

DOI: 10.17746/1563-0102.2017.45.3.126-135
УДК 572.77

М.Б. Медникова^{1, 2}, М.В. Шуньков¹, С.В. Маркин¹

¹Институт археологии и этнографии СО РАН
пр. Академика Лаврентьева, 17, Новосибирск, 630090, Россия

E-mail: medma_pa@mail.ru;

shunkov@archaeology.nsc.ru; markin@archaeology.nsc.ru

²Институт археологии РАН

ул. Дм. Ульянова, 19, Москва, 117036, Россия

Массивность фаланг кисти в контексте происхождения неандертальцев Алтая

Методом микротомографии исследована геометрия поперечного сечения медиальных фаланг 2–4-го лучей кисти пяти неандертальцев Европы и Азии (Ля Феррасси 1, Киик-Коба 1, Окладникова 2, 5, Чагырская 16-3-12) и пяти кроманьонцев (Костёнки 14, Тельмановская стоянка ТИ 175 и ТИ 173, Сунгирь 1, Абри Пато 26227). В каждом таксоне выявлен широкий размах индивидуальной изменчивости показателей внутренней массивности. У неандертальцев и наиболее массивные, и наиболее грацильные варианты костей кисти обнаружены на Алтае (в пещерах Окладникова и Чагырской соответственно), что подтверждает сделанный ранее вывод о высоком морфологическом разнообразии неандертальцев в этом регионе и наличии среди них как минимум двух морфотипов. Фаланги верхнепалеолитических сапиенсов Европы, в целом более толстенные, чем у неандертальцев, в частности у мужчины Костёнки 14 наблюдается медуллярный стеноз. В изученной выборке на степень массивности фаланг не влияли половая и таксономическая принадлежность, а также биологический возраст и даже, по-видимому, биомеханический стресс. При этом гипермассивные варианты встречены нами у кроманьонцев и неандертальцев «гибридного» происхождения. Генетическими исследованиями, проведенными ранее, доказано, что Костёнки 14 относился к предковой для европейских верхнепалеолитических сапиенсов метапопуляции и унаследовал больший процент неандертальского генофонда; в формировании алтайских неандертальцев приняли участие не только денисовцы, но и ранние анатомически современные люди. В статье выдвинута гипотеза о связи гипермассивных вариантов строения трубчатых костей у населения среднего и верхнего палеолита Евразии с генетическим влиянием ранних анатомически современных людей.

Ключевые слова: микротомография, медиальные фаланги кисти, неандертальцы, кроманьонцы.

M.B. Mednikova^{1, 2}, M.V. Shunkov¹, and S.V. Markin¹

¹Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Pr. Akademika Lavrentieva 17, Novosibirsk, 630090, Russia

E-mail: medma_pa@mail.ru;

shunkov@archaeology.nsc.ru; markin@archaeology.nsc.ru

²Institute of Archaeology, Russian Academy of Sciences,

Dm. Ulyanova 19, Moscow, 117036, Russia

Robusticity of Hand Phalanges: Relevance to the Origin of the Altai Neanderthals

Cross-sectional geometry of middle phalanges of hand digits 2–4 in five European and Asian Neanderthals (La Ferrassie 1, Kiik-Koba 1, Okladnikov 2 and 5, and Chagyrskaya 16-3-12) and five Cro-Magnons (Kostenki 14, Telmanovskaya TИ 175 and TИ 173, Sungir 1, and Abri Pataud 26227) was estimated by means of microtomography. Both Neanderthals and Cro-Magnons reveal a wide range of individual variability in the inner robusticity indices. Both the most robust and the most gracile variants in Neanderthals were recorded in the Altai (Okladnikov and Chagyrskaya caves, respectively), confirming previous observations about the high morphological diversity among Neanderthals in that area and the presence of at least two morphological variants among

them. In European Upper Paleolithic *Homo sapiens*, inner phalangeal robusticity is generally higher than in Neanderthals, attaining medullary stenosis in the Kostenki 14 male. Neither sex nor age nor even mechanical stress appear to have affected robusticity. Hyper-robust variants were recognized in both Cro-Magnons and Neanderthals of supposedly hybrid origin. Genetic studies suggest that Kostenki 14 belonged to an ancestral European metapopulation, which had absorbed some Neanderthal admixture. The ancestors of the Altai Neanderthals, on the other hand, included not only Denisovans but also early anatomically modern humans before their migration to Siberia. Extreme phalangeal robusticity in Middle and Upper Paleolithic Eurasians, then, might be a legacy of early anatomically modern humans.

Keywords: *Microtomography, hand phalanges, inner robusticity, tubular bones, biological age, sex, physical stress, Neanderthals, European Upper Paleolithic Homo sapiens.*

Введение

Диафизарная структура трубчатых костей часто рассматривается сквозь призму характерной для современных и ископаемых людей двигательной активности. В последние десятилетия наиболее часто проводится биомеханический анализ человеческих останков из археологических раскопок, основанный на «инженерных» подходах оценки степени прочности элементов скелета [Ruff, 2000a, p. 71]. Форма кости определяется многими факторами. В раннем онтогенезе ведущая роль принадлежит преимущественно наследственным (генетическим) факторам. Негенетические факторы также могут оказывать генерализованное и локальное влияние. Системное изменение массивности скелета происходит в результате гормональной регуляции, пищевой недостаточности и патологий. Локальные гипертрофии отражают более ограниченные и специфические воздействия на костную ткань и иногда позволяют реконструировать поведенческие особенности.

Наблюдения за эпохальной динамикой внутренней массивности крупных трубчатых костей послужили основой для создания концепции ведущей роли механического воздействия при формообразовании [Ruff et al., 1993]. По мнению ее авторов, от раннего плейстоцена до современности происходит резкое снижение внутренней массивности бедренных и плечевых костей. По уровню внутренней массивности костей анатомически современные люди эпохи палеолита ближе к «архаическим», чем к ныне живущим. Но наиболее своеобразная картина характерна для эректусов: у них диафизарная массивность является результатом сужения медуллярного канала и расширения периостального слоя. Хронологические тенденции изменения степени кортикализации крупных трубчатых костей создатели концепции объясняли постепенным снижением уровня механического воздействия на посткраниальный скелет. Они отмечали, что параллельно шел процесс увеличения головного мозга и развивалась культура, но при этом подчеркивали: когнитивные способности напрямую не связаны со степенью кортикализации скелета.

Археологические, палеогенетические и антропологические исследования последних лет способство-

вали открытию в палеолитической ойкумене новых групп ископаемого человечества (таких как денисовцы, алтайские неандертальцы, «хоббиты» с острова Флорес, *Homo naledi*). Останки некоторых из них представлены весьма фрагментарно, например, изолированными фалангами кисти. Важными задачами являются всестороннее описание и сравнительный анализ этих находок, в т.ч. с применением современных технологических приемов.

В фокусе внимания нашей работы – морфологические особенности мелких трубчатых костей кисти – медиальных фаланг – у представителей средне- и верхнепалеолитического населения Европы и Азии. При выборе объекта исследования мы исходили из того, что фаланги, связанные значимыми корреляционными связями с длинными костями, могут служить своеобразной «моделью» всего скелета. Это особенно важно при работе с изолированными и уникальными находками, представляющими ископаемых гомининов. Прочность костей верхней конечности по сравнению с нижней в меньшей степени зависит от общей массы тела [Ruff, 2000b, p. 285]. При этом именно кости кисти ископаемых людей, изготавливавших и активно использовавших каменные орудия, должны нести следы структурных перестроек, которые связаны с рабочей гипертрофией костной ткани.

Целью данного исследования является изучение показателей внутренней массивности медиальных фаланг кисти представителей разных таксонов – неандертальцев и кроманьонцев и обсуждение спектра возможных факторов изменчивости.

Материал и методы

Сравнению были подвергнуты фаланги преимущественно 2-го или 4-го луча кисти ископаемых представителей рода *Homo* разной таксономической принадлежности – неандертальцев Европы и Азии, а также ранних и поздних верхнепалеолитических сапиенсов (табл. 1). Подчеркнем, что не все обследованные индивидуумы жили в перигляциальных условиях: в низкогорной зоне Алтая климат был мягче, чем в Европе, и ледника там не было [Природная среда..., 2003].

Таблица 1. Изученные материалы

№ образца	Искапаемая находка	Таксон	Медиальная фаланга кисти	Пол	Возраст, лет
1	Ля Феррасси 1	Европейский неандерталец	4-й луч, правая	Муж.	40–55
2	Киик-Коба 1	»	2-й луч, правая	»	40–49
3	Окладникова 2	Алтайский неандерталец	4-й луч, левая	»	30–39
4	Окладникова 5	»	2-й луч, правая	Жен.	25–39
5	Чагырская пещера 16-3-12	»	То же	»	25–39
6	Костёнки 14	Верхнепалеолитический <i>H. sapiens</i>	4-й луч, правая	Муж.	25–29
7	Костёнки 8 ТII 175	»	3-й луч (?)	»	25–39
8	Костёнки 8 ТII 173	»	4-й луч, правая	»	25–39
9	Сунгирь 1	»	2-й луч, правая	»	35–45
10	Абри-Пато 26227	»	То же	Жен.	20–29

Основу публикуемого исследования составляют наши наблюдения. Европейские неандертальцы представлены материалами из коллекции Музея естественной истории (Музея человека) в Париже и Музея антропологии и этнографии (Кунсткамеры) РАН в Санкт-Петербурге. Останки взрослого мужчины Ля Феррасси 1 были обнаружены в Дордони в 1909 г. [Capitan, Peugny, 1912]. Останки взрослого неандертальца Киик-Коба 1, найденные в Крыму в 1925 г., были идентифицированы и подробнейшим образом описаны автором раскопок [Бонч-Осмоловский, 1941].

Группу алтайских неандертальцев характеризуют антропологические материалы из раскопок в пещерах Окладникова и Чагырской. Археологические исследования убедительно свидетельствуют о мустьероидном облике каменных индустрий этих пещерных объектов, получивших название «сибирячихинский вариант среднего палеолита Алтая» [Деревянко, 2011; Деревянко, Маркин, Шуньков, 2013; Деревянко, Шуньков, Маркин, 2014]. Антропологические находки из пещеры Окладникова ранее послужили источником для выделения мтДНК неандертальского типа [Krause et al., 2007]. Морфологическое исследование палеоантропологических объектов подтвердило их принадлежность к неандертальцам [Viola, 2009; Медникова, 2011а, б; Mednikova, 2011]. Фрагменты нижней челюсти [Viola et al., 2012] и локтевой кости [Медникова, 2013а] из раскопок Чагырской пещеры также соответствуют особенностям неандертальской анатомии.

Окладникова 2. Медиальная фаланга 3-го или 4-го лучей левой (?) кисти обнаружена в 1984 г. в пещере Окладникова, слое 3, кв. Г-4. Благодаря относительно небольшой длине и увеличенным поперечным размерам она попадает в поле изменчивости неандертальского населения [Медникова, 2011а, с. 55]. Если это фаланга 3-го пальца, то по длине, а также

по ширине верхнего и нижнего эпифизов она соответствует мужчине, хотя по ширине и высоте тела тяготеет к неандертальским женщинам. Если это фаланга 4-го пальца, то она тем более мужская, поскольку крупнее соответствующих фаланг мужчин шанидарской группы [Там же, с. 71].

Окладникова 5. Медиальная фаланга из слоя 3–1. Определена как женская правая фаланга 2-го луча [Там же, с. 67–68]. Как и предыдущая, характеризуется уплощенностью головки и относительно объемным диафизом [Там же, с. 70–71].

Чагырская 16-3-12. Медиальная фаланга, обнаруженная в Чагырской пещере в 2012 г., также демонстрирует отдельные «архаические» особенности [Mednikova, Potrakhov, Bessonov, 2012]. Определена нами как женская правая фаланга 2-го луча.

Верхнепалеолитических сапиенсов в данном исследовании представляет один из наиболее ранних анатомически современных людей в Европе, останки которого обнаружены на стоянке Костёнки 14 (Маркина Гора) [Marom et al., 2012; Nalawade-Chavan, McCullagh, Hedges, 2014]. Менее известны материалы с близлежащей стоянки Костёнки 8 (Тельманская стоянка), найденные экспедицией Ленинградского отделения Института археологии АН СССР под руководством А.Н. Рогачева предположительно в 1959 г. Более крупная, разрушенная в проксимальной части находка ТII 175 идентифицирована как медиальная фаланга 3-го (?) луча кисти. Медиальная фаланга ТII 173 сохранилась целиком, она относится к 4-му лучу правой кисти [Медникова, Моисеев, Хартанович, 2016]. Останки другого раннего восточно-европейского кроманьонца – мужчины Сунгирь 1 – остаются в фокусе внимания исследователей на протяжении десятилетий. Так, в недавно опубликованных работах обсуждались главные особенности строения его кисти [Медникова, 2012; Trinkaus et al., 2014]. Медиальная

фаланга Абри Пато из Музея естественной истории (№ 26227) позволяет составить представление о морфологических особенностях более поздних западно-европейских кроманьонцев периода протомадлена.

Медиальные фаланги всех перечисленных индивидуумов были подвергнуты микрофотографии с целью исследования внутренней структуры объектов без их разрушения. Все находки, за исключением образцов Ля Феррасси 1, 2 и Абри Пато, которые изучались с помощью оборудования Музея естественной истории, были отсканированы на рентгеновском 3D-микроскопе Xradia Versa XRM-500 в лаборатории ООО «Системы микроскопии и анализа» (Москва). Ранее этот же прибор использовался для рентгеновской микроскопии фаланги девочки из Денисовой пещеры [Медникова и др., 2013].

В ходе исследования сравнивались виртуальные поперечные срезы в середине диафиза. Определялись стандартные показатели, описывающие геометрию поперечного сечения объектов (использована формула эллипса): площадь кортикального слоя (СА) – позволяет оценить устойчивость трубчатой кости к сжатию или растяжению; общая площадь сечения (ТА) – характеризует внешнюю массивность диафиза фаланги, площадь сечения медуллярного канала (МА); показатель кортикализации (% СА) – характеризует внутреннюю массивность диафиза, т.е. относительную толщину стенок. Полярный момент инерции (J) – характеризует устойчивость кости к сжатию и скручиванию. Применение последнего показателя для реконструкции биомеханических нагрузок у человека вызывало критику [Lieberman et al., 2004], поэтому мы используем его с осторожностью. Кроме того, полярный момент инерции и длина тела (длина трубчатой кости) связаны более тесной корреляцией, чем длина и площадь кортикального слоя [Ruff, 2000b, p. 284]. Наиболее информативным представляется не зависящий от абсолютных размеров индекс – показатель относительного развития кортекса медиальных фаланг. Чтобы наши выводы не были искажены под влиянием фактора общих размеров трубчатых костей, мы остановимся на его значениях подробнее.

Результаты исследования

Среди обладателей изученных десяти фаланг кисти – мужчины и женщины, принадлежавшие к крупным и миниатюрным, внешне массивным и грацильным морфологическим вариантам. Самыми длинными фалангами с объемными диафизами характеризовались неандертальцы Ля Феррасси 1, Окладникова 2, кроманьонец ТП 173, самыми короткими и узкими – индивиды Костёнки 14 и Абри Пато 26227 (рис. 1).

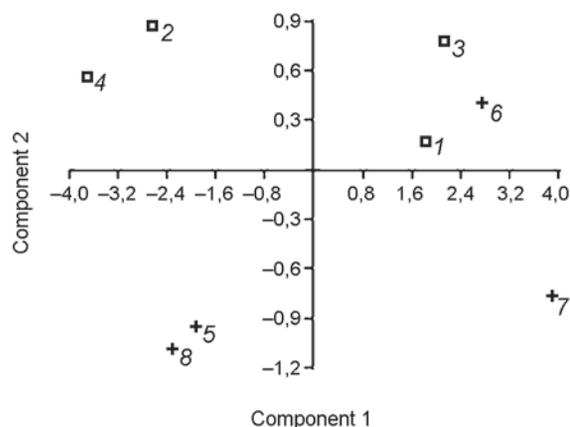


Рис. 1. Дифференциация медиальных фаланг по общим размерам методом главных компонент. Признаки – сочленовная длина, высота середины, ширина середины, окружность середины.

1 – Ля Феррасси 1; 2 – Киик-Коба 1; 3 – Окладникова 2; 4 – Чагырская 16-3-12; 5 – Костёнки 14; 6 – Костёнки 8 (ТП 173); 7 – Сунгирь 1; 8 – Абри Пато 26227.

При визуальном рассмотрении виртуальных поперечных срезов на уровне середины диафиза обращают на себя внимание различия в форме сечения фаланг (рис. 2). В подавляющем большинстве случаев она вытянута (подовальная). Наиболее близки к овалу сечения фаланг неандертальцев Ля Феррасси 1 и Окладникова 2 и 5, а также (в меньшей степени) верхнепалеолитических сапиенсов с Тельмановской и Сунгирской стоянок. Это объясняется прежде всего тем, что развитие ладонных гребней фиксируется на уровне середины диафиза далеко не у всех индивидуумов: внешние структуры максимально выражены у мужчин Ля Феррасси 1 и Костёнки 14, значительно слабее гребни проявляются на срезах фаланг Киик-Коба 1, Чагырская, Костёнки 8 и сунгирца.

По величинам общей площади сечения наиболее объемные диафизы среди неандертальцев наблюдаются у мужчин из грота Ля Феррасси во Франции и из пещеры Окладникова на Алтае. Среди кроманьонцев нашей выборки общая площадь сечения уменьшается в ряду Костёнки 8 (обе фаланги), Сунгирь, Костёнки 14, Абри Пато.

Среди форм с самыми узкими диафизами Абри Пато 26227, Костёнки 14, Окладникова 5. Первый и третий образцы представляют женщин, относящихся к разным таксонам, второй – согласно данным генетического анализа, мужчине.

При рассмотрении показателя массивности стенок обращает на себя внимание высокий диапазон индивидуальной изменчивости, характерный и для неандертальцев, и для кроманьонцев (рис. 3, табл. 2).

У неандертальских мужчин из Европы и Сибири различия в уровне кортикализации фаланг не столь

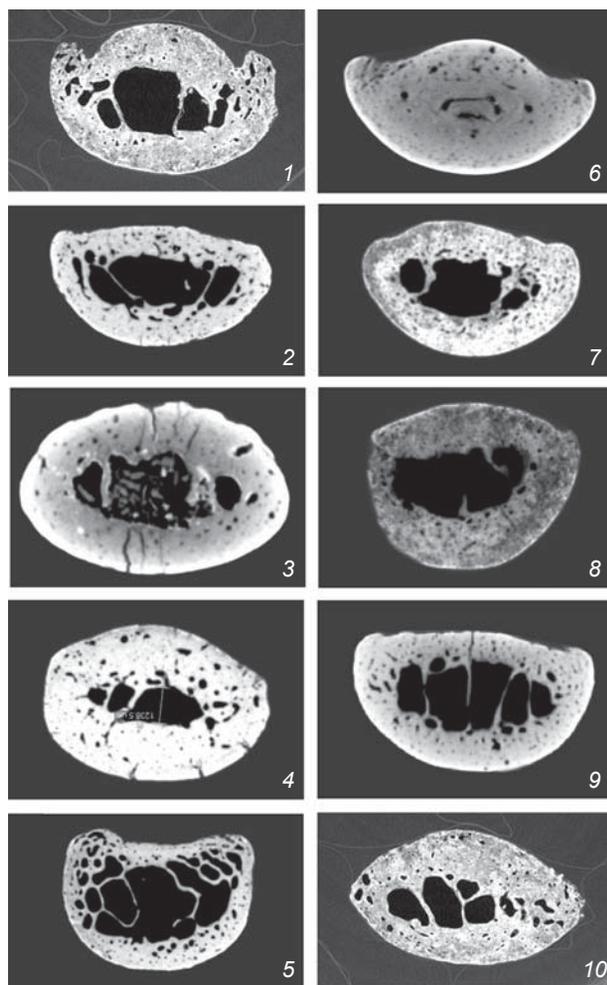


Рис. 2. Поперечные срезы медиальных фаланг кисти на уровне середины диафиза у неандертальцев (1–5) и кроманьонцев (6–10). Ладонная поверхность сверху. Нумерация ископаемых гомининов соответствует таковой в табл. 1.

значительны по сравнению с представительницами этого таксона, обитавшими на Алтае в пещерах Окладникова и Чагырская. Данные именно по этим женщинам образуют границы изменчивости признака для неандертальцев: гипермассивный вариант в пещере Окладникова и гиперграцильный в Чагырской.

По этому признаку кроманьонцы также весьма вариативны, хотя уровень расхождений между наиболее толстостенной фалангой Костёнки 14 и самой тонкостенной фалангой Сунгирь 1 меньше, чем у неандертальцев.

В целом, вопреки ожиданиям, внутренняя массивность медиальных фаланг у большинства изученных нами кроманьонцев выше, чем у большинства неандертальцев. К тому же, самый тонкостенный диафиз выявлен у неандертальцев, у индивида из Чагырской пещеры.

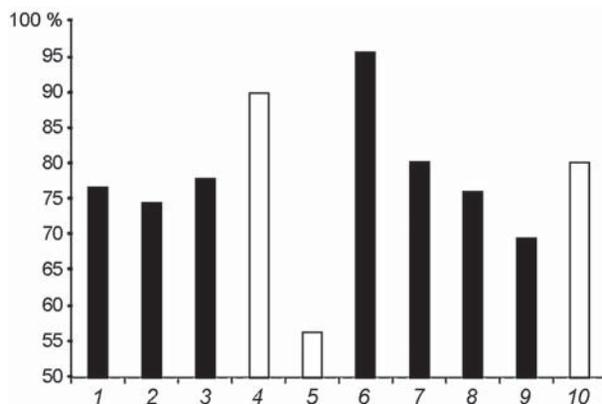


Рис. 3. Распределение значений показателя кортикализации медиальных фаланг кисти по полу. Нумерация ископаемых гомининов соответствует таковой в табл. 1. Черный цвет – мужчины, белый – женщины.

Таблица 2. Сравнительная характеристика степени внутренней массивности медиальных фаланг кисти на уровне середины диафиза у ископаемых *Homo* разной таксономической принадлежности

№ образца	СА	ТА	МА	%СА	J
1	41,48	54,17	12,69	76,57	507,52
2	28,96	38,93	9,97	74,39	255,19
3	35,36	45,41	10,05	77,88	330,65
4	33,88	37,7	3,82	89,87	231,58
5	22,92	40,70	17,78	56,32	231,71
6	34,33	35,93	1,61	95,6	2,47
7	38,17	47,62	9,45	80,15	373,22
8	34,53	45,45	10,92	75,97	333,52
9	26,37	37,89	11,52	69,61	230,82
10	26,47	33,02	6,55	80,17	168,46

Таким образом, по предварительной оценке на степень внутренней массивности мелких трубчатых костей ископаемых гомининов не влияют: половая и таксономическая принадлежность, а также биологический возраст. Это вынуждает нас рассмотреть полученные данные и возможные интерпретации более подробно.

Обсуждение

Внутренняя массивность трубчатых костей как функция биологического возраста. Толщина стенок трубчатых костей зависит от биологического возраста,

т.е. от индивидуального состояния организма. В процессе онтогенеза толщина стенок сначала увеличивается, затем после стабильного периода зрелости происходят постдефинитивные изменения, связанные с постепенной потерей костного вещества и истончением кортекса. Развивается остеопороз.

Немаловажно, что благодаря хорошей сохранности останков принадлежность неандертальцев Ля Феррасси 1, Киик-Коба 1 и кроманьонцев Сунгирь 1, Абри Пато к определенной возрастной когорте подтверждается по другим элементам скелета. Так, среди изученных нами представителей среднего и верхнего палеолита старшим является «классический» неандерталец Ля Феррасси 1. Он демонстрирует многочисленные проявления дегенеративно-дистрофических изменений в разных отделах скелета, облитерацию черепных швов. Его биологический возраст оценен в диапазоне 40–55 лет [Fennell, Trinkaus, 1997, p. 987]. Однако микротомография его медиальной фаланги не выявила костную резорбцию, связанную с остеопорозом, ни в дорзальной, ни в вентральной стенках диафиза, которые весьма массивны. Зоны интенсивных костных перестроек, наблюдаемые на виртуальном поперечном срезе фаланги, примыкают к ладонным гребням, и очевидно носят функциональный характер, отражая натруженность мышц-сгибателей пальцев (см. рис. 2, 1).

Среди кроманьонцев старшим является мужчина Сунгирь 1, но он моложе неандертальца Ля Феррасси 1. По первоначальной оценке Г.Ф. Дебеца [1967, с. 160], состояние черепных швов Сунгирь 1 соответствовало возрасту 55–65 лет. В.В. Бунак [1973, с. 3] определял возраст этого индивидуума как «позднюю зрелость». По разным системам признаков были исключены старческие дегенеративные изменения [Бужилова, Козловская, Медникова, 2000, с. 56]. Проведенное недавно наиболее дифференцированное рассмотрение возрастных маркеров позволило установить, что сунгирец скончался в промежутке от 35 до 45 лет [Trinkaus et al., 2014, p. 76]. Новые данные гистологического исследования его костной ткани целиком соответствуют этому заключению [Добровольская, Медникова, 2015].

Таким образом, в нашей выборке даже старшие по возрасту индивидуумы не обнаруживают признаков далеко зашедшего остеопороза или, наоборот, максимальной (функциональной) гипертрофии, т.е. фактор биологического возраста не оказывает влияния на степень массивности изучаемых фаланг.

Функция физических нагрузок. В 1892 г. немецкий анатом Юлиус Вольф предположил, что форма кости является результатом перемещения костных элементов в направлении функционального давления, его отражением является увеличение или снижение массы кости [Wolff, 1892]. Возможность применения «зако-

на Вольфа» для определения уровня физических нагрузок вызвала дискуссию. С учетом того, что на процесс увеличения/снижения массы кости влияют еще и возраст, болезни, гормональный статус и наследственность [Ruff, Holt, Trinkaus, 2006, p. 485], сегодня предлагается применять термин «функциональная адаптация кости».

Развитие боковых гребней на ладонной поверхности фаланг кисти интерпретируется как несомненное проявление тренированности мышц-сгибателей пальцев. Наши данные свидетельствуют о разнобразной выраженности этого признака у людей верхнего и среднего палеолита. Можно предположить, что с возрастом гребни акцентированы сильнее. Действительно, Ля Феррасси 1 демонстрирует сильную гипертрофию гребней на уровне середины диафиза. По этому признаку к нему максимально близок молодой мужчина Костёнки 14. Если рассматривать данную особенность с позиций биомеханики, то следует сделать вывод: Костёнки 14 трудился упорнее сунгирца, у которого за долгие годы физических усилий не накопилось подобной суммы ответов костной ткани в виде рабочей гипертрофии. Это, безусловно, парадоксальный результат. Впрочем, такой формальный подход представляется неудачным, поскольку он не учитывает индивидуальных вариаций в местах прикрепления мышц-сгибателей пальцев. Например, у неандертальца из Киик-Кобы ладонные гребни есть, они сильно развиты, но сформированы проксимальнее уровня середины диафиза.

Несомненно, использование и изготовление каменных орудий труда оказывало особое биомеханическое воздействие на кисть палеолитического человека. Среди многочисленных научных работ по этой проблематике, вышедших в последние 150 лет, обращают на себя внимание недавние публикации, в которых приводится набор морфологических признаков, благоприятствовавших наиболее эффективному изготовлению и применению скребков и рубил [Marzke, 2013, p. 3]. М. Марцке задает вопрос, эволюционировала ли человеческая кисть, адаптируясь к изготовлению и применению каменных орудий. Сегодня, по мнению специалистов, нельзя утверждать, что кисть гомининов эволюционировала путем естественного отбора только в результате адаптации к использованию орудий труда. Отдельные особенности человеческой кисти формировались в разные периоды в соответствии с собирательской стратегией выживания ранних гомининов. Вместе с тем очевидно, что кисть ископаемого человека испытывала сильное и продолжительное воздействие, связанное с трудовой деятельностью.

Эксперименты с участием современных добровольцев позволили проследить последствия использования каменных артефактов. Например, оценивалась активность 17 мышц, управляющих движениями

кости и пальцев, при использовании олдованских орудий [Marzke et al., 1998]. Было установлено, что у ранних *Homo* максимальные силовые нагрузки испытывали 1-й и 5-й лучи.

Эксплуатация большинства палеолитических орудий предполагала использование двух техник удержания [Marzke, Shackley, 1986]. При применении первой – охват орудия ладонью сочетался с движениями пальцев, второй – орудие с силой удерживалось большим пальцем и кончиками 2-го и 3-го лучей кисти. Массивность кисти неандертальца была обусловлена функцией силового контроля определенного положения пальцев и постоянной манипуляцией орудиями. Неандертальцам, возможно, лучше, чем сапиенсам, удавался силовой поперечный зажим орудия; на это указывает гипертрофия широтных размеров фаланг, особенно дистальных [Churchill, 2001; Niewoehner et al., 2003].

Даже если учитывать всю сумму культурных и технологических различий населения эпох среднего и верхнего палеолита, то следует констатировать, что любые физические нагрузки неизбежно вели к рабочей гипертрофии мелких трубчатых костей кисти. Некоторые верхнепалеолитические люди (например, Сунгирь 1) при общей сапиентности в этой связи имели отдельные «неандерталоидные» черты: расширение ногтевых фаланг, мощные гребни на ладонной поверхности проксимальной фаланги, свидетельствующие об интенсивности биомеханического воздействия на кисть правой руки [Медникова, 2012].

Другим фактором, определявшим формирование кисти, был ландшафт, типичный для проживания многих популяций *Homo* в эпоху как среднего, так и верхнего палеолита. Экспериментальные данные по скалолазанию могут оказаться важными для понимания особенностей, связанных с двигательной активностью ископаемых людей, которые часто тяготели к гористой или холмистой местности. Структурные изменения кисти и отдельных пальцев обнаружены у современных спортсменов-скалолазов [Sylvester, Christensen, Kramer, 2006]. Установлено, что скалолазание оказывает интенсивное и долговременное механическое воздействие на кости кисти. Происходит перестройка метакарпалей и фаланг, что проявляется в утолщении кортекса. По сравнению с контрольной группой у скалолазов увеличена площадь поперечного сечения и вторичный момент площади. У них больше общая ширина костей кисти за счет добавочных субperiостальных отложений, а не увеличения пространства костномозгового канала. Прочность костей кисти коррелирует с современными стилями скалолазания и т.н. карабканьем по крупным валунам, требующими максимальной атлетической подготовки, в ходе которой происходят наиболее сильные изменения кисти.

Обследованные нами неандертальцы жили в горных условиях (скалы Дордони, Крыма, Алтая) и могли испытывать соответствующие им физические нагрузки. Кроманьонцев Костёнок и Сунгиря окружал ландшафт Восточно-Европейской равнины, где скалолазание – значительно менее распространенный тип физической активности.

Как можно видеть, гипотеза исключительного биомеханического влияния на внутреннюю массивность фаланг кисти применительно к нашим наблюдениям не выглядит исчерпывающей.

Массивность костей кисти ископаемых гомининов среднего и верхнего палеолита в свете данных об их происхождении. Благодаря генетическим исследованиям определена древность дивергенции групп ископаемого человечества и установлены их генетические контакты. В изучаемой выборке представлены три группы населения среднего и верхнего палеолита: классические неандертальцы Европы, неандертальцы Алтая и анатомически современные сапиенсы.

Рассмотрим полученные результаты в свете имеющихся данных об их происхождении.

«Классический» неандерталец Ля Феррасси 1 (и, по-видимому, неандерталец Киик-Коба 1) демонстрирует особенности населения «доконтактной» с кроманьонцами эпохи.

Алтайские неандертальцы генетически составляют особую группу. Южная Сибирь входит в зону взаимодействия денисовцев и неандертальцев; об их генетических контактах красноречиво говорят результаты расшифровки высококачественных геномов обитателей Денисовой пещеры, принадлежавших к этим таксонам [Krause et al., 2010; Prüfer et al., 2014].

Генетически определенные останки неандертальцев происходят из трех алтайских пещер. Если суммировать информацию по всем посткраниальным находкам с Алтая, то с точки зрения морфологии местные неандертальцы демонстрируют высокую индивидуальную изменчивость, в которой прослеживаются определенные закономерности [Mednikova, 2014, 2015]. Проксимальная фаланга стопы и дистальная фаланга кисти из Денисовой пещеры [Медникова, 2011б, 2013б], трубчатые кости разных индивидуумов из пещеры Окладникова [Медникова, 2011а] выделяются, даже на общенеандертальском фоне, очень толстыми стенками. Посткраниальные кости из Чагырской пещеры принадлежали более типичным представителям неандертальской анатомии (напр.: [Медникова, 2013а]), без экстраординарной внутренней массивности.

Результаты изучения медиальных фаланг кисти в нашей работе полностью подтверждают ранее сделанные выводы о дифференциации неандертальцев Южной Сибири как минимум на два морфологических варианта. Высказывалось предположение, что

эти варианты связаны с разными волнами миграций *H. neanderthalensis* на Алтай, а также с генетическими контактами неандертальцев с представителями других таксонов, например, с денисовцами [Mednikova, 2015]. Вместе с тем с учетом территориальной близости указанных пещер мы не можем исключить генетических контактов и между группами проживавших в них людей. В любом случае широкий размах изменчивости является фенотипическим отражением сложной истории происхождения алтайских неандертальцев.

Термин «алтайские неандертальцы» появился в процессе изучения полного генома обитательницы Денисовой пещеры [Prüfer et al., 2014], по нашим данным, одной из носительниц гипермассивного варианта внутреннего строения [Медникова, 2011б]. Логичным было бы допустить, что утолщение стенок трубчатых костей у представителей этой популяции определялось не только биомеханическим воздействием, но и наследственными факторами, например, генетическим влиянием реликтовых денисовцев. Однако результаты нашей работы позволили установить, что некоторые кроманьонцы в Европе также характеризовались более утолщенными стенками мелких трубчатых костей по сравнению с неандертальцами «классическими», а также населявшими Чагырскую пещеру. Речь идет прежде всего об обитателях верхнепалеолитических стоянок в долине среднего Дона, среди которых интерес вызывает мужчина Костёнки 14, фаланги которого отличаются особой массивностью. Поскольку скелет этого человека сохранился очень хорошо (в частности, полностью представлены обе его кисти), были сделаны выводы о том, что по массивности его скелетная система превосходила таковую у современных жителей Евразии [Медникова, Моисеев, Хартанович, 2016]. Радиологическими методами у индивидуума Костёнки 14 были выявлены множественные медуллярные стенозы (вытеснение костного мозга компактой) в дистальных и медиальных фалангах обеих кистей, а также в проксимальных фалангах левой кисти (см. рис. 2, б). В рамках дифференциальной диагностики наиболее вероятным представляется вариант наследственного гипотиреоза. Крайняя степень медуллярного стеноза трубчатых костей кисти среди верхнеплейстоценовых ископаемых форм до этого была определена только у неандертальца из Денисовой пещеры (на ногтевой фаланге) [Медникова, 2013б].

Генетическое исследование показало принадлежность индивидуума Костёнки 14 к метапопуляции, предковой для многих современных людей и для верхнепалеолитических сапиенсов, включая и образец из Абри Пато. Геном обитателя долины среднего Дона содержит более протяженные участки неандертальской ДНК [Sequin-Orlando et al., 2014].

Таким образом, утяжеление скелета у представителей среднего и верхнего палеолита Евразии за счет утолщения стенок трубчатых костей обнаружено нами в двух гибридных группах. Одна рассматривается как прародитель современных верхнепалеолитических и отчасти современных европейцев, среди предков которого были неандертальцы, другую составляют неандертальцы, контактировавшие с денисовцами (образцы из пещер Денисова и Окладникова).

Впрочем, новое исследование генома алтайских неандертальцев выявило неожиданные особенности их «гибридного происхождения» – контакты с сапиенсами [Kuhlwilm et al., 2016]. До появления указанной публикации считалось, что метисация неандертальцев и анатомически современных людей произошла за пределами Африки 65–47 тыс. л.н. В работе М. Калвилма с соавторами геномы алтайского неандертальца и денисовца были рассмотрены вместе с последовательностями 21 хромосомы двух неандертальцев из Испании и Хорватии. Установлено, что популяция, рано дивергировавшая от остального африканского («сапиентного») населения, внесла генетический вклад в генофонд предков алтайских неандертальцев ок. 100 тыс. л.н. У денисовцев и двух европейских неандертальцев «сапиентное» генетическое наследие не выявлено. С учетом этого сделан вывод о том, что гибридизация предков неандертальцев Алтая с ранними современными людьми происходила, скорее всего, на Ближнем Востоке, т.е. она удревнилась на десятки тысяч лет.

Итак, поскольку внутренняя гипермассивность трубчатых костей Костёнок 14 определенно не является наследием денисовцев, связующим звеном между ним (или шире – его метапопуляцией) и алтайскими неандертальцами можно считать ранних сапиенсов. В этом случае гипертрофия стенок трубчатых костей была обусловлена наследственным фактором. В основе явления – миграция (в случае Костёнки 14) или генетическое влияние (в случае алтайских неандертальцев) представителей современной анатомии из тропических широт.

Заключение

Приступая к исследованию, мы рассчитывали найти подтверждение предположения о повышенной внутренней массивности трубчатых костей кисти у неандертальцев по сравнению с верхнепалеолитическими европейскими сапиенсами. Эти ожидания опирались на представления о большей приспособленности неандертальцев к силовому зажиму орудий труда и, в конечном счете, на концепцию ведущей роли биомеханического воздействия на утолщение костных стенок. Однако наши данные свидетельствуют о том,

что фаланги кроманьонского населения, как правило, были более толстостенными. Вопреки ожиданиям внутренняя массивность не зависит от пола и возраста индивидуумов. Видимо, она не зависит и от формального таксона. Например, алтайские неандертальцы из пещеры Окладникова (если учитывать результаты исследования других мелких трубчатых костей, то и из Денисовой пещеры) также демонстрируют внутреннюю гипермассивность.

Согласно палеогенетическим исследованиям, алтайские неандертальцы Денисовой пещеры (и, по нашему предположению, пещеры Окладникова), отчасти являются потомками сапиенсов, живших более 100 тыс. л.н. Поэтому в ответе на вопрос, кто из плейстоценовых *Homo* стал «источником» формирования у них исключительно тяжеловесных вариантов строения скелетной системы, можно указать ранних анатомически современных тропидов.

Данное исследование подтвердило ранее высказанное предположение о морфологической неоднородности неандертальских обитателей Алтая, отражающей, скорее всего, сложную генетическую историю этой группы, которая вобрала в себя наследие двух других таксонов. В перспективе анализ морфологии алтайских палеоантропов может быть использован для выявления иных следов воздействия денисовцев или ранних анатомически современных людей.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-50-00036). Авторы выражают благодарность А. Фроману и Музею естественной истории (Музей человека) в Париже за предоставленную возможность микротомографирования фаланг Ля Феррасси 1 и Абри Пато 26227, В.И. Хартановичу (Музей этнографии и антропологии (Кунсткамера) РАН в Санкт-Петербурге) за возможность исследовать антропологические находки Костёнки 14 и 8.

Список литературы

- Бонч-Осмоловский Г.А.** Кисть ископаемого человека из грота Киик-Коба // Палеолит Крыма. – М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Вып. II. – 170 с.
- Бужилова А.П., Козловская М.В., Медникова М.Б.** Сунгирь 1 // *Homo sungsirensis*: Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. – М.: Науч. мир, 2000. – С. 54–56.
- Бунак В.В.** Ископаемый человек из стоянки Сунгирь и его место среди других ископаемых позднего палеолита // IX Междунар. конгресс антропол. и этнограф. наук. – Чикаго, 1973. – С. 117.
- Дебел Г.Ф.** Скелет верхнепалеолитического человека из погребения на сунгирской стоянке // СА. – 1967. – № 3. – С. 160–164.
- Деревянко А.П.** Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011. – 560 с.
- Деревянко А.П., Маркин С.В., Шуньков М.В.** Сибирячихинский вариант среднего палеолита Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2013. – № 1. – С. 89–103.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Маркин С.В.** Динамика палеолитических индустрий в Африке и Евразии в позднем плейстоцене и проблема формирования *Homo sapiens*. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2014. – 228 с.
- Добровольская М.В., Медникова М.Б.** Микроструктурные особенности костей и биологический возраст людей с Сунгирской стоянки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. – 2015. – № 4. – С. 66–72.
- Медникова М.Б.** Посткраниальная морфология и таксономия представителей рода *Homo* из пещеры Окладникова на Алтае. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011а. – 128 с.
- Медникова М.Б.** К антропологии древнейшего населения Алтая: проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2011б. – № 1. – С. 129–138.
- Медникова М.Б.** Кисть сунгирца (новые данные о строении трубчатых костей) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. – 2012. – № 4. – С. 4–17.
- Медникова М.Б.** Локтевая кость представителя рода *Homo* из Чагырской пещеры на Алтае (морфология и таксономия) // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2013а. – № 1. – С. 66–77.
- Медникова М.Б.** Концевая фаланга кисти *Homo* из слоя 12 Денисовой пещеры: опыт идентификации // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2013б. – № 2. – С. 146–155.
- Медникова М.Б., Добровольская М.В., Виола Б., Лавренюк А.В., Казанский П.Р., Шкловер В.Я., Шуньков М.В., Деревянко А.П.** Радиологическая микроскопия фаланги руки девочки из Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2013. – № 3. – С. 120–125.
- Медникова М.Б., Моисеев В.Г., Хартанович В.И.** Строение трубчатых костей кисти у обитателей верхнепалеолитических стоянок Костёнки 14 и 8 // Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. – 2016. – № 1. – С. 20–34.
- Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая / А.П. Деревянко, М.В. Шуньков, А.К. Агаджанян, Г.Ф. Барышников, Е.М. Малаева, В.А. Ульянов, Н.А. Кулик, А.В. Постнов, А.А. Анойкин.** – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2003. – 448 с.
- Capitan L., Peyrony D.** 2. Trois nouveaux squelettes humains fossiles // R. anthropol. – 1912. – Vol. 22. – P. 439–442.
- Churchill S.E.** Hand morphology, manipulation, and tool use in Neanderthals and early modern humans of the Near East // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98, N 6. – P. 2953–2955.
- Fennell K.J., Trinkaus E.** Bilateral Femoral and Tibial Periostitis in the La Ferrassie Neanderthal // J. of Archaeol. Sci. – 1997. – Vol. 24. – P. 985–995.

- Krause J., Orlando L., Serre D., Viola B., Prüfer K., Richards M.P., Hublin J.-J., Hanni C., Derevianko A.P., Pääbo S.** Neanderthals in central Asia and Siberia // *Nature*. – 2007. – Vol. 449. – P. 902–904.
- Krause J., Fu Q., Good J.M., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Pääbo S.** The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia // *Nature*. – 2010. – Vol. 464, N 7290. – P. 894–897.
- Kuhlwilm M., Gronau I., Hubisz M.J., Filippo C., de Prado-Martinez J., Kircher M., Fu Q., Burbano H.A., Lalueza-Fox C., de la Rasilla M., Rosas A., Rudan P., Brajkovic D., Kucan Ž., Gušić I., Marques-Bonet T., Andris A.M., Viola B., Pääbo S., Meyer M., Siepel A., Castellano S.** Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals // *Nature*. – 2016. – Vol. 530, iss. 7591. – P. 429–433.
- Lieberman D.E., Polk J.D., Demes B.** Predicting long bone loading from cross-sectional geometry // *Am. J. of Phys. Anthropol.* – 2004. – Vol. 123. – P. 156–171.
- Marom A., McCullagh J., Higham T., Sinitsyn A.A., Hedges R.** Single amino acid radiocarbon dating of Upper Paleolithic modern humans // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109 (18). – P. 6878–6881.
- Marzke M.** Tool making, hand morphology and fossil hominins // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B: Biological sciences*. – 2013. – Vol. 368, iss. 1630. – P. 2–8.
- Marzke M., Schackley M.S.** Hominid hand use in the Pliocene and Pleistocene: Evidence from the experimental archaeology and comparative morphology // *J. Hum. Evol.* – 1986. – Vol. 15. – P. 439–460.
- Marzke M., Toth A., Schick K., Reece C., Steinberg R., Hunt K., Linscheid R.L., An K.-N.** EMG Study of hand muscle recruitment during hard hammer percussion manufacture of Oldowan tools // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1998. – Vol. 105. – P. 315–332.
- Mednikova M.** Postcranial human fossils from the Altai mountains: Denisova and Okladnikov Caves people and their taxonomical position // *Characteristic features of the Middle to Upper Palaeolithic Transition in Eurasia*. – Novosibirsk: Inst. of archaeol. and ethnogr. SB RAS, 2011. – P. 150–159.
- Mednikova M.** Neanderthal Presence in Southern Siberia on Data of Postcranial Morphology // *Cultural developments in Eurasian Paleolithic and the origin of anatomically modern humans*. – Novosibirsk: Inst. of archaeol. and ethnogr. SB RAS, 2014. – P. 158–164.
- Mednikova M.** Altai Neanderthals and their morphological diversity // *Proc. of the European Soc. of Hum. Evol.* 4. – L., 2015. – P. 159.
- Mednikova M., Potrakhov N., Bessonov V.** Differentiating between archaic and anatomically modern morphology: evidence by microfocus X-ray use // *Abstracts of Meeting of European Society of the Study of Human Evolution*. – Bordeaux: ESHE, 2012. – P. 81.
- Nalawade-Chavan S., McCullagh J., Hedges R.** New Hydroxyproline Radiocarbon Dates from Sungir, Russia, Confirm Early Mid Upper Palaeolithic Burials in Eurasia // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9, iss. 1. – URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0076896>
- Niewoehner W.A., Bergstrom A., Eichele D., Zuroff M., Clark J.T.** Manual dexterity in Neanderthals // *Nature*. – 2003. – Vol. 422. – P. 395.
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N., Jay F., Sankararaman S., Sawyer S., Heinze A., Renaud G., Sudmant P.H., de Filippo C., Li H., Mallick S., Dannemann M., Fu Q., Kircher M., Kuhlwilm M., Lachmann M., Meyer M., Ongyerth M., Siebauer M., Theunert Ch., Tandon A., Moorjani P., Pickrell J., Mullikin J.C., Vohr S.H., Green R.E., Hellmann I., Johnson Ph., Blanche H., Cann H., Kitzman J.O., Shendure J., Eichler E.E., Lein E.S., Bakken T.E., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Viola B., Slatkin M., Reich D., Kelso J., Pääbo S.** The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // *Nature*. – 2014. – Vol. 505, N 7481. – P. 43–49.
- Ruff Ch.B.** Biomechanical analyses of archaeological human skeletons // *Biological Anthropology of the Human Skeleton* / eds. M.F. Katzenberg, Sh.R. Saunders. – N. Y.: Wiley-Liss, Inc., 2000a. – P. 71–102.
- Ruff Ch.B.** Body size, body shape, and long bone strength in modern humans // *J. Hum. Evol.* – 2000b. – Vol. 38. – P. 269–290.
- Ruff Ch.B., Holt B., Trinkaus E.** Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and the bone functional adaptation // *Am. J. of Phys. Anthropol.* – 2006. – Vol. 129. – P. 484–498.
- Ruff Ch.B., Trinkaus E., Walker A., Larsen C.S.** Postcranial robusticity in Homo. I. Temporal Trends and Mechanical Interpretation // *Am. J. of Phys. Anthropol.* – 1993. – Vol. 91. – P. 21–53.
- Sequin-Orlando A., Korneliussen T.S., Sikora M., Malaspinas A.-S., Manica A., Moltke I., Albrechtsen A., Ko A., Margaryan A., Moiseyev V., Goebel T., Westaway M., Lambert D., Khartanovich V., Wall J.D., Nigst P.R., Foley R.A., Lahr M.M., Nielsen R., Orlando R., Willerslev E.** Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years // *Science*. – 2014. – Vol. 346. – P. 1113–1118.
- Sylvester A.D., Christensen A.M., Kramer P.A.** Factors influencing osteological changes of rock climbers // *J. Anat.* – 2006. – Vol. 209. – P. 597–609.
- Trinkaus E., Buzhilova A.P., Mednikova M.B., Dobrovolskaya M.V.** The People of Sungir. Burials, Bodies, and Behavior in the Earlier Upper Paleolithic. – Oxford: Univ. Press, 2014. – 420 p.
- Viola B.** New Hominid Remains from Central Asia and Siberia: the Easternmost Neanderthals?: PhD Diss. / Universität Wien. – Vienna, 2009. – 251 p.
- Viola B.Th., Markin S.V., Buzhilova A.P., Mednikova M.B., Dobrovolskaya M.V., Le Cabec A., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Hublin J.-J.** New Neanderthal remains from Chagyrskaya Cave (Altai Mountains, Russian Federation) // *Am. J. of Phys. Anthropol.* – 2012. – Vol. 147, suppl. 54. – P. 293–294.
- Wolff J.** Das Gesetz der Transformation der Knochen. – Berlin: A. Hirschwald, 1892. – 126 S.