, б – $p < 0,01$, в – $p < 0,001$; курсивом выделены значения, распределение которых достоверно отклоняется от нормального; жирным шрифтом – обнаруживающие достоверные половые различия; подчеркнуты значения признаков, которые обнаруживают достоверные хронологические различия.

Таблица 3. Показатели направленной асимметрии ключиц и длинных костей конечностей в староалейской выборке*

Признак	n1/n2	%DA		
		Мужчины	Женщины	Суммарно
1	2	3	4	5
<i>Ключица – Clavicula</i>				
C1. Длина	12/8	–1,01 (–1,27) ^a	–2,06 (–1,28)	–1,19 (–1,27) ^b
C4. Вертикальный диаметр	12/10	1,04 (4,63)	<u>2,11</u> (2,59)	1,57 (3,70) ^a
C5. Сагиттальный диаметр	12/10	–0,27 (–2,06)	1,84 (3,11)	1,32 (0,29)
Средний диаметр (CAD)	12/10	0,96 (0,88)	<u>2,78</u> (3,01) ^b	1,74 (1,85)
C6. Окружность	11/10	0,00 (–0,50)	<u>2,86</u> (3,21)^b	1,57 (1,26)
<i>Плечевая кость – Humerus</i>				
H1. Наибольшая длина	14/20	<u>1,38</u> (1,32) ^b	<u>1,80</u> (1,62) ^a	<u>1,58</u> (1,50) ^a
H3. Ширина верхнего эпифиза	12/17	1,43 (1,30) ^a	1,21 (1,48) ^b	1,21 (1,41) ^a
H4. Ширина нижнего эпифиза	11/14	<u>0,00</u> (–0,37)	<u>–0,42</u> (–0,09)	<u>0,00</u> (–0,22)

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5
H5. Наибольший диаметр середины диафиза	15/19	0,40 (0,13)	0,53 (1,60)	0,43 (0,95)
H6. Наименьший диаметр середины диафиза	15/20	-0,49 (-0,82)	0,33 (1,33)	0,00 (0,41)
H6b. Ширина середины диафиза	15/20	-0,42 (-0,22)	<u>0,27</u> (0,73)	0,00 (0,27)
H6с. Сагиттальный диаметр середины диафиза	15/19	1,63 (2,72) ^б	3,86 (3,01) ^а	2,60 (2,95) ^а
Средний диаметр середины диафиза (HAD)	15/19	1,04 (1,20)	2,49 (1,87)	2,11 (1,58) ^б
Ширина диафиза на уровне 35 % (H35 % ml)	15/20	1,06 (0,36)	-0,61 (0,16)	0,00 (0,24)
Сагиттальный диаметр на уровне 35 % (H35 % ap)	15/20	0,00 (-0,01)	1,82 (1,89)^а	1,05 (1,07) ^а
Средний диаметр на уровне 35 % (HAD35 %)	15/20	0,00 (0,19)	1,29 (1,05)	1,20 (0,68)
H7. Наименьшая окружность диафиза	15/20	0,00 (0,03)	0,87 (0,99)	0,00 (0,58)
H7a. Окружность середины диафиза	15/19	0,00 (0,47)	1,72 (1,84)^б	1,54 (1,24) ^б
H10. Вертикальный диаметр головки	12/19	-0,42 (0,07)	1,50 (1,05)^а	0,47 (0,67)
<i>Лучевая кость – Radius</i>				
R1. Наибольшая длина	12/18	0,42 (0,47) ^а	1,03 (1,15) ^а	0,62 (0,88) ^а
R4. Наибольшая ширина диафиза	15/19	2,25 (3,21) ^б	2,48 (1,82) ^а	2,46 (2,44) ^а
R5. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины	15/19	0,79 (-0,12)	0,99 (0,80)	0,93 (0,39)
Средний диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины (RAD max)	15/19	1,39 (1,79)	1,83 (1,43)	1,55 (1,59) ^а
R4a. Ширина середины диафиза	12/18	<u>2,32</u> (3,00) ^а	5,33 (5,19) ^а	4,52 (4,44) ^а
R5a. Сагиттальный диаметр середины диафиза	12/18	<u>-0,36</u> (-0,28)	0,00 (0,85)	<u>0,00</u> (0,22)
Средний диаметр середины диафиза (RAD)	12/18	1,50 (1,60) ^а	2,81 (3,30) ^а	2,06 (2,59) ^а
R3. Наименьшая окружность диафиза	14/20	0,00 (-0,35)	1,36 (1,02)	0,54 (0,45)
Ширина дистального эпифиза (R dist)	12/13	0,00 (-0,17)	2,33 (1,60) ^а	0,71 (0,75)
<i>Локтевая кость – Ulna</i>				
U1. Наибольшая длина	11/15	0,19 (0,55)	<u>1,32</u> (1,27) ^а	<u>1,10</u> (0,97) ^а
U11. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне наибольшей ширины	16/20	-1,41 (0,19)	0,00 (0,07)	0,00 (0,12)
U12. Наибольшая ширина диафиза	16/20	-1,79 (-0,20)	1,25 (2,68) ^а	<u>0,81</u> (1,40)
Средний диаметр на уровне наибольшей ширины (UAD max)	16/20	-0,56 (-0,05)	0,43 (1,54)	0,15 (0,84)
U11a. Сагиттальный диаметр середины диафиза	12/16	-2,12 (-2,40)	-1,71 (0,23)	-1,71 (-0,90)
U12a. Ширина середины диафиза	11/16	-2,43 (-3,47)^а	1,15 (1,28)	-0,62 (-0,76)
Средний диаметр середины диафиза (UAD)	12/13	-2,73 (-2,95)^а	1,26 (0,85)	-1,12 (0,78)
U3. Наименьшая окружность диафиза	13/20	0,0 (0,33)	1,47 (0,71)	1,29 (0,56)
<i>Бедренная кость – Femur</i>				
F1. Наибольшая длина	15/21	-0,64 (-0,25)	-0,50 (-0,44) ^а	-0,57 (-0,36) ^а
F6. Сагиттальный диаметр середины диафиза	15/23	1,45 (1,31) ^а	-0,44 (-0,03)	0,00 (0,40)
F7a. Поперечный диаметр середины диафиза	16/23	-1,20 (-1,70)	-4,46 (-2,95) ^б	-2,45 (-3,21) ^а
Средний диаметр середины диафиза (FAD)	15/23	0,00 (-0,09)	-2,02 (-1,56) ^б	-1,04 (-1,06) ^б
F8. Окружность середины диафиза	15/22	0,00 (-0,18)	-1,64 (-1,43) ^б	-0,67 (-0,92) ^б
F21. Ширина нижнего эпифиза	14/17	0,60 (0,31)	0,00 (-0,08)	0,00 (0,09)
F18. Высота головки	14/15	-0,44 (0,25)	1,11 (0,67)	0,72 (0,47)
<i>Большая берцовая кость – Tibia</i>				
T1. Полная длина	16/22	-0,29 (-0,10)	-0,30 (-0,14)	-0,30 (-0,12)
T5. Наибольшая ширина верхнего эпифиза	9/13	-0,66 (-0,43)	0,00 (0,07)	0,00 (-0,14)

Окончание табл. 3

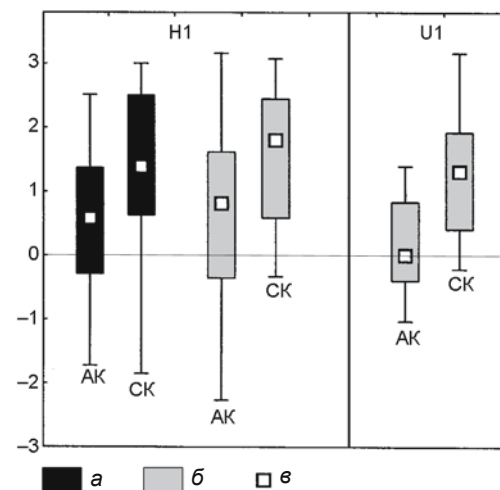
1	2	3	4	5
T6. Наибольшая ширина нижнего эпифиза	15/16	0,95 (1,07)	0,52 (0,71)	0,95 (0,88) ^a
T8. Сагиттальный диаметр середины диафиза	16/22	0,20 (–0,17)	–0,66 (–1,81)	–0,65 (0,00)
T8a. Сагиттальный диаметр диафиза на уровне пита- тельного отверстия	16/22	0,96 (1,05)	–0,38 (–0,31)	<u>0,45</u> (0,93)
T9. Поперечный диаметр середины диафиза	15/23	4,32 (1,44)	1,39 (2,62) ^a	1,81 (1,02)
T9a. Поперечный диаметр диафиза на уровне пита- тельного отверстия	16/23	1,58 (1,72)	1,09 (0,88)	1,09 (1,09) ^a
Средний диаметр середины диафиза (TAD)	15/22	0,00 (0,51)	0,48 (0,21)	0,51 (0,48)
Минимальный диаметр середины диафиза (TD min)	17/23	0,00 (–0,50)	2,17 (2,43)^b	0,57 (1,19) ^a
Максимальный диаметр середины диафиза (TD max)	17/23	0,94 (0,21)	–1,54 (–1,16)	–1,10 (–0,58)
T10. Окружность середины диафиза	16/22	0,00 (0,24)	–0,68 (–0,15)	<u>0,00</u> (0,02)

*См. примеч. к табл. 2.

Рис. 1. Диаграммы размаха %DA длины плечевых (H1) и локтевых (U1) костей. Хронологические различия. а – мужчины; б – женщины; а, б – 25–75 %; в – медиана.

а также ширина верхних и нижних эпифизов. Между асимметрией продольных и поперечных размеров плечевых костей отмечаются значимые корреляции (табл. 6). Для диафизов лучевых костей характерна правосторонняя асимметрия широтных размеров R4 и R4a. В выборках АК %DA сагиттального диаметра середины диафиза R5a имеет достоверные отрицательные значения. Указатели поперечного сечения диафиза R5 : R4 и R5a : R4a также проявляют существенную асимметрию как в мужских, так и в женских группах. Ширина дистального эпифиза лучевых костей по сравнению с шириной диафиза менее асимметрична. У диафизов локтевых костей наиболее высокие значения %DA имеют широтные размеры, которые проявляют тенденцию к левостороннему доминированию (за исключением женской выборки СК).

При сопоставлении %DA поперечных размеров ключиц и костей верхних конечностей у мужчин и



женщин, а также у представителей эпохи бронзы и скифского времени выявлены статистически значимые различия. Половые различия отмечаются в асимметрии диафизов ключиц – вертикального диаметра C4 ($p = 0,048$) в выборке АК и окружности C6 ($p = 0,043$) в выборке СК. Диафизы плечевых костей у женщин

Таблица 4. Соотношение индивидов с право- и левосторонним доминированием длины плечевых костей (H1), %

Выборка	Пол	n	Правостороннее	≤ 0,5	Левостороннее
АК	♂	19	57,9	26,3	15,8
	♀	21	57,1	19,0	23,8
	♂+♀	40	57,5	22,5	20,0
СК	♂	14	85,7	7,1	7,1
	♀	20	80,0	20,0	0,0
	♂+♀	34	82,4	14,7	2,9

Примечание: курсивом выделены значения, по которым группы АК и СК различаются достоверно ($p < 0,05$).

Таблица 5. Средние значения показателей поперечных сечений диафиза длинных костей конечностей

Указатель	Обозначение	Андроновская выборка		Староалейская выборка	
		♂	♀	♂	♀
Поперечного сечения середины диафиза плечевой кости	H6 : H5	76,3/77,8 (21)	72,5/75,1 (23) ^б	76,8/77,5 (15)	74,4/74,7 (19)
Поперечного сечения середины диафиза плечевой кости	H6c : H6b	97,5/95,0 (21) ^а	101,5/95,2 (22) ^б	97,5/94,8 (15) ^а	93,1 /91,1 (19)
Поперечного сечения диафиза плечевой кости на уровне 35 %	H35 % ap : H35 % ml	109,1/108,6 (18)	113,1/113,9 (17)	106,5/106,8 (15)	103,8/101,9 (20)
Поперечного сечения диафиза лучевой кости	R5 : R4	69,8/74,6 (16) ^а	68,4/70,1 (14)	70,1/72,8 (15) ^а	68,2/68,9 (19)
Поперечного сечения середины диафиза лучевой кости	R5a : R4a	72,5/82,3 (15)^б	73,9/77,4 (15) ^а	78,2/80,8 (12)^а	73,4/76,8 (18) ^б
Пиластрии	F6 : F7a	101,1/99,3 (27) ^а	98,5/96,0 (22)	101,0/98,1 (15)	94,9/92,3 (23) ^а
Поперечного сечения середины диафиза большой берцовой кости	T9 : T8	86,1/84,0 (24)	89,2/83,6 (16) ^б	86,9/85,2 (15)	85,5/81,8 (22) ^а
Кнемии	T9a : T8a	75,9/74,5 (21)	80,7/75,9 (17)^б	77,5/76,9 (16)	75,9/74,8 (22)

Примечания: значения показателей на правой/левой стороне; в скобках – число наблюдений; достоверность различий %DA показателей: индекс а – $p < 0,05$, б – $p < 0,01$, в – $p < 0,001$; курсивом выделены значения, обнаруживающие достоверные половые различия; жирным шрифтом – хронологические.

Таблица 6. Коэффициенты корреляции DA продольных и поперечных размеров длинных костей верхних конечностей

Признак	Андроновская выборка			Староалейская выборка			Суммарно
	♂	♀	♂ + ♀	♂	♀	♂ + ♀	♂ + ♀
H1							
H4	0,240 (15)	0,668 (14)	0,422 (29)	–0,394 (11)	0,506 (13)	0,177 (24)	0,089 (53)
HAD	0,085 (18)	0,410 (20)	0,300 (38)	0,538 (14)	0,386 (19)	0,424 (33)	0,300 (71)
R1	0,028 (12)	0,466 (7)	0,146 (19)	0,399 (8)	0,422 (17)	0,400 (25)	0,296 (44)
RAD							
HAD	0,305 (13)	0,612 (13)	0,533 (26)	–0,003 (8)	–0,055 (17)	–0,120 (25)	0,321 (51)
R1	–0,018 (14)	0,692 (9)	0,193 (23)	–0,552 (12)	0,282 (18)	0,156 (30)	0,172 (53)

Примечания: в скобках указана численность; жирным шрифтом выделены значения, достоверные на уровне $p < 0,05$.

более асимметричны. В выборке АК достоверные половые различия проявляются по величине %DA сагиттального диаметра середины диафиза H6c ($p = 0,040$) и указателя H6c : H6b ($p = 0,049$), в выборке СК – сагиттального диаметра на уровне 35 % длины ($p = 0,036$) и окружности середины диафиза H7a ($p = 0,043$). Кроме того, у женщин скифского времени более асимметричные размеры вертикального диаметра головок плечевых костей H10 ($p = 0,041$) (рис. 2). Диахронные различия прослеживаются в асимметрии окружности ($p = 0,003$), вертикального ($p = 0,035$) и среднего ($p = 0,037$) диаметров ключиц, ширины середины диафиза плечевых костей H6b у женщин ($p = 0,044$), ширины нижнего эпифиза H4 в мужских ($p = 0,025$), женских ($p = 0,003$) и

суммарных ($p = 0,000$) выборках (рис. 3). Половые различия по %DA диафиза лучевых костей характерны для группы АК: у женщин ширина диафиза R4a ($p = 0,041$) и указатель R5a : R4a ($p = 0,009$) менее асимметричны. Мужские выборки различаются по асимметрии поперечного сечения середины диафиза лучевых костей: в более ранней значения %DA R4a ($p = 0,002$), R5a ($p = 0,037$) и R5a : R4a ($p = 0,000$) выше (рис. 4).

Кости ног. Левые бедренные и большие берцовые кости длиннее правых. Для ширины диафиза бедренных костей F7a характерна левосторонняя асимметрия, больше выраженная у женщин. Сагиттальный диаметр середины диафиза F6 у мужчин скифского времени имеет достоверную правостороннюю асим-

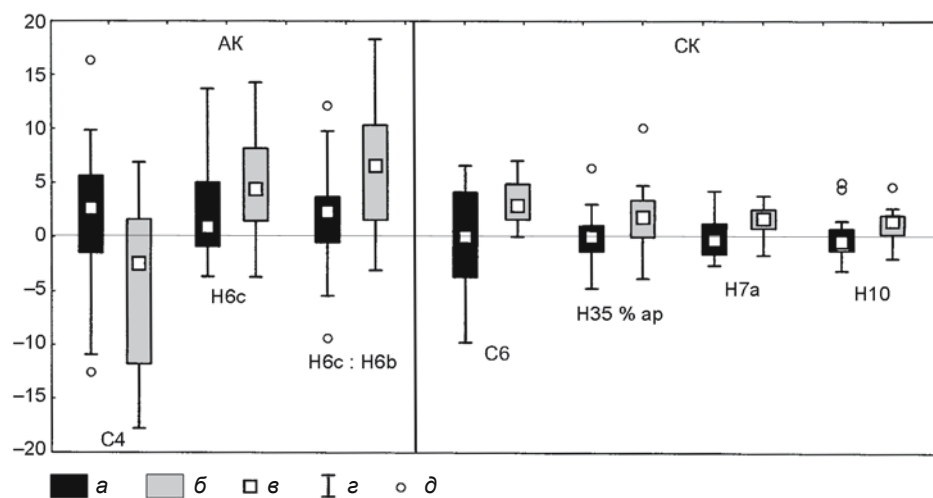


Рис. 2. Диаграммы размаха %DA поперечных размеров ключиц (C) и плечевых костей (H).
Половые различия.

a – мужчины; б – женщины; в – 25–75 %; г – медиана; д – размах без выбросов; е – выбросы.

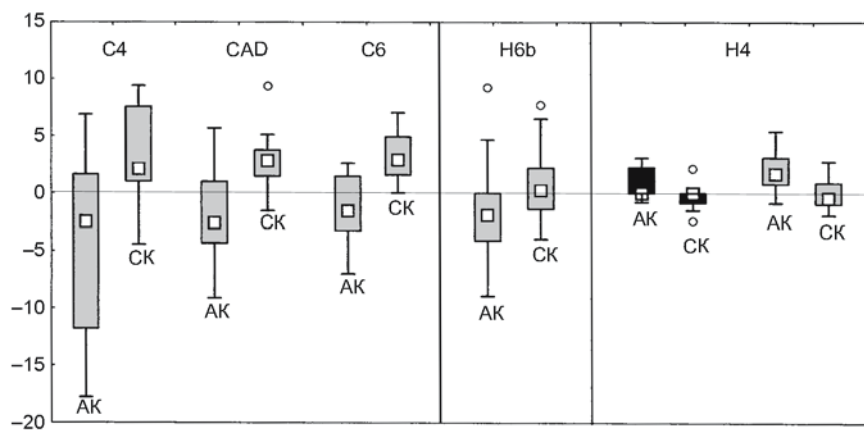


Рис. 3. Диаграммы размаха %DA поперечных размеров ключиц (C) и плечевых (H) костей.
Хронологические различия.

Усл. обозн. см. рис. 2.

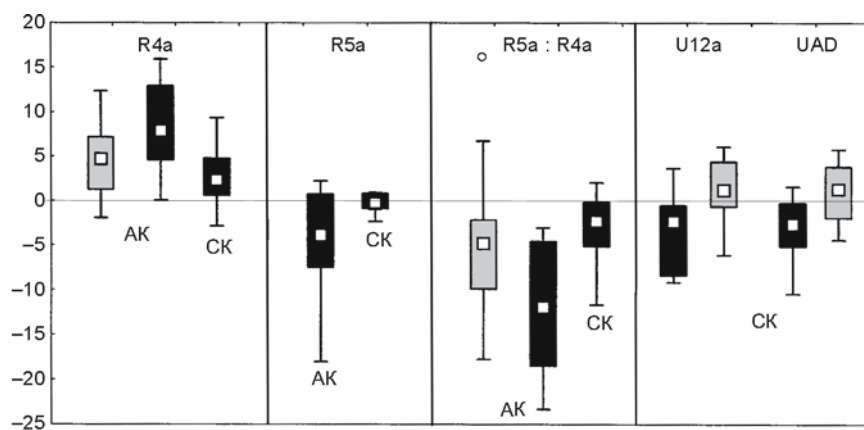


Рис. 4. Диаграммы размаха %DA диафиза лучевых (R) и локтевых (U) костей.
Половые и хронологические различия.

Усл. обозн. см. рис. 2.

метрию. Половые различия по величине %DA среднего диаметра бедренных костей в выборке СК приближаются к уровню статистической значимости ($p = 0,09$). У мужчин эпохи бронзы и женщин скифского времени отмечается существенная асимметрия индекса пилас-трии F6 : F7a. Ширина нижнего эпифиза бедренных костей не имеет доминирующего направления.

Медиолатеральные (а также минимальный) диаметры диафиза больших берцовых костей проявляют тенденцию к правосторонней асимметрии, сагиттальные (а также максимальный) – к левосторонней. Эти

тенденции более выражены у женщин, особенно в выборке АК. В женских группах существенную асимметрию имеют также указатели поперечных сечений диафиза T9 : T8 и T9a : T8a. Большинство выборочных значений %DA ширины эпифизов больших берцовых костей близки к нулю. Половые различия отмечаются по %DA максимального диаметра середины диафиза больших берцовых костей TD max в выборке АК ($p = 0,049$) и минимального диаметра TD min в выборке СК ($p = 0,011$), диахронные – по %DA T8a (между объединенными по полу выборками, $p = 0,017$) и указателю кнелии T9a : T8a (между женскими выборками, $p = 0,034$) (рис. 5).

Для взвешенной оценки значений %DA в скелетных выборках алтайских скотоводов необходимо соотнести их с масштабом межгрупповых различий. На рис. 6, 7 на вертикальных линиях, отражающих размах варибельности (min–max) значений медианы %DA в географически и отчасти хронологически различающихся группах [Auerbach, Ruff, 2006; Auerbach, Raxter, 2008], отмечено положение алтайских выборок. Как показывают графики, межгрупповой диапазон изменчивости %DA поперечных размеров диафизов намного больше, чем продольных размеров костей. Длина костей верхних конечностей и ключиц в выборке СК имеет относительно высокие значения %DA (исключение – лучевая кость у мужчин), в выборке АК – низкие. Если 24 группы, привлеченные для сравнительного анализа, расположить в порядке возрастания %DA длины плечевых костей, то в этой последовательности андроновская мужская выборка будет опережать семь из них, женская – шесть, в то время как староалейские – соответственно 19 и 17. Асимметрия поперечных размеров диафиза плечевых костей у мужчин крайне низкая, у женщин ниже среднего. По этому показателю андроновская женская выборка опережает три группы из 24, староалейская – девять. По величине %DA среднего диаметра середины диафиза лучевых костей мужчины АК опережают семь групп из девяти, женщины – четыре; мужчины СК – три, женщины – шесть. Сильная левосторонняя асимметрия ширины диафиза ключиц в женской андроновской выборке может объясняться ее

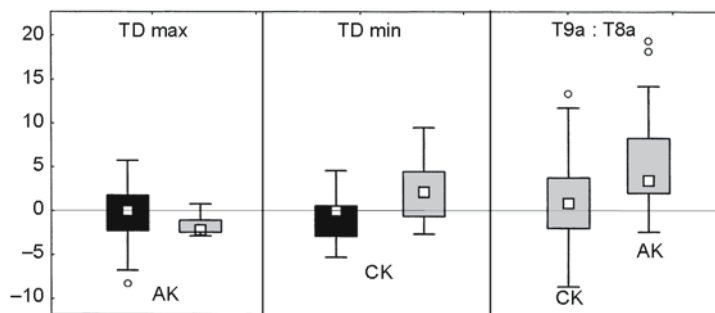


Рис. 5. Диаграммы размаха %DA диафиза больших берцовых костей (T). Половые и хронологические различия. Усл. обозн. см. рис. 2.

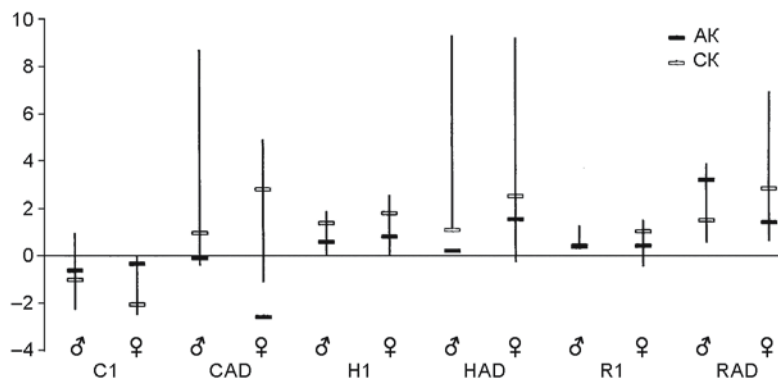


Рис. 6. Уровень %DA алтайских выборок в масштабе межгрупповых различий. Ключицы и кости верхних конечностей.

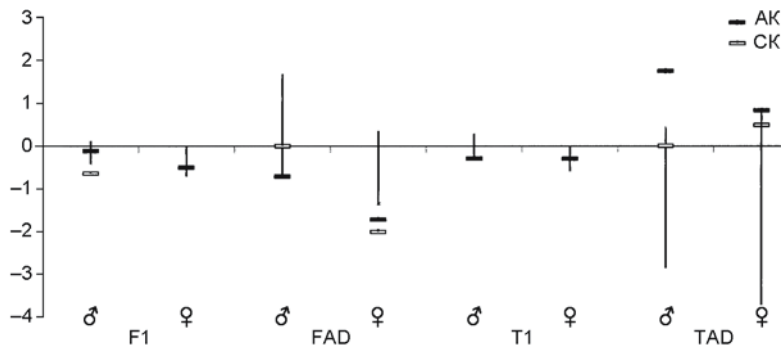


Рис. 7. Уровень %DA алтайских выборок в масштабе межгрупповых различий. Кости нижних конечностей.

малочисленностью. Величина полового диморфизма %DA поперечных размеров диафиза плечевых костей в исследованных выборках по абсолютной величине средняя (рис. 8), лучевых – высокая (рис. 9).

Длина костей ног имеет близкие к нулю или небольшие отрицательные значения %DA. В женских выборках АК и СК отмечается крайне высокая левосторонняя асимметрия поперечных размеров диафиза бедренных костей. Специфической особенностью алтайских групп являются также нулевые или положительные значения %DA поперечных размеров диафиза больших берцовых костей (см. рис. 7).

Обсуждение

DA размеров парных костей конечностей отражает их функциональное неравенство в формировании общего двигательного поведения. У ведущих конечностей больше сила, выше точность, скорость и координация движений, неведущие чаще используются для поддержки и опоры. У большинства людей доминантной является правая рука. По разным оценкам доля праворуких среди современного населения составляет 85–90 % [Porac, Coren, 1981; Annett, 1985; Брагина, Доброхотова, 1988].

Кости ведущей руки более длинные и толстые. Доля индивидов с правосторонним доминированием продольных размеров плечевых костей (или суммарной длины плечевых и лучевых) в археологических популяциях нередко соответствует частоте праворуких среди современного населения [Schultz, 1937; Steele, Mays, 1995; Ćuk, Leben-Seljak, Štefančič, 2001; Auerbach, Ruff, 2006]. С функциональным доминированием правой руки связана также инверсия в направлении асимметрии длины ключицы [Auerbach, Raxter, 2008].

Функциональная асимметрия организма, которая определяет направление различий в размерах парных костей конечностей, генетически обусловлена. Однако популяции, имеющие одинаковый процент праворуких, могут существенно различаться по величине морфологической асимметрии в зависимости от характера и уровня привычных физических нагрузок. Роль механического фактора в формировании морфологической DA костей рук хорошо изучена у спортсменов высокого класса [Jones et al., 1977; Krahl et al., 1994; Naapasalo et al., 1996, 2000; Kontulainen et al., 2003; Shaw, Stock, 2009a; и др.] и подтверждается результатами исследований «рядового» населения [Blackburn, Knüsel, 2006; Özener, 2007, 2010].

При изучении скелетных материалов широкого географического диапазона было установлено, что разные структурные компоненты костей (продольные размеры, ширина диафизов и суставных поверхностей) значительно различаются по величине DA.

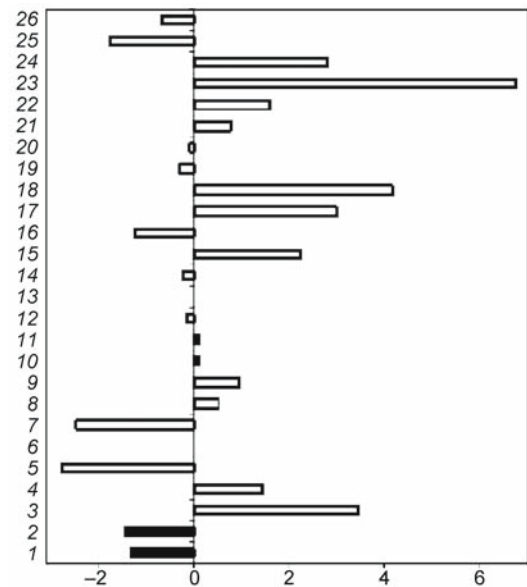


Рис. 8. Половой диморфизм %DA среднего диаметра середины диафиза плечевых костей (разница значений в мужских и женских выборках). Группы: 1 – АК; 2 – СК; 3–11 – см.: [Auerbach, Ruff, 2006]; 12–26 – см.: [Auerbach, Raxter, 2008].

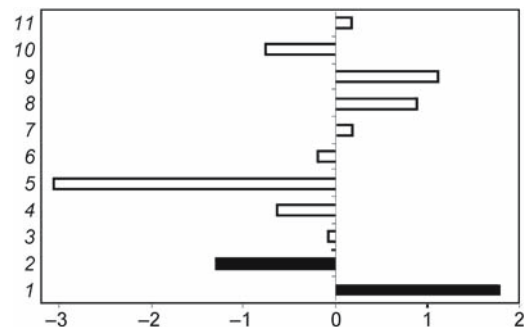


Рис. 9. Половой диморфизм %DA среднего диаметра середины диафиза лучевых костей (разница значений в мужских и женских выборках). Группы: 1 – АК; 2 – СК; 3–11 – см.: [Auerbach, Ruff, 2006].

Наибольшую асимметрию демонстрирует ширина диафизов, наименьшую – длина костей, эпифизы (суставные и околосуставные поверхности) занимают промежуточное положение [Trinkaus, Churchill, Ruff, 1994; Auerbach, Ruff, 2006]. Корреляции между асимметрией длины костей и ширины диафизов отсутствуют [Auerbach, Ruff, 2006]. В пользу большей пластичности ширины диафизов под воздействием внешних факторов свидетельствует значительная внутригрупповая и межгрупповая вариабельность асимметрии этих размеров [Auerbach, Ruff, 2006; Auerbach, 2007; Auerbach, Raxter, 2008]. Рост костей в длину имеет более высокую степень генетической канализации, чем ширина диафизов [Hallgrímsson, Willmore, Haall, 2002]. Обратная связь между степенью канализации

размеров костей и влиянием на них механических стимулов при развитии *DA* отчетливо проявляется в процессе роста и развития организма. У детей до года плечевые кости преимущественно симметричные, асимметрия носит флуктуирующий характер и возникает чаще в ширине диафизов и эпифизов, чем в продольных размерах. Направленная асимметрия в строении плечевых костей развивается параллельно функциональной. При этом наиболее быстрыми темпами формируется правостороннее доминирование ширины диафизов, а наиболее медленными – длины костей [Blackburn, 2004].

Таким образом, уменьшение или усиление асимметрии ширины диафизов костей конечностей отражает различия в характере и степени физических нагрузок внутри группы и между группами. Асимметрия костей верхних конечностей усиливается, если между руками существует «разделение труда», и наоборот, сглаживается, когда характер работы создает сопоставимые двусторонние нагрузки. Степень латеризации мануальных нагрузок зависит также от сложности задач. При выполнении простых движений преимущественно силового характера разница в использовании доминантной и недоминантной рук снижается. Если же задача сложная, требующая мелкой моторики, высокой координации движений, зрительного контроля, чаще используется ведущая рука [Bryden, 2002].

По литературным данным, уровень %*DA* ширины диафизов костей верхних конечностей обнаруживает некоторые изменения в связи с типом хозяйства и степенью оседлости. У мужчин более высокие значения %*DA* плечевых костей отмечаются в наименее оседлых группах [Auerbach, 2007]. У большинства земледельцев асимметрия диафиза плечевых костей или ключиц выражена слабее, чем у охотников-собираателей [Auerbach, Raxter, 2008].

В мужских выборках алтайских скотоводов значения %*DA* поперечных размеров диафизов плечевых костей и ключиц очень низкие, в женских – более высокие, особенно в СК. Как показывает анализ прочности плечевых костей, мануальные нагрузки у мужчин обеих групп, а также андроновских женщин были высокими, у староалейских женщин – низкими [Тур, 2013]. Таким образом, у мужчин мануальные нагрузки распределялись билатерально и были преимущественно силовыми. Работа женщин, по-видимому, требовала более точных движений, в силу чего чаще использовалась доминантная рука. Половые различия в степени асимметрии мануальных нагрузок свидетельствуют о высоком уровне гендерного разделения труда в палеопопуляциях алтайских скотоводов. Уменьшение мануальных нагрузок у женщин в скифское время, сопровождавшееся усилением роли доминантной руки, может быть связано с технологическими усовершенствованиями в сфере женского труда.

Противоположное направление доминирования поперечных размеров диафизов лучевой и локтевой костей, отмеченное у мужчин обеих групп, по-видимому, отражает неравномерное распределение нагрузок между костями предплечья. Мужские выборки эпохи бронзы и скифского времени различаются преимущественно по %*DA* размеров и особенно формы поперечного сечения диафиза лучевых костей. Это объясняется тем, что механизмы адаптации к физическим нагрузкам проксимального и дистального сегментов длинных костей рук не одинаковы. Если на плечевой кости помимо изменения формы поперечного сечения диафиза происходит расширение его наружного контура, то на костях предплечья – преимущественно меняется форма, что обеспечивает оптимальный энергетический баланс между прочностью кости и ее весом [Stock, 2006; Shaw, Stock, 2009a]. Плечевые кости более адекватно отражают величину мануальных нагрузок, чем кости предплечья [Ibid.]. Различия в уровне *DA* формы поперечного сечения диафиза лучевых костей и ширины нижнего эпифиза плечевых между мужскими выборками АК и СК свидетельствуют в пользу того, что специфика мануальных нагрузок у мужчин-скотоводов в скифское время несколько изменилась.

Вариабельность *DA* продольных размеров длинных костей верхних конечностей имеет сложную этиологию. В алтайских выборках значения %*DA* длины плечевых, лучевых и локтевых костей у женщин выше, чем у мужчин, однако эти различия не достигают статистически значимого уровня, возможно, в силу ограниченного числа наблюдений. Большая правосторонняя асимметрия продольных размеров костей рук у женщин обычно отмечается и в других группах [Auerbach, Ruff, 2006; Auerbach, Raxter, 2008], хотя имеются исключения [Steele, Mays, 1995; Papaloucas et al., 2008]. Это объясняется тем, что среди мужчин, как правило, выше процент леворуких [Bryden, 1982; McManus, 1991; Porac, Coren, 1981], и данный показатель может варьировать на популяционном уровне.

DA продольных размеров костей верхних конечностей у алтайских скотоводов обнаруживает существенные диахронные изменения. В мужской и женской выборках скифского времени значения %*DA* длины плечевых костей, а в женской и костей предплечья выше. Доля индивидов с правосторонним доминированием продольных размеров плечевых костей в староалейской группе соответствует доле праворуких в составе современного населения, в андроновской значительно ниже. Диахронные изменения *DA* продольных размеров костей рук могли происходить под влиянием механического стресса. В пользу этого свидетельствуют некоторые статистически значимые корреляции между %*DA* продольных и поперечных размеров плечевых костей в исследованных выборках (табл. 6). Положительное воздействие высоких

физических нагрузок на длину костей доминантной руки отмечалось ранее у теннисистов высокого класса [Krahl et al., 1994], однако такие данные в литературных источниках пока единичны. Вместе с тем при изучении возрастной динамики *DA* длины костей рук у современного населения были выявлены резкие колебания уровня асимметрии в пубертатном периоде (11–14 лет), свидетельствующие о неоднородности воздействующих факторов [Чермит, Аганянц, 2006]. Это позволяет предполагать, что продольные размеры костей конечностей, несмотря на высокую степень генетической канализации, в период полового созревания становятся более чувствительными к механическим стимулам. Отсутствие корреляций между асимметрией длины костей и ширины диафиза в большой скелетной выборке, объединяющей материалы из разных частей света [Auerbach, Ruff, 2006], может объясняться ее неоднородностью, наличием разнонаправленных тенденций в отдельных локально-территориальных группах. Очевидно, не у всех мануальные нагрузки в пубертатный период были достаточно высокими, чтобы сказаться на длине костей рук.

Помимо механического фактора на *DA* продольных размеров костей рук может влиять уровень средового и генетического стресса. Неврологический субстрат для праворукости формируется на ранних стадиях внутриутробного развития. По данным ультразвукового исследования, 92 % плодов сосут большой палец правой руки [Hepper, Shahidullah, White, 1991]. Изменение «запрограммированного» уровня моторной латерализации рук, в частности возрастание частоты левостороннего доминирования, может происходить в результате нарушения стабильности внутриутробного развития при повышенной гомозиготности по многим локусам или неблагоприятных условиях среды (инфекционный агент) и особенно при сочетании этих факторов [Markow, 1992; Yeo, Gangestad, 1993]. По имеющимся данным, в некоторых традиционных обществах Крайнего Севера частота леворуких достигала 33,8 % [Степанов, 1988].

Средовой стресс, по-видимому, может влиять на *DA* длины костей рук и в период матуризации скелета. В норме срастание эпифизов с метафизами парных костей конечностей происходит синхронно, однако в некоторых палеопопуляциях с высоким уровнем маркеров эпизодического и кумулятивного стресса отмечались достоверные *DA* и *FA* скорости синостозирования плечевых костей. Чаще всего более ранние синостозы формировались на правой стороне [Albert, Greene, 1999]. Таким образом, снижение степени латерализации длины костей рук в выборках алтайских скотоводов эпохи бронзы могло быть вызвано повышением уровня средового и/или генетического стресса. Для проверки этого предположения в дальнейшем необходимо проанализировать признаки с «идеальной» *FA*.

Функциональная неравнозначность нижних конечностей не столь очевидна, как верхних. Она проявляется в том, что одна нога (ведущая, доминантная) чаще используется для движений, требующих моторной координации, другая (опорная) – для поддержки тела и сохранения равновесия [Gabbard, Hart, 1996; Sadeghi et al., 2000]. У большинства праворуких людей правая нога является ведущей [Gabbard, Iteya, 1996]. Направление функциональной и морфологической асимметрии костей нижних конечностей не совпадает. Кости левой, опорной, ноги чаще имеют более крупные размеры («перекрестная симметрия»). Это объясняется тем, что недоминантная нога под действием веса тела подвергается более высокой нагрузке, чем доминантная. По литературным данным, у левой бедренной кости больше длина (39 %) и толще диафиз (50 %), у большой берцовой длина не имеет доминирующего направления, а диафиз в одних группах толще на левой стороне [Auerbach, Ruff, 2006], в других на правой [Auerbach, 2007]. *DA* размеров костей нижних конечностей по сравнению с верхними выражена слабо. Очевидно, локомоция создает более симметричные нагрузки и, кроме того, ограничивает расхождение костей ног по длине.

Форма поперечного сечения и прочность диафизов длинных костей нижних конечностей коррелирует с уровнем мобильности [Ruff, 1987; Stock, Pfeiffer, 2001; Stock, 2006; Shaw, Stock, 2009b]. Для женских выборок АК и СК, в отличие от мужских, характерны очень высокие отрицательные значения %*DA* ширины диафиза бедренной кости. Обычно степень левосторонней асимметрии среднего диаметра диафиза бедренной кости меньше 1,0 % [Auerbach, Ruff, 2006]. Однако в некоторых женских группах этот показатель имеет повышенные значения, в частности, у доиндустриальных европейцев [Ibid.] и америндов, в хозяйстве которых охота и собирательство сочетались с земледелием [Wescott, Cunningham, 2006; Auerbach, 2007]. Поскольку уровень мобильности влияет больше на сагиттальный, чем на медиолатеральный диаметр бедренных костей [Ruff, 1987; Stock, Pfeiffer, 2001; Stock, 2006], усиление левосторонней асимметрии последнего может быть связано со спецификой физической активности при оседлом образе жизни.

Согласно мировой сводке данных, опубликованной Б. Ауэрбахом и К. Раффом, толщина диафиза больших берцовых костей проявляет левостороннее доминирование [Auerbach, Ruff, 2006]. Однако вскоре было установлено, что данная тенденция не является универсальной [Auerbach, 2007]. Это подтверждается и результатами изучения алтайских выборок. Неустойчивость направления доминирования толщины диафиза больших берцовых костей может объясняться тем, что морфологическая адаптация костей дистальных сегментов нижних конечностей, так же

как и верхних, происходит преимущественно за счет изменения формы [Stock, 2006].

DA размеров и формы поперечного сечения диафиза больших берцовых костей в выборках АК и СК обнаруживает половые и хронологические различия. У женщин левая кость имеет меньший медиолатеральный (минимальный) диаметр и/или больший сагиттальный (максимальный), в результате чего характеризуется более уплощенной с боков (платикнемичной) формой. Повышенная платикнемия левой большой берцовой кости отмечалась также в некоторых других группах [Ruff, Jones, 1981; Багашёв, 1993; Wanner et al., 2007], однако факторы, определяющие вариативность этого признака, остаются неизученными. Данные об асимметричности нагрузок на нижние конечности в процессе ходьбы и бега в связи с различной функциональной специализацией правой и левой ноги (мобилизацией и стабилизацией) противоречивы [Sadeghi et al., 2000; Seeley, Umberger, Shapiro, 2008]. К тому же не следует исключать возможное влияние на развитие *DA* костей ног факторов, не связанных напрямую с уровнем физической активности. Требуется дальнейшее накопление данных.

Заключение

Изучение *DA* костей конечностей в популяциях широкого географического и хронологического диапазона обеспечивает данные, необходимые для понимания общих механизмов функциональной адаптации костной системы, а также для сравнительного анализа физической активности населения в зависимости от хозяйственного уклада и гендерного разделения труда. Результаты исследования скелетных материалов скотоводов, обитавших в лесостепном Алтае в эпоху бронзы и скифское время, подтверждают существующие представления о том, что *DA* поперечных размеров диафиза варьирует в более широких пределах, чем длины костей. Вместе с тем установлено, что в проксимальных сегментах конечностей *DA* проявляется в размерах и форме поперечного сечения диафиза, в дистальных – преимущественно в форме. Между *DA* продольных и поперечных размеров костей рук возможны корреляции. Ширина диафиза больших берцовых костей проявляет правостороннее доминирование. *DA* поперечных размеров костей конечностей и ключиц обнаруживает как половые, так и хронологические различия.

Результаты анализа *DA* ширины диафизов костей верхних конечностей свидетельствуют о том, что для мужчин-скотоводов были характерны двусторонние мануальные нагрузки преимущественно силового характера. Женский труд требовал более точных движений, в связи с чем чаще использовалась доминантная

рука, роль которой существенно увеличилась в скифское время. Женщины испытывали также более асимметричные нагрузки на ноги.

DA продольных размеров костей рук в группе эпохи бронзы низкая, скифского времени – высокая. Хронологические различия в степени латеризации этих размеров могут определяться воздействием механического фактора, а также изменением уровня среднего и/или генетического стресса. Для уточнения их этиологии в дальнейшем необходимо изучить *FA*.

Список литературы

- Алексеев В.П.** Остеометрия: Методика антропологических исследований. – М.: Наука, 1966. – 252 с.
- Багашёв А.Н.** Этническая антропология тоболо-иртышских татар. – Новосибирск: Наука, 1993. – 152 с.
- Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А.** Функциональные асимметрии человека. – М.: Медицина, 1988. – 240 с.
- Степанов Ю.М.** Роль функциональной асимметрии мозга в регуляции психофизиологического состояния в условиях Крайнего Севера: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
- Тур С.С.** Биомеханический подход к изучению физической активности древних скотоводов лесостепного Алтая // Вестн. археологии, антропологии и этнографии. – 2013. – № 3. – С. 95–102.
- Чермит К.Д., Аганянц Е.К.** Симметрия, гармония, адаптация. – Ростов-на-Дону: Сев.-Кавказ. науч. центр высш. школы, 2006. – 303 с.
- Albert A.M., Greene D.L.** Bilateral asymmetry in skeletal growth and maturation as an indicator of environmental stress // Am. J. of Physical Anthropology. – 1999. – Vol. 110. – P. 341–349.
- Annett M.** Left, right, hand and brain: The right-shift theory. – New Jersey: Lawrence Erlbaum, 1985. – 474 с.
- Auerbach B.** Human skeletal variation in the New World during the Holocene: effects of climate and subsistence across geography and time: unpublished PhD Thesis. – Baltimore: Johns Hopkins University, 2007. – 1076 p.
- Auerbach B.M., Raxter M.H.** Patterns of clavicular bilateral asymmetry in relation to the humerus: variation among humans // J. of Human Evolution. – 2008. – Vol. 54. – P. 663–674.
- Auerbach B.M., Ruff C.B.** Limb bone bilateral asymmetry: variability and commonality among modern humans // J. of Human Evolution. – 2006. – Vol. 50. – P. 203–218.
- Blackburn A.** Bilateral asymmetry of the humerus during growth and development // Am. J. of Physical Anthropology. – 2004. – Vol. 145. – P. 639–646.
- Blackburn A., Knüsel C.J.** Hand dominance and bilateral asymmetry of the epicondylar breadth of the humerus: A test in a living sample // Current Anthropology. – 2006. – Vol. 47, N 2. – P. 377–382.
- Bridges P.S.** Changes in activities with the shift to agriculture in the Southeastern United States // Current Anthropology. – 1989. – Vol. 30. – P. 385–394.
- Bridges P.S., Blitz J.H., Solano M.C.** Changes in long bone diaphyseal strength with horticultural intensification in West-

Central Illinois // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2000. – Vol. 112. – P. 217–238.

Bryden M.P. Laterality: Functional asymmetry in the intact brain. – N. Y.: Academic Press, 1982. – 319 p.

Bryden P.J. Lateral preference, skilled behaviour and task complexity: Hand and foot // *Side bias: A neuropsychological perspective*. – N.Y.; Boston; Dordrecht; L.; Moscow: Kluwer Academic Publishers, 2002. – Ch. 9. – P. 225–248.

Čuk T., Leben-Seljak P., Štefančič M. Lateral asymmetry of human long bones // *Variability and Evolution*. – 2001. – Vol. 9. – P. 19–32.

DeLeon V.B. Fluctuating asymmetry and stress in a medieval Nubian population // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2007. – Vol. 132. – P. 520–534.

Fresia A.E., Ruff C.B., Larsen C.S. Temporal decline in bilateral asymmetry of the upper limb on the Georgia coast // *The Archaeology of Mission Santa Catalina de Guale*. – N.Y.: American Museum of Natural History, 1990. – Pt. 2: Biocultural Interpretations of a Population in Transition. – P. 121–132. – (Anthropological Papers of The American Museum of Natural History; N 68).

Gabbard C., Hart S. A question of foot dominance // *J. of General Psychology*. – 1996. – Vol. 123, N 4. – P. 289–296.

Gabbard C., Iteya M. Foot laterality in children, adolescents and adults // *Laterality*. – 1996. – Vol. 1. – P. 199–205.

Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C., Leamy L.J., Kieser J.A. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // *Biol. J. of the Linnean Society*. – 1998. – Vol. 64. – P. 1–16.

Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications // *Symmetry*. – 2010. – N 2. – P. 466–540.

Gray P.B., Marlowe F. Fluctuating asymmetry of a foraging population: the Hadza of Tanzania // *Annals of Human Biology*. – 2002. – N 29. – P. 495–501.

Guatelli-Steinberg D., Sciulli P.W., Edgar H.H. Dental fluctuating asymmetry in the Gullah: tests of hypotheses regarding developmental stability in deciduous vs. permanent and male vs. female teeth // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2006. – Vol. 129. – P. 427–434.

Haapasalo H., Kontulainen S., Sievänen H., Kannus P., Järvinen M., Vuori I. Exercise-induced bone gain is due to enlargement in bone size without a change in volumetric bone density: a peripheral quantitative computed tomography study of the upper arms of male tennis players // *Bone*. – 2000. – Vol. 27. – P. 351–357.

Haapasalo H., Sievänen H., Kannus P., Heinonen A., Oja P., Vuori I. Dimensions and estimated mechanical characteristics of the humerus after long-term tennis loading // *J. of Bone and Mineral Research*. – 1996. – Vol. 11. – P. 864–872.

Hallgrímsson B., Willmore K., Hall B.K. Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs // *Yearbook of Physical Anthropology*. – 2002. – Vol. 45. – P. 131–158.

Harris E.F., Nweeia M. Dental asymmetry is a measure of environmental stress in the Ticuna Indians of Colombia // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 1980. – Vol. 53. – P. 133–142.

Hepper P.G., Shahidullah S., White R. Handedness in the human fetus // *Neuropsychologia*. – 1991. – Vol. 28. – P. 1107–1111.

Hershkovitz I., Livshits G., Monskona D., Arensburg B., Kobylansky E. Variables affecting dental fluctuating asymmetry in human isolates // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 1993. – Vol. 91. – P. 349–365.

Hoover K.C., Matsumura H. Temporal variation and interaction between nutritional and developmental instability in prehistoric Japanese populations // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2008. – Vol. 137. – P. 469–478.

Jaskulska E. Skeletal bilateral asymmetry in a medieval population from Deir an-Naqlun (Nekloni), Egypt // *Bioarchaeology of the Near East*. – 2009. – N 3. – P. 17–26.

Jones H.H., Priest J.D., Hayes W.C., Tichenor C.C., Nagel D.A. Humeral hypertrophy in response to exercise // *J. of Bone and Joint Surgery*. – 1977. – Vol. 59. – P. 204–208.

Kontulainen S., Sievänen H., Kannus P., Pasanen M., Vuori I. Effect of long-term impact-loading on mass, size and estimated strength of humerus and radius of female racquet-sports players: a peripheral quantitative computed tomography study between young and old starters and controls // *J. of Bone and Mineral Research*. – 2003. – Vol. 18. – P. 352–359.

Krahl H., Michaelis U., Pieper H.G., Quack G., Montag M. Simulation of bone-growth through sports – a radiologic investigation of the upper extremities in professional tennis players // *Am. J. of Sports Medicine*. – 1994. – Vol. 22. – P. 751–757.

Kujanová M., Bigoni L., Velemínská J., Velemínský P. Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent populations of Central Europe // *Int. J. of Osteoarchaeology*. – 2008. – Vol. 18. – P. 476–491.

Livshits G., Kobylansky E. Fluctuating asymmetry as a possible measure of developmental homeostasis in humans: A review // *Human Biology*. – 1991. – Vol. 63. – P. 441–446.

Maggiano I., Schultz M., Kierdorf H., Sierra Sosa T., Maggiano C., Tiesler Blos V. Cross-sectional analysis of long bones, occupational activities and long-distance trade of the Classic Maya from Xcambó – archaeological and osteological evidence // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2008. – Vol. 136. – P. 470–477.

Markov T.A. Human handedness and the concept of developmental stability // *Genetica*. – 1992. – Vol. 87. – P. 87–94.

Markow T.A., Martin J.F. Inbreeding and developmental stability in a small human population // *Annals of Human Biology*. – 1993. – Vol. 20. – P. 389–394.

Mays S. A biomechanical study of activity patterns in a medieval human skeletal assemblage // *Int. J. of Osteoarchaeology*. – 1999. – Vol. 9. – P. 68–73.

Mays S. Asymmetry in metacarpal cortical bone in a collection of British post-medieval human skeletons // *J. of Archaeological Science*. – 2002. – Vol. 29. – P. 435–441.

McManus I.C. The inheritance of left-handedness // *Biological asymmetry and handedness: Ciba Foundation Symposium*. – Chichester: Wiley, 1991. – Vol. 162. – P. 251–267.

Özener B. Biomechanical pressures and upper extremity asymmetry: a study on young laborers // *Collegium Antropologicum*. – 2007. – Vol. 31. – P. 693–699.

Özener B. Fluctuating and directional asymmetry in young human males: Effect of heavy working condition and socioeconomic status // *Am. J. of Physical Anthropology*. – 2010. – Vol. 143. – P. 112–120.

- Palmer A.R.** Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: Its origins and evolutionary implications: Proceedings of the Int. Conf., Tempe, Arizona, 14–15 June 1993.* – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. – P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C.** Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns // *Annual Review of Ecology and Systematics.* – 1986. – Vol. 17. – P. 391–421.
- Palmer A.R., Strobeck C.** Fluctuating asymmetry analysis revisited // *Developmental instability: causes and consequences.* – Oxford: Oxford University Press, 2003. – P. 279–319.
- Papaloucas M., Papaloucas A., Tripolitsioti A., Stergioulas A.** The asymmetry in length between right and left humerus in humans // *Pakistan J. of Biological Sciences.* – 2008. – Vol. 11. – P. 2509–2512.
- Pomeroy E., Zakrzewski S.R.** Sexual dimorphism in diaphyseal cross-sectional shape in the medieval Muslim population of Écija, Spain, and Anglo-Saxon Great Chesterford, UK // *Int. J. of Osteoarchaeology.* – 2009. – Vol. 19. – P. 50–65.
- Porac C., Coren S.** Lateral preferences and human behavior. – N. Y.: Springer-Verlag, 1981. – 283 p.
- Ruff C.B.** Sexual dimorphism in human lower limb bone structure: relationship to subsistence strategy and sexual division of labor // *J. of Human Evolution.* – 1987. – Vol. 16. – P. 391–416.
- Ruff C.B.** Long bone articular and diaphyseal structure in Old World monkeys and apes. I: Locomotor effects // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2002. – Vol. 119. – P. 305–342.
- Ruff C.B., Hayes W.C.** Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – a biomechanical investigation: 1. Method and general patterns of variation // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 1983. – Vol. 60. – P. 359–381.
- Ruff C.B., Jones H.** Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibia – sex and age factors // *Human Biology.* – 1981. – Vol. 53. – P. 69–86.
- Sadeghi H., Allard P., Prince F., Labelle H.** Symmetry and limb dominance in able-bodied gait: a review // *Gait and Posture.* – 2000. – Vol. 12. – P. 34–45.
- Sakaue K.** Bilateral Asymmetry of the humerus in Jomon people and modern Japanese // *Anthropological Science.* – 1998. – Vol. 105, N 4. – P. 231–246.
- Schaefer K., Lauc T., Mitteroecker P., Gunz P., Bookstein F.L.** Dental arch asymmetry in an isolated Adriatic community // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2006. – Vol. 129. – P. 132–142.
- Schultz A.H.** Proportions, variability and asymmetries of the long bones of the limbs and the clavicles in man and apes // *Human Biology.* – 1937. – Vol. 9. – P. 281–328.
- Seeley M.K., Umberger B.R., Shapiro R.** A test of the functional asymmetry hypothesis in walking // *Gait and Posture.* – 2008. – Vol. 28. – P. 24–28.
- Shaw C.N., Stock J.T.** Habitual throwing and swimming correspond with upper limb diaphyseal strength and shape in modern human athletes // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2009a. – Vol. 140. – P. 160–172.
- Shaw C.N., Stock J.T.** Intensity, repetitiveness, and directionality of habitual adolescent mobility patterns influence the tibial diaphysis morphology of athletes // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2009b. – Vol. 140. – P. 149–159.
- Sládek V., Berner M., Sosna D., Sailer R.** Human manipulative behavior in the Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: humeral bilateral asymmetry // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2007. – Vol. 133. – P. 669–681.
- Sparacello V., Marchi D.** Mobility and subsistence economy: a diachronic comparison between two groups settled in the same geographic area (Liguria, Italy) // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2008. – Vol. 136. – P. 485–495.
- Sparacello V.S., Pearson O.M., Coppa A., Marchi D.** Changes in skeletal robusticity in an iron age agropastoral group: The samnites from the Alfedena necropolis (Abruzzo, Central Italy) // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2011. – Vol. 144. – P. 119–130.
- Steele J., Mays S.** Handedness and directional asymmetry in the long bones of the human upper limb // *Int. J. of Osteoarchaeology.* – 1995. – Vol. 5. – P. 39–49.
- Stirland A.J.** Asymmetry and activity-related change in the male humerus // *Int. J. of Osteoarchaeology.* – 1993. – Vol. 3. – P. 105–113.
- Stock J.T.** Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2006. – Vol. 131. – P. 194–204.
- Stock J.T., Pfeiffer S.K.** Long bone robusticity and subsistence behavior among Later Stone Age foragers of the forest and fynbos biomes of South Africa // *J. of Archaeological Science.* – 2004. – Vol. 31. – P. 999–1013.
- Stock J.T., Pfeiffer S.K.** Linking Structural Variability in Long Bone Diaphyses to Habitual Behaviors: Foragers From the Southern African Later Stone Age and the Andaman Islands // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2001. – Vol. 115. – P. 337–338.
- Stock J.T., Shirley M.K., Sarringhaus L.A., Davies T.G., Shaw C.N.** Skeletal evidence for variable patterns of handedness in chimpanzees, human hunter-gatherers, and recent British populations // *Annals of the New York Academy of Sciences.* – 2013. – Vol. 1218. – P. 86–99.
- Trinkaus E., Churchill S.E., Ruff C.B.** Postcranial robusticity in Homo. II: Humeral bilateral asymmetry and bone plasticity // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 1994. – Vol. 93. – P. 1–34.
- Wanner I.S., Sierra Sosa T., Alt K.V., Tiesler Blos V.** Lifestyle, occupation, and whole bone morphology of the pre-Hispanic Maya coastal population from Xcambó, Yucatan, Mexico // *Int. J. of Osteoarchaeology.* – 2007. – Vol. 17. – P. 253–268.
- Weiss E.** Sex differences in humeral bilateral asymmetry in two hunter-gatherer populations: California amerinds and British Columbian amerinds // *Am. J. of Physical Anthropology.* – 2009. – Vol. 140. – P. 19–24.
- Wescott D.J., Cunningham D.L.** Temporal changes in Arikara humeral and femoral cross-sectional geometry associated with horticultural intensification // *J. of Archaeological Science.* – 2006. – Vol. 33. – P. 1022–1036.
- White T.D., Folkens P.A.** The human bone manual. – N.Y.: Elsevier Academic Press, 2005. – 464 p.
- Yeo R., Gangestad S.W.** Developmental origins of variation in human hand preference // *Genetica.* – 1993. – Vol. 89. – P. 281–296.

*Материал поступил в редколлегию 18.11.13 г.,
в окончательном варианте – 26.12.13 г.*