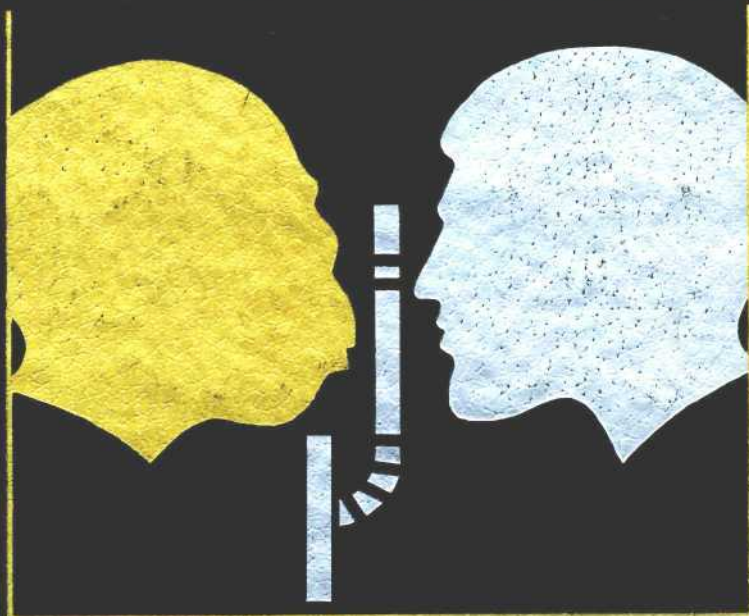


Е.Н.Хрисанфова, И.В.Перевозчиков

АНТРОПОЛОГИЯ





**Е. Н. Хрисанфова
И. В. Перевозчиков**

АНТРОПОЛОГИЯ

4-е издание

Рекомендовано Министерством
образования и науки Российской Федерации
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по биологическим специальностям



**Издательство
Московского
университета**



**Москва
2005**



**Издательство
НАУКА**

Рецензенты:

кафедра зоологии и цитологии Ярославского государственного университета
(зав. кафедрой доцент *В. П. Семиной*);
доктор биологических наук, профессор *П. М. Мажуга*;
доктор исторических наук, профессор *А. Л. Зубов*

Хрисанфова Е. Н.

Антропология: учебник / Е. Н. Хрисанфова, И. В. Перевозчиков. - 4-е изд. - М.:
Изд-во Моск. ун-та: Наука, 2005. - 400 с.: ил. - ISBN 5-211-06049-0 (в пер.). -
ISBN 5-02-010348-9.

Настоящий учебник (первое издание вышло в 1991 г.) представляет собой краткое изложение и анализ основных проблем современной антропологической науки, систематизированных по трем главным разделам: эволюционная антропология, возрастная и конституционная антропология, популяционная антропология. Последовательно рассмотрены этапы, факторы и закономерности историко-эволюционного и индивидуального развития человека, комплексная медико-биологическая проблема конституции, антропологические аспекты адаптации, биологическая изменчивость человека, генетические процессы в популяциях современного человека, проблемы этнической антропологии и расогенеза.

Во втором издании (1999 г.) в текст были внесены изменения, отражающие новые научные данные, частично была изменена структура книги с учетом различной предварительной подготовки студентов. В кратких резюме в конце каждой главы систематизированы основные положения данного раздела. В приложение включен расширенный и дополнительный словарь основных терминов. Текст печатается по второму изданию.

Для студентов университетов, а также студентов и преподавателей педагогических и медицинских вузов, учителей средних школ и других читателей, интересующихся проблемами антропологии.

Учебное издание

Хрисанфова Елена Николаевна, Перевозчиков Илья Васильевич
АНТРОПОЛОГИЯ

Зав. редакцией *И.И. Шехура*. Редактор *Г.Г. Есакова*. Художественный редактор *Ю.М. Добрянская*
Художник *Ю.И. Артюхов*. Технический редактор *Н.И. Смирнова*. Корректоры *В.А. Ветров*,
Т.С. Милакова

Подписано в печать 08.02.05. Формат 70 × 100 1/16. Бумага офс. № 1. Гарнитура Таймс. Офсетная печать.
Усл. печ. л. 32,5. Уч.-изд. л. 32,79. Тираж 3000 экз. Заказ 542. Изд. № 8120.

Ордена "Знак Почета" Издательство Московского университета. 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7
Тел.: 229-50-91. Факс: 203-66-71. Тел.: 939-33-23 (отдел реализации). E-mail: kd_mgu@rambler.ru
В издательстве МГУ работает служба "КНИГА-ПОЧТОЙ". Тел.: 229-75-41

Издательство "Наука". 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru Internet: www.naukaran.ru
ППП "Типография "Наука". 121099, Москва, Шубинский пер., 6

ПРЕДИСЛОВИЕ

Необходимость второго издания (первое издание было в 1991 г.) продиктована несколькими обстоятельствами. Во-первых, тираж первого издания оказался недостаточным для возросшего за последние годы спроса на учебник по данной отрасли знаний. Во-вторых, авторы и их коллеги в процессе преподавания антропологии в различных учебных заведениях пришли к выводу о необходимости несколько изменить структуру учебника и способ подачи материала с целью облегчить его усвоение студентами разных специальностей и с различной предварительной подготовкой. Это усиление дидактической стороны проведено нами не за счет упрощения научной части, а с помощью вспомогательных средств. Расширен и дополнен словарь основных терминов в конце книги, пользование которым значительно облегчает усвоение текста. В конце глав приводятся краткие резюме, систематизирующие основные положения соответствующего раздела. Частично вспомогательные материалы переведены в «Приложения». Текст, представляющий интерес преимущественно для будущих специалистов-антропологов, выделен петитом. Безусловно, мы постарались внести коррективы в те разделы, где за последние годы были получены новые данные, а также исправить отдельные неточности в тексте и рисунках.

Авторы благодарны своим коллегам — сотрудникам и преподавателям кафедры и Института антропологии МГУ за ценные советы и поддержку. Наша особая признательность Т. И. Алексеевой, А. Г. Козинцеву и А. А. Зубову, взявшим на себя труд критического прочтения 1-го издания, и сотрудникам кафедры антропологии МГУ И. А. Глащенко, М. А. Негашевой, Е. В. Воронцовой и С. Б. Боруцкой, на чью помощь мы опирались в преподавании курса «Антропология» и чье мнение по различным разделам курса было для нас особенно ценным.

Для демонстрации антропологических типов в Приложении использованы фотографии из работ К. Куна, Ф. Эйкштеда, Г. Филда, Э. Фишера, А. Грдлички, Ф. Саразина, А. Скрайнер, П. Шебесты и В. Лебзельтера, А. Маурера и автора, а также из журналов «Советское фото», «Ревю Фотографи 89» (Ч и СР), «Националь Джеографик» (США).

АНТРОПОЛОГИЯ (от греч. «*anthropos*» — человек, «*logos*» — слово, учение) — наука о человеке, занимающая пограничное положение в системе дисциплин естественного и гуманитарного циклов. На этапах развития антропологии ее содержание и взаимоотношения со смежными науками истолковывались неоднозначно и трансформировались. Хотя первое употребление термина «антропология» относится еще к античной эпохе (Аристотель, IV в. до н.э.), ее оформление как науки произошло значительно позже — на протяжении XVIII и главным образом XIX столетий.

Широкое толкование антропологии как универсальной науки о человеке, систематизирующей знания о его естественной истории, физической организации, материальной и духовной культуре, психологии, языке и т.д., восходит к взглядам французских просветителей XVIII в. По существу речь в этом случае должна идти о целой системе наук о человеке, включающей и такие сферы его изучения, которые впоследствии выделились в самостоятельные научные дисциплины. До некоторой степени такая расширительная тенденция сохраняется и донине в некоторых антропологических школах, прежде всего в США. На наш взгляд, принимая во внимание многообразие и разветвленность различных сфер исследования человека в современной науке, подобный подход правомернее рассматривать скорее как перспективу и стимул к интеграции различных сторон изучения человека и общества.

Более конкретизированное понимание антропологии как науки по преимуществу о физической организации человека, ее изменчивости во времени и пространстве (антропоморфология, антропогенез, этническая антропология) существовало на протяжении большей части истории ее развития во многих странах, в том числе в России.

Во второй половине XX в. широкое распространение в зарубежной и отечественной антропологии получили новые направления в изучении биологического статуса человека: функциональная, молекулярная, популяционная антропология; стали интенсивно развиваться ее генетические, медицинские, экологические аспекты. Это потребовало внедрения соответствующих методов исследования, существенно пополнивших методический арсенал антропологии, ранее ограничивавшийся главным образом антропометрией и биометрией. Такое расширение области интересов антропологов в значительной мере связано с достижениями в смежных естественных (в том числе биологических) и гуманитарных науках.

Как и для биологии в целом, для антропологии характерно взаимопроникновение идей и методов различных биологических дисциплин, что можно рассматривать в русле общей тенденции противодействия редукционизму в современной науке. Действительно, специфика антропологии

состоит в том, что большая часть проблем как традиционной классической антропологии, так и ее новых разделов, решается на комплексной основе междисциплинарных исследований.

Современная антропология — это наука о человеке как биологическом виде: его происхождении и биологической изменчивости во времени и пространстве. Одновременно человек изучается и как биосоциальный феномен, поскольку проявления его биологической природы во многом опосредованы социальной средой. Сущность антропологического подхода к комплексным междисциплинарным проблемам *Homo sapiens* выражается в концепции множественности «норм», вытекающей из высокого уровня внутри- и межпопуляционной изменчивости (полиморфизма) человека как биологического вида.

История антропологии знает немало ярких имен. Среди них крупнейшие палеоантропологи, исследователи ранних этапов становления человечества, как, например, Р. Дарт, Л. Лики, Д. Джохансон, Е. Дюбуа, Ф. Вейденрейх, Д. Блэк, Пей Вэнь-Чжун, Г.А. Бонч-Осмоловский и др.; основоположники физической антропологии — П. Брока и Р. Мартин; антрополог и философ Тейяр де Шарден; антрополог и археолог М. М. Герасимов, создавший галерею уникальных скульптурных портретов предков человека, и др. Становление антропологии в России тесно связано с деятельностью профессора Московского университета А. П. Богданова, начавшего в 60-х годах XIX в. проводить антропологические исследования, а также антрополога и географа Д. Н. Анучина — основоположника университетской антропологии. Большой вклад в развитие различных сторон отечественной антропологии внесли профессора В. В. Бунак, М.А. Гремяцкий, Г.Ф. Дебец, М.Ф. Нестурх, Я.Я. Рогинский, В.П. Алексеев и многие другие исследователи.

Естественная история человеческого рода синтезирует данные палеонтологии приматов и палеоантропологии, геологии, геотектоники и стратиграфии, палеоэкологии, первобытной археологии и этнологии, биохимии, молекулярной биологии, генетики и теории эволюции. Центральной проблемой эволюционной антропологии является антропогенез (греч. «*anthropos*» — человек, «*genesis*» — возникновение, рождение), т. е. происхождение человека, становление его как вида в процессе формирования общества — социогенеза. В XIX в. основополагающее значение в разработке теории антропогенеза имели общая теория эволюции, к крупнейшим достижениям которой относится симиальная (от лат. «*simia*» — обезьяна) гипотеза происхождения человека, подробно аргументированная и разработанная Ч. Дарвином, и концепция Ф. Энгельса о ведущей роли труда в процессе формирования человека.

Современный этап антропогенеза характеризуется резким увеличением объема фактической информации, особенно касающейся его начального периода; широким распространением комплексных полевых исследований важнейших местонахождений гоминоидов в Африке; внедрением объективных количественных методов датирования находок и биомолекулярных подходов к реконструкции филогении; установлением сложного непрямолинейного пути эволюционного развития, исключительно высокой изменчивости природных популяций; разработкой предпосылок для перехода к более прогрессивному таксономическому мышлению. Несмотря на существующий ныне огромный материал по эволюции человека и его предшественников, многие ее актуальные стороны нуждаются в дальнейшем изучении, а некоторые важные вопросы все еще ждут решения.

Часть I

ЭВОЛЮЦИОННАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

Глава 1

МЕСТО ЧЕЛОВЕКА В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО МИРА

§ 1. Общая эколого-географическая и морфофизиологическая характеристика приматов. § 2. Человек как примат. Биологические предпосылки очеловечения. § 3. Симбиотическая теория антропогенеза.

Глава 2

ЖИВОТНЫЕ ПРЕДКИ ЧЕЛОВЕКА. ВЫДЕЛЕНИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСКОЙ ЛИНИИ ЭВОЛЮЦИИ

§ 1. Основные этапы эволюции приматов. § 2. Эволюция гоминиоидов. § 3. Поздние этапы эволюции гоминиоидов. Выделение филической линии человека по палеонтологическим данным. § 4. «Молекулярные часы» и «шимпанзоидная» гипотеза.

Глава 3

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ГОМИНИД

§ 1. Двуногие человекообразные — австралопитеки. § 2. Первые представители рода «человек» (Ното) в Восточной Африке. Олдувайская культура. § 3. Трудовая теория антропогенеза Ф. Энгельса. Факторы и критерии гоминизации. § 4. Прародина человечества.

Глава 4

ПРОИСХОЖДЕНИЕ *HOMO SAPIENS*

*§ 1. Общая характеристика и периодизация плейстоцена. § 2. Краткий обзор ископаемых гоминид Африки эпохи плейстоцена. § 3. Плейстоценовые гоминиды на территории России и в сопредельных регионах. § 4. Время и место возникновения *H. sapiens*. Гипотезы моно- и полицентризма.*

Глава 5

СОЦИАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

§ 1. Ранние этапы социогенеза. § 2. Современный человек и эволюция.

Глава 1

МЕСТО ЧЕЛОВЕКА В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО МИРА

Все современные люди принадлежат к одному виду (или даже подви-ду) «человека разумного» — *Homo sapiens* (*H. sapiens sapiens*). Этот вид представляет совокупность популяций, дающих при смешении плодовитое потомство и обнаруживающих значительную изменчивость (полиморфизм) морфофункционального статуса, при том что все группы современного человечества находятся на одинаково высоком уровне своей биологической организации.

Человек появился на Земле в результате длительного процесса историко-эволюционного развития и тесно связан своими корнями с животным миром. Организм человека имеет много признаков, общих как с позвоночными, так и особенно с млекопитающими, в том числе позвоночник, замещающий хорду, семь шейных позвонков, две пары конечностей рычажного типа, замкнутую кровеносную систему, левую дугу аорты, четырехкамерное сердце, безъядерные эритроциты, волосяной покров, постоянную температуру тела, легочное дыхание, диафрагму, хорошо развитые нервную систему и органы чувств и др. Наиболее велико сходство человека с приматами. По критериям зоологической систематики вид *H. sapiens* относится к царству животных (*Animalia*), типу хордовых (*Chordata*), классу млекопитающих (*Mammalia*), отряду приматов (*Primates*), в который он входит в составе особого семейства гоминид (*Hominidae*).

§ 1. ОБЩАЯ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИМАТОВ

Первые сведения о приматах, по-видимому, восходят к палеолиту. В раннее историческое время изображения и описания приматов известны у многих древних народов Африки, Азии и Европы. Впервые отряд приматов (от лат. «*primus*» — первый, главнейший) был выделен шведским натуралистом К. Линнеем в 1758 г. в 10-м издании его фундаментального труда «*Systema naturae*». В этой первой системе отряда приматов уже обозначены роды «лемур» (*Lemur*), «обезьяна» (*Simia*) и «человек» (*Homo*); Линнеем же введен и таксон *H. sapiens*.

Современные классификации отряда приматов включают примерно 200 неонтологических видов, группирующихся не менее чем в 50 родов. Существующие расхождения в числе таксонов разного ранга объясняются традиционными разногласиями между «дробителями» и «объединителями» и недостаточной изученностью еще многих видов. Так, только за последнее время обнаружено несколько новых видов низших и высших приматов.

Нет единого мнения о числе первичных подразделений отряда: оно варьирует от двух до четырех. Все же наиболее распространенными при преобладающей в современной систематике тенденции к укрупнению

таксонов являются двухчленные схемы с выделением подотрядов низших приматов, или полуобезьян (*Prosimii* — буквально «предобезьяны»), и высших человекоподобных приматов *Anthropoidea**) (рис. 1-2).

Приматы — группа высших плацентарных млекопитающих, связанных в своем распространении преимущественно с лесными тропическими и субтропическими районами Старого и Нового Света; поэтому многие их черты можно рассматривать как адаптации к древесному образу жизни. Основные особенности приматов: пятипалая хватательная конечность с той или иной степенью противопоставления I луча, замена ногтей ногтями, способность к вращательным движениям в локтевом суставе (пронации и супинации), значительный объем движений плеча, хорошее развитие элементов плечевого пояса; увеличение головного мозга, особенно новой коры, в сочетании с прогрессивным развитием зрительного, слухового и кинестетического анализаторов при некоторой редукции органов обоняния; растительность или всеядность, реже насекомоядность, наличие нескольких категорий зубов (гетеродонтия) и двух их генераций — молочной и постоянной (дифидонтия); утрата сезонности размножения (полицикличность), малая плодовитость (обычно один, гораздо реже два-четыре детеныша), увеличение длительности жизни, удлинение периода детства; стадный, групповой, иногда парный или одиночный образ жизни; высокий уровень развития высшей нервной деятельности, ориентировочно-исследовательской и манипуляторной активности, сложные системы коммуникации. Численность приматов быстро сокращается (69 видов и подвидов в Красной книге МСОП).

Конечно, все перечисленные признаки отчетливее выражены у высших приматов по сравнению с низшими, к которым относят лемуриформов (*Lemuriformes*), тарзииформов (*Tarsiiformes*) и тупайиформов (*Tupaiformes*) (табл. 1)**. Низшие приматы, как правило, ночные или сумеречные, реже дневные формы, обитатели тропических районов континентальной Африки (лориобразные лемуры), Мадагаскара (лемурообразные, индриобразные, руконожкообразные), Южной и Юго-Восточной Азии (лориобразные, долгопятообразные, тупайеобразные). К этому подотряду относят примерно одну четверть (52) всех видов современных приматов. Наиболее типичными его представителями считаются лемуриформы, большая часть которых (около двух десятков видов) обитает на Мадагаскаре и соседних островах. Центральным в группе мадагаскарских лемуриформ является семейство лемуриформных (*Lemuridae*), включающее роды собственно лемуриформ, или маки (*Lemur*), полумаки (*Haplemur*), тонкотелых маки (*Lepilemur*), объединяемых в подсемейство *Lemurinae*, а также мышинных и карликовых лемуриформ (*Cheirogaleus Microcebus*) в составе подсемейства *Cheirogaleinae*. Два других семейства мадагаскарских лемуриформ: индриобразные (*Indridae*), представленные тремя родами крупных современных просимий — индри (*Indris*), имеющим длину тела до 1 м, сифака (*Propithecus*)

* Термин «антропоиды» используется иногда и в более узком значении — применительно только к человекообразным обезьянам.

** По другим классификациям лемуры (иногда и тупайи) относятся к подотряду стрепсириновых приматов (от *rhinus* — нос), тогда как долгопяты объединяются с обезьянами в подотряд гапориновых по особенностям строения носо-ротовой области.

Ordo (отряд)	Subordo (подотряд)	Sectio (секция)	Superfamilia (надсемейство)	Familia (семейство)	Subfamilia (подсемейство)	Genus (род)	Species (вид), только для гомининов			
Primates	Anthropoidea	Catarrhini	Hominoidea	Hominidae	Homininae	<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>			
				Pongidae	Ponginae	<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus, troglodytes, paniscus, gorilla</i>			
				Hylobatidae	Hylobatinae	<i>Hylobates</i>	<i>agilis, hoolock, concolor, moloch, klossi, Symphalangus syndactylus</i>			
		Platyrrhini	Ceboloidea	Cebidae	Cebinae	<i>Cebus</i>	<i>Saimiri</i>			
				Callitrichidae	Ateles	<i>Ateles</i>	<i>Lagothrix</i>	<i>Brachyteles</i>		
				Cercopithecoidea	Pitheciinae	<i>Pithecia</i>	<i>Chiropotes</i>	<i>Aotes</i>	<i>Callitcebus</i>	
	Prosimii	Tarsiiformes	Loriformes	Lorisidae	Lorinae					
				Daubentonidae	Gabaginae					
				Lemuridae						
		Tupaiformes	Lemuriformes	Loriformes	Lemuridae	Lemurinae				
					Indridae	Cheirogaleinae				
					Tupaiidae					
	Tarsiiformes	Loriformes	Loriformes	Lorisidae	Lorinae	<i>Lori (s)</i>	<i>Nycticebus</i>			
				Daubentonidae	Gabaginae			<i>Perodicticus</i>	<i>Arctocebus</i>	
				Lemuridae				<i>Galago</i>		
		Tupaiformes	Lemuriformes	Loriformes	Lemuridae	Lemurinae	<i>Lemur</i>	<i>Haplelemur</i>		
					Indridae	Cheirogaleinae	<i>Lepilemur</i>	<i>Cheirogaleus</i>	<i>Microcebus</i>	
					Tupaiidae				<i>Indri (s)</i>	<i>Propithecus</i>
	Tupaiformes	Loriformes	Loriformes	Loriformes	Lorisidae	Lorinae				
					Daubentonidae	Gabaginae				
					Lemuridae					
		Tupaiformes	Lemuriformes	Loriformes	Loriformes	Lemuridae	Lemurinae	<i>Lemur</i>	<i>Haplelemur</i>	
						Indridae	Cheirogaleinae	<i>Lepilemur</i>	<i>Cheirogaleus</i>	<i>Microcebus</i>
						Tupaiidae				<i>Indri (s)</i>
Tupaiformes	Loriformes	Loriformes	Loriformes	Lorisidae	Lorinae	<i>Lori (s)</i>	<i>Nycticebus</i>			
				Daubentonidae	Gabaginae			<i>Perodicticus</i>	<i>Arctocebus</i>	
				Lemuridae				<i>Galago</i>		
	Tupaiformes	Lemuriformes	Loriformes	Loriformes	Lemuridae	Lemurinae	<i>Lemur</i>	<i>Haplelemur</i>		
					Indridae	Cheirogaleinae	<i>Lepilemur</i>	<i>Cheirogaleus</i>	<i>Microcebus</i>	
					Tupaiidae				<i>Indri (s)</i>	<i>Propithecus</i>

Рис. 1. Классификация современных приматов

и мохнатым индрии (*Lichanotus=Avahis*) — и руконожкообразные (*Daubentonidae*) с единственным реликтовым видом мадагаскарской руконожки, которую в прошлом относили к грызунам из-за своеобразного строения очень крупных резцов, обладающих постоянным ростом.

Т а б л и ц а 1

Сравнительная характеристика низших и высших приматов

Низшие приматы

Ночной или сумеречный, реже дневной образ жизни.

Преобладают древесные типы локомоции: медленное лазанье с обхватыванием ветвей, бег по ветвям, вертикальное цепляние, прыжки

Основные типы сообществ: материнская или отцовско-материнская (парная) семейная группа; многосамцовое стадо; одиночный образ жизни с образованием временных связей

Сезонность размножения (кроме долгопята) при значительных вариациях сроков брачной активности. Беременность 2–5 мес.

Мозг обычно лиссэнцефалический, с гладкой поверхностью полушарий или со слабой степенью гирификации (от «gyrus» — извилина), умеренное развитие обонятельного анализатора, ночной (доминантно-палочковый) тип строения сетчатки (кроме тупай), примитивные тактильные узоры

Стрепсириния: изогнутые ноздри, открывающиеся на голую верхнюю губу (кроме долгопята); наличие осязательных волос (вибрисс) на лице, волосистой покров густой, с подшерстком

Косое положение глазниц, отделенных от височной ямки окологлазничным кольцом, положение слезного отверстия вне глазницы; наличие слуховых капсул, костный наружный слуховой проход отсутствует или слабо развит

Высшие приматы

Дневной образ жизни (кроме ночных обезьян рода мирикин)

Виды локомоции более разнообразны: четвероногое передвижение по ветвям деревьев или по земле; брахиация (от лат. «brachium» — плечо), т.е. перемещение по деревьям с помощью удлинённых рук, приобретающих при этом черты специализации; «суставная ходьба» по земле с опорой на согнутые пальцы рук; круриация (от лат. «cras» — голень) — хождение по ветвям на задних конечностях с помощью рук, цепляющихся за ветви, и др.

Многосамцовое стадо с системой доминирования-подчинения и гибкой иерархией самцов; односамцовая группа; материнская или отцовско-материнская группа; диффузное сообщество. Более разнообразные формы группового поведения, развитая система звуковой, жестовой, мимической коммуникации

Отсутствие выраженной сезонности размножения; как правило, более длительная беременность, более продолжительный период детства

Мозг гирэнцефалический, прогрессивное развитие зрительного, слухового, кинестетического анализаторов, редукция обонятельного анализатора, повышение абсолютного и относительного развития мозга, увеличение числа борозд 2-го порядка, усложнение микроструктуры коры, дневной тип сетчатки (кроме ночных обезьян), цветное стереоскопическое зрение, развитие сложных замкнутых кожных узоров на ладонях и подошвах

Гаплориния: цельные ноздри открываются на обволощённую верхнюю губу; редукция вибрисс, волосистой покров обычно лишен подшерстка; прогрессивная дифференциация мимической мускулатуры, редукция ушных мышц

Фронтальное положение глазниц, отделенных от височной ямки наружной стенкой, редукция лицевого участка слезной кости; слуховые капсулы не раздуты, трубчатый костный наружный слуховой проход (кроме цебоидов)

Низшие приматы

Нижняя челюсть нередко с неокостеневшим подбородочным синхондрозом, имеется отросток в области угла; из шести передних зубов может формироваться «туалетная щетка», моляры 3—4-бугорковые; 38—18 зубов

Обычно имеются: «подъязык», сосудистые «чудесные сети» на конечностях, полные кольца трахеи, печень и легкие многодольчатые, матка двурогая, плацента часто эпителиохориальная, диффузная, неотпадающая (лемуриформы), бластоциста не имплантируется в слизистую матки (прикрепление или простой контакт), нередко более одной пары грудных желез

Высшие приматы

Раннее срастание обеих половин нижней челюсти, редукция углового отростка и округление нижнечелюстного угла; резцы и долотовидные, тенденция к двубугорковости премоляров, верхние моляры 3—4-бугорковые, нижние — 4—5-бугорковые; 36—32 зуба.

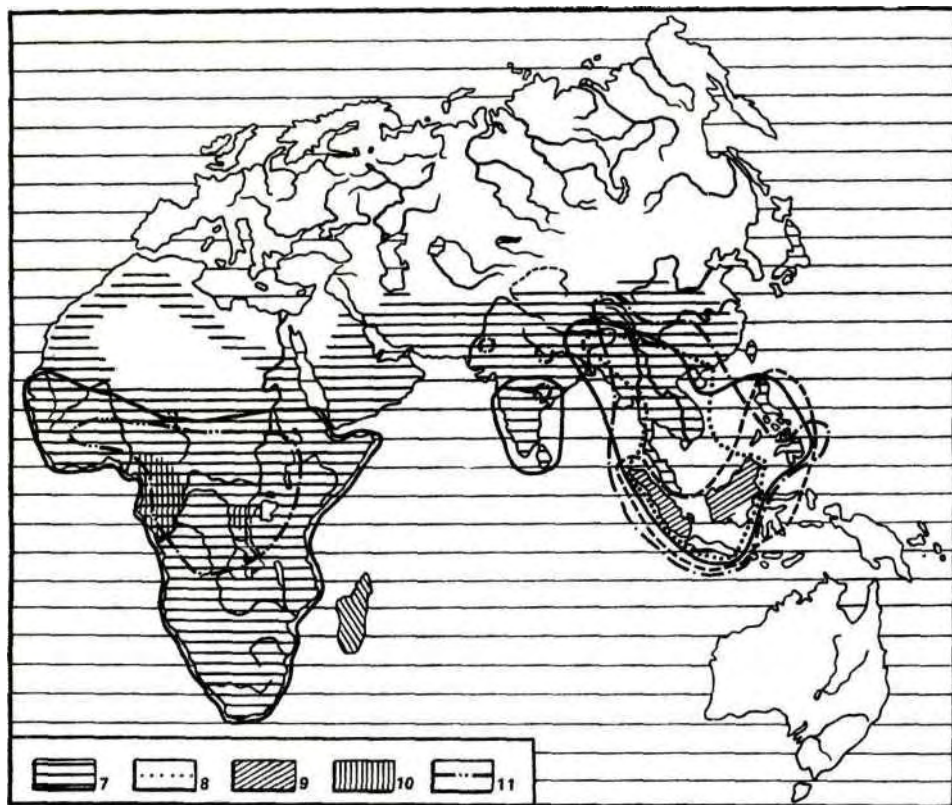
Редукция «подъязыка», «чудесных сетей», кольца трахеи незамкнутые, двенадцатиперстная кишка подковообразной формы, выражен изгиб между ней и тощей кишкой, а также поперечная ободочная кишка, простая матка, плацента гемохориальная, дисковидная, отпадающая, существует имплантация бластоцисты, одна пара грудных желез



Рис. 2. Карта географического распространения современных приматов: 1 — тупайи; 6 — игрунки; 7 — мартышки, макаки, павианы, тонкотелы; 8 — гиббоны; 9 — орангутаны;

Внемадагаскарские лориобразные лемуры (*Lorisidae*) включают пять родов, из которых четыре принадлежат собственно лориевым (подсемейство *Lorinae*): тонкий лори (*Loriss*), толстый лори (*Nycticebus*) из Юго-Восточной Азии (Южная Индия, Шри-Ланка, вплоть до Филиппинских островов), а также потто (*Perodicticus*) и калабарский потто (*Arctocebus*) из Экваториальной Африки, где они сосуществуют, правда в разных ярусах леса, с представителями рода галаго (*Galago*), образующего подсемейство галаговых (*Galaginae*).

Единственный реликтовый род долгопятов (*Tarsius*), входящий в семейство долгопятообразных (*Tarsiidae*), обладает многими чертами специализации и некоторыми прогрессивными особенностями организации, сближающими его с высшими приматами в большей мере, чем других просимий. К первой категории признаков относятся: многочисленные проявления адаптации к ночному образу жизни, прыгающей локомоции, редукция одной пары нижних резцов; ко второй — строение глазниц, тип плаценты, гаплориния, утрата сезонности размножения и др. Эти обитатели джунглей Юго-Восточной Азии представлены тремя видами, из которых наиболее известен долгопят-привидение, или восточный (*T. spectrum*), два других вида долгопятов — западный (*T. bancanus*) и филиппинский (*T. syrichta*).



2 — лемуры Мадагаскара; 3 — лемуры Африки и Азии; 4 — долгопяты; 5 — цебусовые; 10 — гориллы; 11 — шимпанзе

Особняком стоит семейство тупайеобразных (*Tupaiaidae*), которых не все систематики относят к настоящим приматам (рис. 3). Эти примитивные мелкие полуназемные животные из лесов Индостана, Индокитая, Малайского архипелага и других мест имеют признаки сближения одновременно с насекомоядными (хоботными прыгунчиками) и с настоящими просимиями — мадагаскарскими лемурами, к которым их иногда причисляют. Противоположная точка зрения предусматривает значительное повышение таксономического ранга тупай — выделение их в самостоятельный подотряд приматов или даже отряд плацентарных млекопитающих.

Подотряд высших приматов — антропоидов — включает примерно 150 видов. Он распадается на две географически изолированные группы. Из них широконосые (платириновые) обезьяны Центральной и Южной Америки населяют преимущественно тропические леса бассейна Амазонки (Бразилия, Гвиана, а также Боливия, Эквадор, Перу). Все это чисто древесные формы, среди которых немало цепкохвостых. Они образуют единственное надсемейство цебоидов (*Ceboidea*, от греч. «кебос — обезьяна с хвостом»). Насчитывают до 60 видов американских обезьян, составляющих два семейства: когтистых, или игрункообразных (*Callithricidae*), и цепкохвостых, или капуцинообразных (*Cebidae*). К первым причисляют пять родов самых мелких и примитивных представителей современных высших приматов — обитателей Южной Америки к востоку от Анд до Южной Бразилии. Это наиболее известные собственно игрунки, или мармозетки (*Callithrix*), карликовые игрунки (*Cebuella*), имеющие длину тела вместе с хвостом около 35 см, львиные игрунки и тамарины (*Leontocebus*, *Saguinus*), а также род каллимики (*Callimico*), занимающий промежуточное положение между игрунками, которых он напоминает по внешнему виду, и цепкохвостыми, с которыми имеется сходство в строении черепа и зубной формуле.



Рис. 3. Тупайи

Представители семейства цепкохвостых характеризуются более крупными размерами, более сложным поведением; имеются различия и в зубной формуле: два моляра у когтистых и три — у цебусовых обезьян, среди последних многие (в отличие от игрунок) имеют хватательный хвост. К цебидам относятся 11 родов из Центральной и Южной Америки. Два рода — мирикини (*Aotes*) и прыгуны-тити (*Callicebus*) — принадлежат к единственной среди высших приматов группе ночных обезьян (*Aotinae*). К подсемейству саки (*Pitheciinae*) относятся три рода: собственно саки, хиропоты и короткохвосты (*Pithecia*, *Chiropotes*, *Brachyurus*=*Cacajao*). Единственный род ревунов (*Alouatta*) составляет подсемейство ревуновых (*Alouattinae*). Другая группа крупных американских, обезьян принадлежит к подсемейству паукообразных (*Atelinae*). Это: коаты (*Ateles*), имеющие длину тела до 70 см, хвост до 90 см, самки этого рода крупнее самцов; шерстистые обезьяны (*Lagothrix*) и мирики (*Brachyteles*=*Eriodes*). Они распространены от Мексики до Юго-Восточной Бразилии. Очень сложное поведение, развитая система звуковых коммуникаций характеризуют обезьян подсемейства собственно цебусовых (*Cebinae*), в которое входят роды капуцинов (*Cebus*) и саймири (*Saimiri*). Современные американские обезьяны — результат длительной адаптивной радиации, связанной с освоением в основном древесных ниш с сочной растительной пищей; часто наблюдается симпатрия, т. е. сосуществование в различных нишах леса разных видов*.

Узконосые (катарриновые) приматы Старого Света, к которым принадлежит и космополитический вид *H. sapiens*, экологически значительно разнообразнее американских обезьян; среди них встречаются и древесные, и наземные, и полудревесные-полуназемные формы. Эта секция включает около 100 видов. Особая экологическая толерантность свойственна надсемейству мартышкообразных, или низших узконосых обезьян (*Cercopithecoidea*). Некоторые из них продвинулись на север до 35-40° северной широты (японский, китайский и тибетский макаки), а на юг — до 35° южной широты (медвежий павиан — чакма); встречаются в высокогорных (ассамский макак, гималайский тонкотел) и пустынных (павиан бабуин) районах. Среди мартышкообразных выделяют единственное одноименное семейство (*Cercopithecidae*) с двумя подсемействами: собственно мартышковых (*Cercopithecinae*) и тонкотелых (или толстотелых) обезьян (*Presbytinae*=*Semnopithecinae*=*Colobinae*) из Юго-Восточной Азии, Африки и Гибралтара (искусственно поддерживаемая популяция бесхвостых макак-маготов). Наиболее хорошо изучены широко распространенные в Старом Свете мартышковые из родов макак (*Macaca*=*Macacus*), павианов (*Papio*), гелад (*Theropithecus*), мандрилов (*Mandrillus*), мангобеев (*Cercocebus*), собственно мартышек (*Cercopithecus*) и красных мартышек-гусаров (*Erythrocebus*).

Макаки — чаще довольно нейтральные по способу локомоции и образу жизни обитатели Южной и Восточной Азии и островов Малайского

* Таксономия американских обезьян вызывает некоторые разногласия, и число семейств, например, колеблется от одного до трех. Определенные расхождения существуют также на уровне объединения родов в подсемейства.

архипелага (один вид — магот — живет в Северной Африке). По разным классификациям род макак включает от 12 до 19—20 видов. Широко известны виды макака резуса (*M. mulatta*), лапундера (*M. nemestrina*), яванского (*M. irus*), бурого (*M. speciosa*) и др.

Самые наземные из современных антропоидов относятся к родам павианов и других павианообразных — гелада и мандрилов. Они распространены по всей Африке южнее Сахары. К роду павианов принадлежат пять видов. Наиболее известен гамадрил (*P. hamadryas*) из Эфиопии, Судана, Аравии, Сомали; к северу от экваториальных лесов широко распространен анубис (*P. anubis*), в Центральной Африке — бабуин (*P. cynocephalus*), в Южной Африке — чакма (*P. ursinus*), в Западной Африке — гвинейский павиан (*P. papio*). Характерны четкая иерархия и структура стад, развитые мимические, жестовые и звуковые формы коммуникации. К роду мандрилов, состоящему из двух видов, относятся самые крупные из низших обезьян (размеры тела самца до 1 м) с коротким хвостом. Известны гибриды с павианами, с которыми их иногда объединяют в один род. Другая крупная павианообразная обезьяна из Эфиопии — гелада — представлена всего одним видом. Она также очень близка к павианам, в неволе между этими родами получены плодовые гибриды. Биомолекулярными данными обосновывается предложение объединить их в один род.

Самый многочисленный род в отряде приматов — собственно мартышки, встречающиеся по всей Тропической Африке. Один из наиболее обширных ареалов характерен для зеленой мартышки (*Cercopithecus aethiops*), распространенной от Египта до ЮАР. Всего в составе рода насчитывают от 15 до 19 видов, среди которых много древесных форм. Более наземный образ жизни свойствен сравнительно крупным мартышкам-гусарам — обитателям африканской саванны южнее Сахары (Сенегал).

Тонкотелые (толстотелые) обезьяны менее известны. Подсемейство включает шесть родов (24 вида): тонкотелы, или лангуры (*Presbytis* = *Semnopithecus*), ринопитеки (*Rhinopithecus*), носачи (*Nasalis*), симиасы (*Simias*), пигатрикс (*Pygathrix*) — все из Южной и Юго-Восточной Азии, а также африканский род толстотелов (*Colobus*). Это древесные формы со сравнительно рыхлой стадной организацией и слабо выраженной иерархией. Самый крупный представитель группы — тонкотел, или лангур; длина тела достигает 40—80 см, хвоста — 50—110 см. Описаны 14 видов из Индо-Малайской области (Гималаи, Малаккский полуостров, остров Калимантан, Индия, Пакистан и др.). Наиболее известен гануман, или гульман (*P. entellus*) — «священная обезьяна» из Индии, Пакистана, Шри-Ланки. Носатые тонкотелы — симиасы с острова Суматра, ринопитеки из Китая и Вьетнама, носачи с острова Калимантан — характеризуются разной степенью выступления носовой области вплоть до образования хоботообразного носового придатка у старых самцов носачей. Очень своеобразную внешность имеет немейский тонкотел пигатрикс из Индокитая и с острова Хайнань («обезьяна-герцог»). Наконец, род толстотелов с рудиментарным I пальцем кисти и несколько выступающим носом представлен

трия подродами (черно-белые, зеленые и красные колобусы), распространенными по Экваториальной Африке от Сенегала до Эфиопии и к югу до Анголы и Танзании.

Высшее положение в отряде приматов занимает надсемейство гоминоидов (Hominoidea), в которое объединяются человек (семейство Hominidae) и человекообразные обезьяны.

Среди характерных особенностей человекообразных обезьян, отличающих их от мартышкообразных, — отсутствие наружного хвоста, защечных мешков, отсутствие или позднее появление седалищных мозолей, укороченность туловища и очень длинные руки, редкие волосы на теле, выразительная мимика, высокоразвитый мозг, очень сложное поведение. Они образуют семейства малых человекообразных обезьян, или гиббонообразных (Hylobatidae), и крупных человекообразных обезьян (Pongidae) (рис. 4-7). В эту группу входят пять родов современных высших обезьян. Два рода принадлежат к гиббонообразным из лесов Юго-Восточной Азии и с Зондских островов: собственно гиббон (*Hylobates*), включающий шесть видов, и сиаманг (*Symphalangy*), представленный единственным видом с острова Суматра. Для этих обезьян с ослабленным половым диморфизмом характерна моногамная семейная группа во главе с самцом-вожаком. По ряду признаков они занимают промежуточное положение между мартышкообразными и крупными человекообразными обезьянами (густой волосяной покров, небольшие седалищные мозоли, тип мозга и др.).



Рис. 4. Гиббон



Рис. 5. Орангутан



Рис. 6. Шимпанзе

Три рода относятся к семейству понгид. В болотистых лесах Калимантана и Суматры встречаются крупные азиатские понгиды — орангутаны (*Pongo*), они выделяются в один вид с высокой популяционной изменчивостью (*P. pygmaeus*). Характерен четкий половой диморфизм: рост самца достигает 1,5 м, масса тела — до 200 кг.

Иногда калимантанских и суматранских орангов считают двумя разными подвидами — соответственно *P. pygmaeus pygmaeus* и *P. pygmaeus Abelei*.

Африканские понгиды — шимпанзе (*Pan*) и горилла (*Gorilla*) — обитают в тропических лесах и на более открытых ландшафтах Экваториальной Африки. Род шимпанзе состоит из двух основных видов: обыкновенного шимпанзе (*P. troglodytes*) с тремя подвидами (*P. troglodytes verus*, *P. troglodytes troglodytes* и *P. troglodytes schweinfurthii*) и карликового шимпанзе (*P. paniscus*). Они распространены от 14° северной широты до 10° южной широты, к востоку до озер Виктория и Танганьика. Шимпанзе живут стадами из нескольких десятков особей во главе с самцом-вожаком,

который часто сменяется. Рост обыкновенного шимпанзе доходит до 1,5 м, вес — 50-60 кг. Род горилл включает единственный вид (*Gorilla gorilla*) с тремя подвидами из экваториальных лесов Западной и Центральной Африки. Из них западная береговая горилла (*G. gorilla gorilla*) и восточная равнинная горилла (*G. gorilla*) встречаются в бассейне Конго; восточная горная горилла (*G. gorilla beringei*) обитает в вулканических горах Вирунга (Заир). Гориллы — самые крупные из современных приматов, с резко выраженным половым диморфизмом: длина тела самца достигает 1,8-2 м, масса — 200—250 кг. Они живут небольшими стадами во главе с самцом-вожаком. Именно с африканскими понгидами человек обнаруживает наибольшую степень близости по данным сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии, кардиологии, цитологии, этологии и особенно биохимии, молекулярной биологии и иммунологии. Молекулярными систематиками высказывалось даже предложение об объединении африканских понгид и человека в подсемейство гоминин, тогда как оранги составили бы подсемейство понгин; оба эти подсемейства включаются в семейство гоминид (Groves, 1986, и др.).



Рис. 7. Горилла

§ 2. ЧЕЛОВЕК КАК ПРИМАТ. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ОЧЕЛОВЕЧЕНИЯ

Человек — высшая ступень эволюционного развития на Земле, общественное существо, отличительной чертой которого является сознание, сформировавшееся на основе общественно-трудовой деятельности. В то же время как зоологический вид *H. sapiens* не занимает какого-либо обособленного положения в филогенетической системе. Многие характерные черты его биологической организации представляют собой как бы завершение эволюционных тенденций, свойственных отряду приматов в целом. К их числу следует отнести в первую очередь высокое развитие мозга и интеллекта. Структурная энцефализация, или церебрализация (от греч. «*encephalon*» или лат. «*cerebrum*» — головной мозг), т.е. увеличение массы мозга относительно массы тела, является типичной особенностью многих групп высших позвоночных. Особенно выражены черты прогрессивной церебрализации в ряду приматов, у которых наиболее отчетливы эволюционные преобразования новой коры — неокортекса; происходит нарастание удельного веса филогенетически новейших территорий неокортекса в области нижней теменной, лобной и височной долей. У приматов развились и такие новые качества интеграции, как объемно-пространственно-оптическое восприятие и синтез восприятия свойств и

пространственных соотношений объектов, которые также являются одной из предпосылок гоминизации.

Структурные гомологи тех полей мозга, с которыми связаны высшие психические функции человека (развитие концептуального мышления, членораздельной речи, трудовых действий), имеются и у других высших приматов, прежде всего у шимпанзе. Но именно у человека все эти преобразования, резко повысившие резервные возможности мозга, достигли наибольшей выраженности, например: ускорение развития филогенетически новых полей, увеличение общего количества нейронов при меньшей плотности их расположения, значительное повышение степени ветвления дендритов и «вертикальной упорядоченности» различных полей неокортекса, усложнение структуры и многообразия синаптических образований и т.д.

Даже такое специфически человеческое свойство, как социальность, тоже не возникло на голом месте: оно имеет свои биологические предпосылки в исключительно высоком уровне развития высшей нервной деятельности понгид, их гибком и сложном ориентировочно-исследовательском поведении, способности к быстрой смене реакций и перестройке стереотипов, манипуляторной (от лат. *«manus»* — кисть) активности применительно к разнообразным предметам окружающей среды, возрастающей способности к обучению, индивидуализации поведения и усложнению межиндивидуальных и групповых внутривидовых связей. Предметная деятельность обезьян, неточно называемая иногда «орудийной», — это способность использовать разнообразные природные или предложенные экспериментатором предметы в качестве коннекторов — посредников для решения конкретных задач.

Многочисленные этологические наблюдения в природных и экспериментальных условиях показали, что шимпанзе достаточно широко используют такие природные предметы, как палки, веточки, корни деревьев, даже камни, для «потребительских» целей — сбора термитов и муравьев, раскалывания орехов, при обследовании различных предметов, угрозе, нападении и т. д. Отмечалось, что при использовании камня удар наносился не ребром руки, а плашмя, корни деревьев могли играть роль «наковален». Иногда такие «орудия» даже хранятся обезьянами в особых местах. Очень много новых данных было получено при изучении поведения шимпанзе в научно-исследовательском центре Гомбе-Стрим на восточном берегу оз. Танганьика в Танзании (Дж. Лавик ван Гудолл) и в полевых наблюдениях за группой молодых шимпанзе в Псковской обл. (Институт физиологии им. И. И. Павлова АН СССР). Допускают, что шимпанзе обладают способностью к анализу связей между предметами, следовой образной памятью, возможно, элементами отвлеченного мышления в конкретной ситуации (например, выбор предмета по образцу, предъявленному экспериментатором), у них отмечены кооперативные действия (нападение, защита, помощь и взаимопомощь), изредка наблюдался довольно высокий уровень организации охоты.

Шимпанзе и горилла обладают способностями к научению сложным коммуникационным системам, искусственным «языкам» разного рода: например, их удалось обучить системе жестов американского «языка для

глухонемых», использованию пластмассовых «символов» при составлении фраз. Однако все эти элементарные формы обобщения возникают у обезьян вне связи с речевой функцией; звуки человекообразных обезьян выражают преимущественно эмоции. Хорошо развиты у шимпанзе способность наблюдения и подражание, новые приемы обращения с различными предметами довольно быстро перенимаются другими обезьянами и становятся чертой группового поведения. Иногда для обозначения передачи от поколения к поколению новых привычек, приемов, «традиций» и т. д. используют термин «предкультурное поведение». Примеры такого рода известны не только для человекообразных обезьян. Описан, в частности, случай в стаде японских макак, когда одна из самок стала ополаскивать в воде бататы, прежде чем их съесть, и этот прием довольно быстро распространился среди других особей. Элементы общественного поведения обезьян были одной из слагаемых биологических предпосылок человечения. Уже у обезьян стадность, как известно, обуславливает некоторую «буферность» по отношению к среде, защиту от хищников, повышает конкурентную способность, выживаемость детенышей, обеспечивает передачу определенных навыков, способствует удлинению жизни и большей стабильности популяций, стимулирует проникновение в новые экологические ниши.

Основой формирования уникальной верхней конечности человека явилась пятипалая хватательная кисть приматов. Главной эволюционной тенденцией на пути развития человеческой руки было расширение функции малоспециализированной конечности приматных предков. В ряду приматов наблюдается постепенное уменьшение опорной функции передних конечностей и развитие противопоставления I луча кисти. Эта способность большого пальца поворачиваться таким образом, чтобы его ладонная поверхность была обращена к ладонной поверхности других пальцев, достигла у человека своего максимального выражения. Видимо, только у сапиенса в полной мере развился «точный» («прецизионный») зажим, при котором концы всех пальцев могут сходиться в одной точке, что является необходимым условием для точных манипуляций с объектами.

Одной из биологических предпосылок развития специфически человеческого типа локомоции — прямохождения — была свойственная большинству приматов способность сидеть, прыгать или висеть, поддерживая тело в более или менее выпрямленном положении. В ряду приматов прослеживается и тенденция к укреплению крестцово-подвздошных сочленений, уменьшению числа докрестцовых позвонков (от 26-30 у низших приматов и обезьян до 23-25 у гоминоидов) и увеличению числа крестцовых сегментов (соответственно, от 3-4 до 5-7). В целом по строению всех отделов скелета, включая и череп, человек снова в наибольшей степени сближается с африканскими понгидами. Это сходство проявляется даже в некоторых признаках внутренней структуры костей, в частности в степени остеонизации бедра.

Типичная эволюционная тенденция в ряду приматов, достигшая наибольшего развития у человека, касается и преобразования репродуктивной функции и онтогенеза: укорочение полового цикла, удлинение периода беременности, отсрочка полового созревания, выделение «переходного»

климактерического периода и увеличение длительности жизни. Продолжительность полового цикла изменяется от 44 дней у низших приматов (галаго) до 32,3-32,5 дней у павиана гамадрила и макака резуса, 29,7 дней — у гиббона, 28,5 дней — у шимпанзе и 27—29 дней — у человека; напротив, продолжительность беременности возрастает от 2—5 мес у просимий, 5—6 мес — у церкопитекоидов до 8 мес — у шимпанзе. У шимпанзе первая беременность наступает обычно на 10-м году жизни, кормление детеныша может занимать 2-3 года, а около матери он держится до 6—8 лет. Несомненно, что удлинение детства в онтогенезе высококоразвитых понгид имело существенное значение для формирования адекватного поведения в сложно организованных сообществах и явилось важной биологической предпосылкой очеловечения в период освоения предками человека социальной программы. Детство рассматривается даже как «специфическая эволюционная ниша», дающая начало эволюции высших мыслительных процессов.

Узконосые обезьяны, особенно высшие, обладают весьма сходными по структуре с человеческими половыми циклами, развившимися у приматов из эстральных («эструс» — течка) циклов их насекомоядных предков. Циклы узконосых обезьян (шимпанзе, гиббона, павиана, макака) могут служить естественной экспериментальной моделью цикла человека. Для них типичны такие черты, как менструальное кровотечение, считавшееся ранее специфической особенностью человека, три возможных «пики» секреции женских половых гормонов на протяжении цикла с максимумом обычно в его середине; неоднократно отмечалось большое сходство человека и обезьян в проявлениях так называемых «экстрагенитальных циклов», т.е. волнообразных колебаний в связи с циклом многих физиологических, биохимических и даже некоторых морфологических признаков.

Утрата сезонности размножения и приобретение полицикличности, освобождение высших приматов от власти «половой доминанты» связаны с повышением энергетического потенциала как основы формирования общественных форм существования. Известно, что человек в течение своей «взрослой» жизни потребляет значительно больше энергии на единицу массы тела, чем другие млекопитающие: его энергетический фонд выше примерно в четыре раза.

Очень велико сходство человека и африканских понгид и по молекулярным, биохимическим, иммунологическим параметрам (рис. 8). Многочисленные биохимические, электрофоретические и иммунологические данные по различным тканевым и сывороточным белкам подтвердили основную схему генеалогических взаимоотношений в пределах отряда приматов, подчеркнув особую близость человека и шимпанзе. Так, была установлена гомология человека и шимпанзе по многим системам биохимического полиморфизма: группам крови *ABO*, *MN*, *Rh—Hr* др., ферментам (например, изоамилазе, плацентарной щелочной фосфатазе); идентичность минорного компонента гемоглобина (*HbA₂*), аминокислотных последовательностей белков и др. макромолекул (гемоглобин, цитохром «с», фибринопептиды); определен исключительно высокий процент

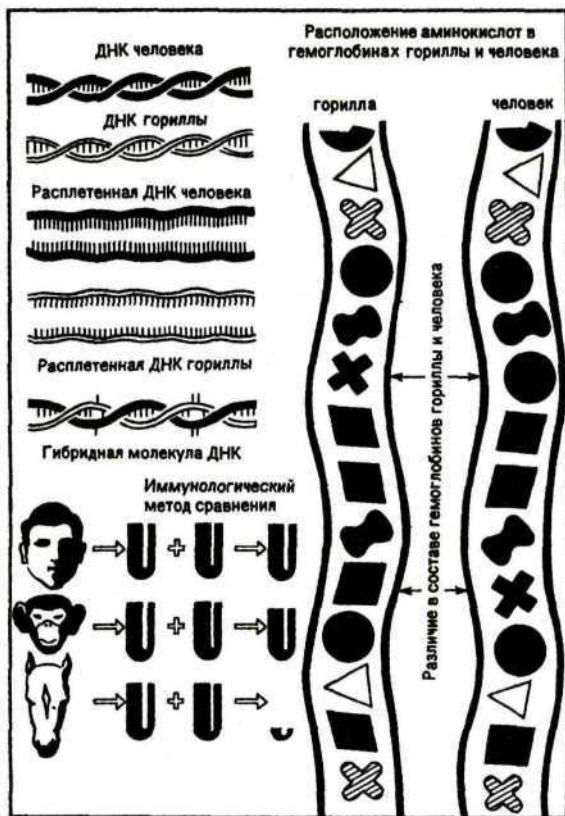


Рис. 8. Биомолекулярное сходство человека и африканских понгид

(90—95%) гомологичных локусов ДНК, показано наибольшее сходство человека и шимпанзе по генам главного комплекса гистосовместимости, идентичность морфологии ряда аутосом и т.д. В целом по данным молекулярной систематики африканские понгиды более сходны с человеком, чем с азиатской человекообразной обезьяной — орангутаном; последний же, как и гиббон, значительно ближе к человеку и африканским понгидам, чем к низшим узконосым обезьянам. Следует, впрочем, заметить, что по сопоставимым локусам (электрофоретическим маркерам) сходство человека и шимпанзе существенно меньше, чем, например, между макаком и мартышкой (Тетушкин, 1984).

Таким образом, сходство человека с другими приматами, прежде всего понгидами, констатируется на любом уровне биологической организации. Развитие основных систем очеловечения — прямохождения и прямохождения, системы мозг—рука, общественной организации и «предуродийной» предметной деятельности — в большей или меньшей степени заложено в типе приматной организации вообще, и в этом смысле человека иногда называют «типичным приматом». В комплексе эти особенности гоминоидов можно рассматривать в качестве биологических предпосылок очеловечения. Одновременно это и система аргументов в пользу симиальной гипотезы происхождения человека.

Мысль о большом сходстве человека и обезьян была не чужда еще ученым древности, начиная с Аристотеля; она содержится и в сочинениях римского анатома и врача II в. н.э. К. Галена, широко использовавшего обезьян (магота, павиана) в анатомических исследованиях. На рубеже XVIII—XIX вв. высказывались предположения о происхождении человека от человекообразных обезьян (Дж. Монбоддо, Дж. Доорник); особенно большое значение имели труды Ж. Ламарка, допускавшего возможность происхождения человека от древней человекообразной обезьяны, которая перешла к новому образу жизни в связи с изменениями окружающей обстановки. Однако честь всестороннего и убедительного обоснования симиальной теории антропогенеза, т.е. происхождения человека от высокообразованной ископаемой обезьяны, принадлежит Ч. Дарвину. В своей книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) Дарвин собрал огромное число доказательств животного происхождения человека из различных областей современной ему науки: сравнительной анатомии и физиологии, эмбриологии, патологии и паразитологии, отчасти геологии, археологии и палеонтологии; большое значение он придавал общности эмоций и способов их выражения у человека и обезьян, посвятив этому вопросу специальное сочинение «Выражение эмоций у человека и животных» (1872).

Мы видели, что современная наука значительно расширила аргументацию симиальной теории, оснастив ее многими новыми фактами из области молекулярной антропологии, иммунологии, сравнительной биохимии, кариологии и этологии.

Основное заключение Дарвина — о происхождении человека от древней человекообразной обезьяны — и распространение на ранние этапы эволюции предков человека принципа естественного отбора имеют непреходящее значение и для современной теории антропогенеза. Наряду с естественным отбором Дарвин допускал возможность и других путей приобретения некоторых свойственных человеку особенностей, в том числе половой отбор и усиленное упражнение. В эпоху перехода предков человека от четвероногости к двуногости естественный отбор «... вероятно получил значительное содействие со стороны унаследованного действия употребления или неупотребления различных частей тела» (Ч. Дарвин). Если какие-то действия, приведшие к изменению, например, костно-мышечного аппарата, полезны, то особи, обладающие этими признаками, будут иметь преимущество перед остальными и выживать в большем числе. Этот принцип распространяется и на эволюцию мозга, которая могла стимулироваться постоянным употреблением речи.

Как известно, параллелизм наследственных и ненаследственных изменений в филоонтогенезе и возможность «стабилизации» адаптивных модификаций в рамках дарвиновских факторов эволюции интерпретировались И. И. Шмальгаузен (1969). Согласно его концепции, «кажущаяся» фиксация происходила через механизм стабилизирующего отбора путем замены внешних факторов внутренними или же связывалась с приобретением новой наследственной основы. По представлениям некоторых

ученых упражнение—неупражнение может изменять режим работы гена, включение которого требует определенного биохимического фона и зависит и от внешних условий. Таким образом, предполагается возможность введения в генотипическую память воздействий, модифицирующих режим работы гена. Тем самым допускается направленная изменчивость, прежде всего митохондриальной ДНК как более чувствительной, чем ядерная, к внешним воздействиям и, как следствие, направленность эволюции, не связанная с отбором (Красилов, 1986). Этот автор приводит пример с увеличением РНК в нейронах крыс, помещенных в обогащенную среду, которая стимулирует исследовательское поведение.

Дарвиновская теория естественного отбора почти не затронула проблему сущности человека и социальных аспектов его происхождения. Хотя Дарвин и пытался привлечь некоторые социальные моменты в своем объяснении происхождения человека, как, например, роль общественных привычек в формировании нравственных принципов, он недооценивал ведущие качественные различия человека и животных в сфере психических функций и был весьма далек от концепции антропосоциогенеза и признания решающей роли труда, социальных факторов в возникновении человека.

Глубокое своеобразие человеческой линии эволюции, качественное отличие человека от животных, в том числе и от наиболее близких к нему африканских понгид, заключается прежде всего в социальной сущности человека, обеспечившей ему и экологическое превосходство над всеми живыми существами, и способность заселить практически все регионы земного шара, и даже преобразовать саму биосферу. Специфика биологической организации человека состоит в социальной опосредованности развития основных систем очеловечения.

В табл. 2 суммированы некоторые черты различия биологической организации человека и понгид, затрагивающие преимущественно структурно-морфологические системы гоминизации: комплекс прямохождения, руку и мозг. Морфологические различия (как и поведенческие) между человеком и африканскими понгидами в целом более отчетливы, чем специфика биомолекулярных показателей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Природа человека, воплощающая в себе единство его биологической, социальной и духовной сторон, является предметом комплексного исследования на стыке естественных и гуманитарных наук. Антропология занимает пограничное положение между этими сферами: изучая человека в качестве элемента живой природы и биологического вида, она, вместе с тем, рассматривает его и как весьма специфический объект естественнонаучного исследования. В биологических процессах эволюционного и индивидуального развития человека одновременно происходит и его социализация с возрастанием роли социального фактора при переходе к верхним уровням биологической организации (мозг, психика), т.е. человек предстает как целостный биосоциальный феномен. В то же время как зоологический вид *Homo sapiens* не занимает сколько-нибудь обособленного

Сравнительная характеристика человека и понгид

Человек	Понгиды
Указатель соотношения длин верхней и нижней конечностей (интермембральный индекс) всегда значительно ниже 100	Интермембральный указатель выше 100
S-образная форма позвоночника, отчетливый поясничный изгиб	S-образная форма и поясничный изгиб не выражены
Короткие, наклоненные остистые отростки шейных позвонков с раздвоенными концами	Длинные горизонтальные остистые отростки без бифуркации
Сочленовная впадина лопатки обращена наружу, лопаточная ость почти перпендикулярна оси позвоночника	Косое положение сочленовной впадины и лопаточной ости
Уплощенная в сагитальном направлении грудная клетка, 12 пар ребер	Уплощенная в поперечном направлении грудная клетка; 13 пар ребер (кроме орангутана)
Широкий, низкий таз с крупной вертлужной впадиной, обе передние подздошные ости и большая седалищная вырезка четко обозначены	Узкий, высокий таз, вертлужная впадина невелика, края тазовой кости сглажены
Сводчатая стопа с удлиненной предплюсной и укороченными II–V пальцами; I палец не противопоставляется остальным, обычно он самый мощный	Уплощенная стопа с укороченной предплюсной и удлиненными пальцами; I палец противопоставляется остальным, самый длинный палец — III
Полное противопоставление I луча кисти, сопровождающееся его усилением и прогрессивной дифференциацией собственных мышц I пальца	Противопоставление I луча кисти ограничено
Слабое развитие лицевого отдела черепа, сравнительно с мозговым, ослабление рельефа, редукция челюстного аппарата, отсутствие диастем в зубном ряду, имеющем параболическую форму, двубугорковый первый нижний премоляр (<i>pm</i>), наличие подбородочного выступа	Сильное развитие лицевого отдела черепа, наружного рельефа, челюстного аппарата, клыков, наличие диастем, U-образные зубные ряды, однобугорковый (секториальный) <i>pm</i> , отсутствие выступающего подбородка
Абсолютно и относительно крупный головной мозг: в среднем 1300–1400 см ³ (индивидуально до 2012 см ³)	Объем головного мозга: в среднем 300–500 см ³ (индивидуально до 752 см ³)
Показатель развития новой коры: 156	Показатель развития новой коры: 60 (шимпанзе)
Площадь нижней теменной области (в % от общей поверхности полушарий); 8,7%	Относительная поверхность нижней теменной области: 3,3%
Имеется особый голосовой мускул гортани	Голосовой мускул не обособлен
Редукция волосяного покрова на теле	Волосяной покров на теле имеется
Вторая сигнальная система, концептуальное мышление, членораздельная речь	Отсутствуют

положения в современных классификациях животного мира, строящихся по биологическим критериям. Вид *H. sapiens*, являющийся единственным современным представителем семейства гоминид, вместе с семействами малых и крупных человекообразных обезьян (гилобатид и понгид) входит (последовательно) в надсемейство гоминоидов, секцию узконосых, подотряд антропоидов, отряд приматов.

Следовательно, ранг различий между человеком и человекообразными обезьянами соответствует уровню семейства, хотя есть и попытки снизить его до родового, главным образом по биомолекулярному сходству человека и африканских понгид (шимпанзе и гориллы). Предлагается отнести человекообразных обезьян Африки к семейству гоминид или даже — к подсемейству гоминин — собственно «человечьих». Такая крайняя объединительская позиция в наибольшей мере согласуется с концепцией биоцентризма, возникшей в свое время как реакция на антропоцентризм, чрезмерно акцентирующий уникальность человека, с которым связывают безжалостную эксплуатацию природы. Проявлением крайнего антропоцентризма в систематике можно считать выделение вида *H. sapiens* в особый отряд, класс или даже «царство человека» — *Regnum hominis* (или *Psychozoa*).

Сравнение человека с другими приматами, прежде всего с африканскими понгидами, позволяет констатировать сходство на любом уровне биологической организации — от биомолекулярного до развития мозга и интеллекта, что выражается, например, в наличии у африканских понгид элементов «предрудийной» и «предкультурной» деятельности и способности к формированию «предпонятий» («довербального языка»). В совокупности эти прогрессивные тенденции являются биологическими предпосылками очеловечения (гоминизации); они сближают человека с другими гоминоидами и существенно дополняют аргументацию в пользу разработанной Ч. Дарвином симиальной теории антропогенеза, т.е. происхождения предков человека от древней человекообразной обезьяны.

В то же время своеобразие человеческой линии эволюции и качественное отличие человека от животных, в том числе и от наиболее близких к нему африканских понгид, определяется, прежде всего, происходящей в рамках общеэволюционного процесса социализацией, обеспечившей *H. sapiens* экологическое превосходство над другими видами и способность преобразовать саму биосферу. Можно сказать, что, не будучи уникальным как биологический вид, человек представляет собой уникальное биосоциальное явление и занимает уникальную и четко обособленную адаптивную зону. Широкое расселение человечества по Земному шару и все возрастающее влияние антропогенного фактора на природу нарушило экологическое равновесие, но одновременно способствовало исключительному разнообразию биологической организации человека в рамках его видового комплекса, что сделало *H. sapiens* самым полиморфным видом на Земле. Высокая внутривидовая изменчивость повысила жизнестойкость человека, хотя природа не наделила его механизмами длительного самосохранения.

Глава 2

ЖИВОТНЫЕ ПРЕДКИ ЧЕЛОВЕКА. ВЫДЕЛЕНИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСКОЙ ЛИНИИ ЭВОЛЮЦИИ

Основной источник реконструкции филогенеза приматов и гоминид — многочисленные, но большей частью довольно фрагментарные палеонтологические и палеоантропологические материалы. За последнее столетие они значительно пополнились: количество открытых за этот период новых родов ископаемых приматов больше, чем за все предшествующее время. Конечно, следует иметь в виду, что палеонтологические таксоны далеко не адекватны неонтологическим и нередко носят формальный характер, так как, выделяя новый вид или род, исследователь руководствуется подчас довольно приблизительными представлениями о возможном размахе индивидуальной, половой или возрастной изменчивости в пределах этих таксонов. Довольно спорны и применимость масштаба внутригрупповой изменчивости современных родственных таксонов для ее оценки у хронологически весьма удаленных от современности форм, и сам выбор этого масштаба, поскольку он может существенно различаться у разных видов и родов. Вообще большинство палеонтологических родов не представляют настоящие филогенетические ветви: это лишь более или менее удачно подобранные сравнительно-анатомические ряды форм (Симпсон).

По этим причинам в палеонтологии нередко приходится пересматривать и даже повторно изучать и классифицировать имеющиеся материалы. Такая объективно существующая необходимость в полной мере ощущается в палеонтологии приматов, которая за последние несколько десятков лет значительно трансформировалась на пути перехода к популяционному мышлению.

Особое значение при филогенетических реконструкциях имеет датирование скелетных остатков. В эволюционной антропологии используются как косвенные, так и прямые методы датирования. Из числа таких методов преимущественно употребляются:

классический геохронологический метод: датировки как таковые отсутствуют, определяется лишь последовательность геологических событий на основе известной скорости некоторых процессов — шкала геологического времени, подразделяющаяся на эры, периоды и эпохи;

гляциологический метод используется применительно к четвертичному периоду: в средних широтах имеет значение чередование периодов оледенений (гляциалов) и межледниковий (интергляциалов), в низких широтах — чередование дождливых (плювиалы) и сухих (ариды) периодов, но соответствие этих климатических сдвигов периодам оледенений и межледниковий в северных районах нельзя считать достоверно установленным;

биостратиграфический (палеонтологический) метод основан на процессе эволюции органического мира.

Важнейшее значение для антропогенеза имеет археологический метод, применение которого ограничено преимущественно четвертичным периодом.

Прямые методы абсолютного датирования, основанные на скорости радиоактивного распада элементов, содержащихся в породах и органических остатках, стали развиваться с начала 50-х годов. Радиоактивные элементы имеют тенденцию самопроизвольно распадаться на другие элементы, причем этот процесс происходит с постоянной скоростью. Последняя измеряется периодом полураспада, т. е. временем, необходимым для превращения

половины атомов одного радиоактивного элемента в другой. При датировании периодов и эпох кайнозойской эры использованы калий-аргоновые часы (К/Аг): этот метод применим к анализу калийсодержащих вулканических пород и позволяет оценивать возраст примерно от 1 млн лет и старше. Ныне сфера его применения расширяется. Другой радиометрический метод — радиоуглеродный — основан на определении содержания радиоактивного изотопа ^{14}C в углеводе ископаемых органических остатков; он может использоваться для поздних этапов эволюции человека — оптимально от 30 000—40 000 лет и менее, модификация этого метода (масс-спектрографический анализ) позволяет датировать и более древние образцы—до 100000 лет.

Таким образом, очень ответственный среднеплейстоценовый период эволюции человека оказывается пока вне сферы приложения обоих основных радиоизотопных методов. Для датирования находок этого времени применяются урановый, термолюминесцентный и близкий к нему метод электронного парамагнитного резонанса.

Термолюминесцентный метод использует способность некоторых минералов к свечению при нагревании от 100 до 400 °С, что в значительной степени связано с их радиоактивным облучением в природных условиях и дает возможность приблизительного определения дозы полученной радиации и, следовательно, продолжительности его активации. Широко известен также палеомагнитный метод, основанный на свойстве горных пород приобретать остаточную намагниченность по направлению геомагнитного поля, существовавшему в момент образования породы. Он привязывается к калий-аргоновой шкале и охватывает весь антропоген.

§ 1. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПРИМАТОВ

Во второй половине мела происходила значительная перестройка континентальной мезозойской биоты. С этими процессами связано и происхождение отряда приматов, который выделился в конце мелового периода. Эволюция приматов протекала на протяжении кайнозойской эры. В настоящее время определены примерные границы основных периодов и эпох кайнозоя в абсолютных астрономических единицах (табл. 3). Однако методы абсолютного датирования все же не настолько точны, чтобы исключить некоторые имеющиеся расхождения: есть и принципиальные разногласия в определении границ между эпохами. Поэтому рядом с датами приведенной ниже международной геохронологической шкалы кайнозоя указываются в скобках и существующие варианты.

Происхождение приматов обычно связывают с древнейшими насекомоядными млекопитающими, сходными с современными тупайями — обитателями Индо-Малайской области, напоминающими по способу передвижения белок (малайское слово «*tupai*» и означает «похожий на

Таблица 3

Международная шкала подразделений кайнозоя по Дж. Симпсону, 1983

Эра	Период		Эпоха	Приблизительный возраст, млн лет
Кайнозойская	четвертичный	антропоген	голоцен (современная) плейстоцен	0,01 2 (0,75-3,5/4)
		третичный	неоген	плиоцен миоцен
	палеоген		олигоцен эоцен палеоцен	37 (36-38) 55 (52-58) 65 (62-69)

белку»). Вероятно, предками первых настоящих приматов были мелкие тупайеобразные формы, жители тропических лесов верхнемелового периода. Основные эволюционные преобразования заключались в прогрессивном развитии мозга, зрительного и кинестетического (осознательно) анализаторов, повышении хватательной функции кисти-стопы, что сопровождалось перестройкой области глазниц, усложнением тактильного ладонного и подошвенного рельефа, заменой когтей ногтями, а также в переходе от чистой насекомоядности к насекомоядно-растительноядному и преимущественно растительноядному питанию, в уменьшении числа зубов и т.д.

Эти филогенетические тенденции реконструируются не только по сравнительно-анатомическим, но и по палеонтологическим материалам. Известна олигоценовая тупайя анагале из Гобийской пустыни (МНР) с очень примитивной зубной формулой, но ногтями (а не когтями) на стопе, в отличие от кисти. Конечно, это одна из параллельных и незавершенных поздних филогенетических линий, но морфология самой находки прямо указывает на реальное существование подобного пути перестройки скелета. Зубная формула анагале:

$\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, т.е. по 3 резца, 1 клыку, 4 премоляра и 3 моляра в каждой половине

верхней и нижней челюсти, всего 44 зуба. Обычная формула современных просимий: $\frac{2.1.3.3}{2.1.3.3}$

(лемуриформы); у тупайеобразных число нижних резцов увеличено, а у долгопятообраз-

ных — уменьшено на одну пару; зубная формула цебоидов: $\frac{2.1.3.3(2)}{2.1.3.3(2)}$, тогда как у всех

узконосых приматов, включая и человека, она имеет вид $\frac{2.1.2.3}{2.1.2.3}$.

Первые просимии появились на заре кайнозоя, в палеоцене, или даже еще раньше (рис. 9). Многие специалисты видят прототип древнейшего предка приматов в представителях верхнемелового и палеоценового рода пургаториусов (*Purgatorius*), известного из отложений свиты Ланс и Пургатори (Монтана, США). У этих миниатюрных животных уже происходила специализация к растительноядности. Зубная

формула $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ являлась исходной для всех приматов (и плацентарных

млекопитающих в целом).

Уже в раннем палеоцене произошла первичная радиация приматов с формированием близких к пургаториусу преимущественно растительноядных наземных плезиадаписовых (*Plesiadapiformes*), которые изо всех млекопитающих эоцена наиболее сходны по морфологии зубного аппарата с просимиями (рис. 10). У большей части этих предшественников эуприматов*, напоминавших по строению черепа и скелета грызунов, зубная формула уже такая же, как у лемуриформов. Современные тупайи, возможно, являются их потомками, и в некоторых таксономических схемах объединяются с плезиадаписовыми в особый подотряд пресимий (*Prasimii*), как, например, в схеме Ф. Гингрича.

* Т.е. «настоящих приматов»

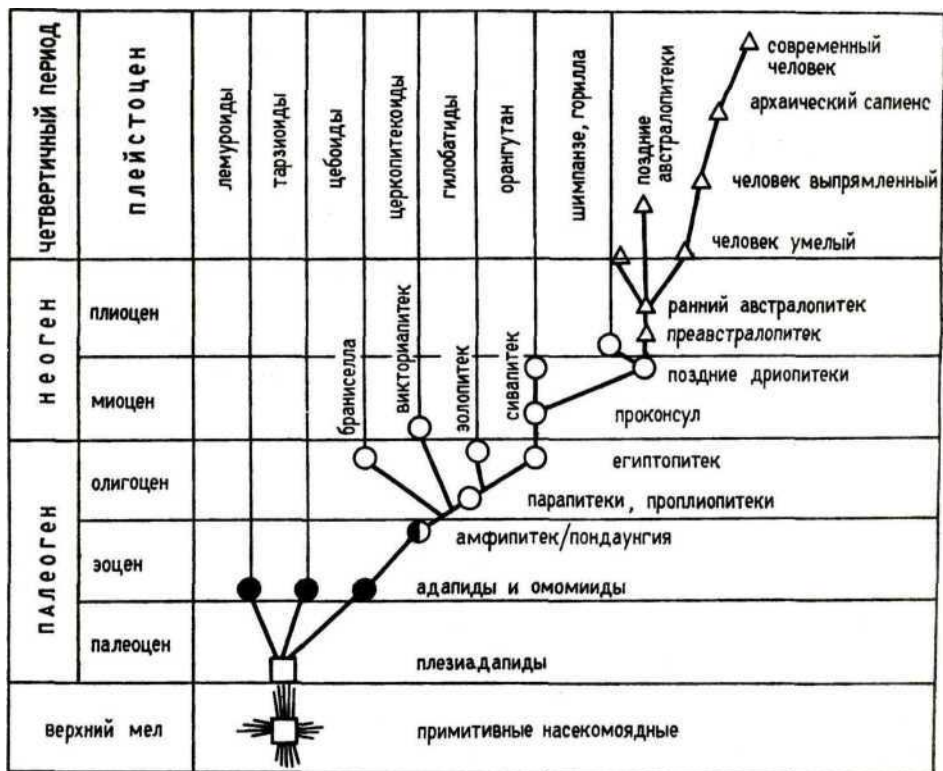


Рис. 9. Схема эволюции приматов

Вторая крупная радиация приматов относится к самому началу эоцена и связана с появлением в Европе и Северной Америке древнейших эуприматов, относящихся к родам тейярдина (*Teilhardina*) и кантиус (*Cantius*), который был примитивным древесным лемуридом. Полагают, что они представляли монофилетическую группу и являлись пришельцами из Азии (или Африки), хотя истинная прародина тарзиоидов и лемуридов пока неизвестна. Во всяком случае древнейший из известных ныне эуприматов Азии относится к среднему палеоцену, а Африки — даже к раннему эоцену. На протяжении эоцена просимии достигли наибольшего расцвета и широко расселились по Северной Америке, Европе, Азии и Африке. Обычно среди них выделяют две основные группы: адапид (*Adapidae*), которых считают вероятными предками современных лемуриформов, и омомиид (*Omomidae*) — предков тарзиоформов. У наиболее древних их представителей зубная формула $\frac{2.1.4.3}{2.1.4.3}$; у более поздних омомиид уже по три премоляра и редуцирована пара нижних резцов, как у современного долгопята.

Третья основная радиация приматов на рубеже эоцена и олигоцена привела к появлению древнейших высших приматов-антропоидов. К концу эоцена большая часть линий раннетретичных полуобезьян уже вымирает. Скорее всего это произошло из-за изменившейся экологической обстановки (похолодания) и конкуренции со стороны грызунов или

появившихся к тому времени высших приматов. Показательно, что наиболее представительная группа современных просимий — это лемуры Мадагаскара, где никогда не было обезьян.

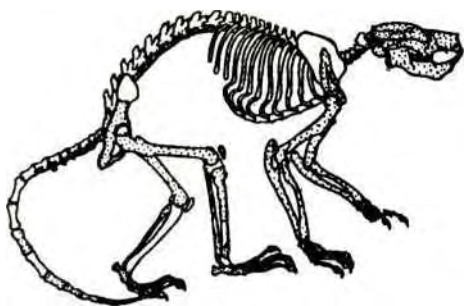


Рис. 10. Плезиадапис

В конце нижнего эоцена произошел обмен фаунами между Азией и Северной Америкой и окончательно прервалась сухопутная связь Европы и Северной Америки. Следствием этих процессов были значительные изменения фауны.

В позднем эоцене, видимо, появились высшие приматы, развившиеся из лемуroidных либо тарзиoidных предков. Более традиционной является тарзиoidная гипотеза, соглас-

но которой реконструируется линия: плезиадапиды -> омомииды -> антропоиды. Наряду с ней в последнее время некоторыми палеонтологами (Ф. Гингрич) обосновывается точка зрения о происхождении высших приматов от раннетретичных лемуroidов — адапид, сходных с современными мадагаскарскими лемурами («адапидная гипотеза»).

Древнейшие антропоиды известны по фрагментам верхних и нижних челюстей из позднеэоценовых отложений свиты Пондаун (*Pondaung Hills*) в северо-западной части Центральной Бирмы. Это роды амфипитек (*Amphipithecus*) и пондаунгия (*Pondaungia*), древность которых не менее 40 млн лет. Они сочетают признаки просимий и обезьян в строении челюстного аппарата, причем сходство проявляется с наиболее древними адапидами и омомиидами (вроде раннеэоценового пеликодуса).

Сейчас появилось много новых данных в пользу единого (монофилетического) происхождения обезьян Нового и Старого Света, хотя остается открытым вопрос, был ли их общий предок — «протоантропоид» — полуобезьяной или уже примитивной обезьяной. Существует несколько гипотез о проникновении в эоцене древнейших обезьян в Южную Америку, из которых наиболее вероятной представляется гипотеза «западного пути». В этом случае предполагается заселение Южной Америки примитивными обезьянами из Африки через Южную Атлантику, что находится, в общем, в соответствии с данными изучения тектоники литосферных плит. Допускается, что на рубеже эоцена и олигоцена в Южной Атлантике существовала цепь островов, соединявших Южную Америку с Африкой и проходивших от Южной Африки к Фолклендскому плато; могла быть и цепь вулканических островов вдоль Среднего Атлантического хребта, также служившая путем миграции для приматов и грызунов. «Восточный путь» заселения Южной Америки приматами выводит их из Азии через Берингию и Северную Америку и далее — район Панамского перешейка либо Антильских островов и Никарагуанский шельф.

Есть и точка зрения об автохтонном развитии американских обезьян из североамериканских просимий; однако и в этом случае монофилия (например, на уровне рода) не может быть полностью исключена, так

как раннетретичная фауна приматов Северной Америки и Европы содержит ряд сходных форм.

Самые ранние находки цебоидов в Южной Америке — браниселла (*Branisella*) из Боливии, долихоцебус (*Dolichocebus*) и тремацебус (*Tremacebus*) из Аргентины — относятся к олигоцену и сходны с современными игрунками и цебусовыми (Gorovitz, 1995). В эту же эпоху по другую сторону Южной Атлантики — в Северной Африке — жили примитивные узконосые обезьяны, обладавшие значительно большим сходством с цебоидами по локомоции, зубной формуле и другим признакам, чем современные катарриновые. Это лесные обезьяны из Файюма (Египет) древностью от 40—35 до 25 млн лет назад.

В настоящее время олигоценовых приматов Файюма рассматривают как общих предков всех узконосых обезьян (и человека). Эта самая полная в мире коллекция древнейших антропоидов особенно пополнилась за последнюю четверть века благодаря экспедициям, организованным американским палеонтологом Э. Саймонсом. Все материалы происходят из свиты Джебел—Кватрани, которая подразделяется на несколько стратиграфических уровней. В нижней зоне, характеризующейся сравнительно сухим климатом, обнаружены древнейшие антропоиды — олигопитек (*Oligopithecus*), которого иногда причисляют к адапидам, и катопитек (*Catopithecus*). В верхних слоях отмечается обилие и разнообразие древесных приматов, обитавших в условиях влажного климата и густого тропического леса. Эти находки принадлежат родам: апидиум (*Apidium*), парапитек (*Parapithecus*), проплиопитек (*Propliopithecus*) и египтопитек (*Aegyptopithecus*). Апидиум и парапитек обычно объединяются в семейство

(или подсемейство) парапитековых с зубной формулой $\frac{2.1.2.3.}{2.1.2.3.}$ или $\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$.

Их сближают с мартышкообразными или же рассматривают просто как примитивных узконосых обезьян и даже как общих предков обезьян Старого и Нового Света, а сходство с мартышкообразными считают проявлением эколого-функциональной конвергенции. Действительно, среди этих антропоидов есть и формы, сходные по ряду признаков с американскими обезьянами: например, апидиум — небольшой древесный прыгун, напоминающий современную саймири. Предполагается, что такие обезьяны могли мигрировать в Южную Америку и дать начало американским обезьянам. Древнейших антропоидов типа олигопитека и катопитека, а также близких к примитивным гоминоидам проплиопитека и египтопитека объединяют в семейство проплиопитековых.

Время дивергенции основных двух групп антропоидов устанавливается, конечно, лишь приблизительно, но они были разделены уже в начале олигодена и в дальнейшем развивались независимо. В следующую эпоху — миоцен — основными представителями цебоидов были цебупитеция (*Cebupithecina*), неосаймири (*Neosaimiri*), стиртония (*Stirtonia*), сориацебус (*Soriacebus*) и др. из миоцена Колумбии и Аргентины.

Разделение узконосых обезьян на низших и высших, видимо, произошло в Африке не позднее 23–20 млн лет назад и было обусловлено экологической дивергенцией. Древнейшие «настоящие» мартышкообразные обнаружены около 20 млн лет назад в Восточной Африке — род

викториапитек (*Victoriapithecus*). У этих обезьян уже существовал двускатный (билофодонтный) тип моляров, являвшийся адаптацией к питанию семенами. В Северную Африку церкопитекоиды проникли 18—17 млн лет назад, в Европу — 11 млн лет, в Афганистан и Индию — 7—6 млн лет, видимо, еще позже — в Китай и Индонезию. На всех территориях тонкотелые обезьяны древнее мартышковых.

Одна из самых распространенных со среднего миоцена тонкотелых обезьян — мезопитек (*Mesopithecus*) из Греции, Южной Украины, Ирана, Афганистана и других мест, а также долихопитек; несколько позднее появились роды макак и парадолхопитек.

§ 2. ЭВОЛЮЦИЯ ГОМИНОИДОВ

Ранние этапы эволюции гоминоидов также связаны с олигоценовыми обезьянами из тропических лесов Файюма (Египет). Речь идет о более прогрессивных, чем парапитековые, гоминоидах из группы проплиопитековых — проплиопитеке, египтопитеке и других с зубной формулой

2.1.2.3. (рис. 11). Из них наиболее интересен египтопитек, живший около 2.1.2.3.

30 млн лет назад. Эта обезьяна еще весьма примитивна по строению черепа, скелета конечностей, мозга (эндокрана); в частности, у египтопитека малые лобные доли, хотя по степени развития зрительной коры и слабой выраженности обонятельных луковиц его мозг прогрессивнее, чем у большинства низших приматов. Прослеживаются признаки сходства одновременно с американскими и узконосыми обезьянами, отчасти даже с просимиями. В сложно устроенном суставе I луча стопы египтопитека был особый дополнительный элемент — «прехаллюжс» (от лат. «*hallux*» — большой палец стопы), встречающийся среди современных антропоидов у цебоидов и гиббона; черты сходства с американскими обезьянами имеются и в морфологии черепа, пропорциях и структуре конечностей (например, наличие надмышелкового отверстия на плечевой кости).

Вообще нужно иметь в виду, что древнейшие обезьяны еще мало напоминали современных, нередко совмещая в себе черты разных групп ныне живущих приматов; их сопоставление с современными формами — естественно — до некоторой степени условно. Наиболее существенно, что в строении ряда систем, например дентиции, прослеживаются связи египтопитека и с более развитыми человекообразными обезьянами из миоцена — древнейшими африканскими дриопитеками проконсулами, предками которых они, возможно, являлись. Высказывается и предположение, что олигоценовые проплиопитековые могли быть общими предками всех более поздних узконосых обезьян — гоминоидов и церкопитекоидов.

По-видимому, в это время уже отделилась гиббоноидная линия: она представлена олигоценовым проплиопитеком из Египта, нижнемиоценовым лимнопитеком из Восточной Африки (Кении), миоценовыми и плиоценовыми плиопитеками из Евразии. Древнейшая азиатская гиббонообразная обезьяна — верхнемиоценовый лаккопитек из Китая, сближающийся с европейскими плиопитеками и современными гиббонами (около 8 млн лет назад).

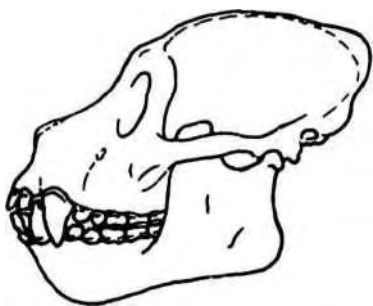


Рис. 11. Египтопитек



Рис. 12. Дриопитек африканский
(проконсул)

Следующий этап эволюции гоминоидов связан с большой, процветавшей в миоцене-плицене группой дриопитековых, которых обычно рассматривают как особое ископаемое семейство человекообразных обезьян или же как подсемейство понгид (*Dryopithecinae*), ведущее начало от олигоценового египтопитека. Ранние формы дриопитеков известны прежде всего из Восточной Африки (Кения, Уганда) и составляют, видимо, единую филетическую группу, восходящую к североафриканским примитивным гоминоидам. Наибольший интерес среди них представляют проконсулы, особенно проконсул (дриопитек) африканский, обнаруженный впервые в 1933 г. в районе оз. Виктория. Ныне известны обширные палеонтологические материалы, относящиеся к группе проконсулов (рис. 12). Время существования этих обезьян в абсолютных датах: 24-16 млн лет назад.

В 50—60-х годах был распространен взгляд на африканского дриопитека как возможную «модель» непосредственного общего предка человека и африканских понгид («проконсулоидная гипотеза»). Однако к настоящему времени сложилось несколько иное представление о ранних африканских дриопитеках. Это были довольно примитивные прокатарриновые обезьяны; по способу локомоции (генерализованная древесно-наземная четвероногость), пропорциям конечностей (интермембральный указатель около 87), строению лицевого отдела черепа и другим признакам они ближе к низшим, чем к высшим узконосым обезьянам, но с более высокой степенью церебрализации, чем у первых. Экологически они также больше напоминали мартышкообразных обезьян, чем шимпанзе, в честь которого в свое время получил название первый проконсул («Консул» — кличка шимпанзе, жившего в Лондонском зоопарке). Вряд ли поэтому проконсул мог оказаться «последним общим предком» человека и шимпанзе: ведь у него отсутствовали многие общие для них анатомические особенности, независимое параллельное развитие которых в обеих линиях представляется маловероятным, а с другой стороны, имелись признаки, вовсе не свойственные ни человеку, ни шимпанзе. Это, например, наличие самостоятельной центральной косточки запястья и прехаллюкса у проконсула, короткий наружный слуховой проход и др. В целом эта

примитивная узконосная обезьяна, как и близкие ей лимнопитек, ксенопитек, рангвапитек, микропитек, турканопитек, представляют начальный этап радиации гоминоидов Восточной Африки.

Вероятно, проконсулы сыграли немаловажную роль в последующей эволюции всего гоминоидного ствола, послужив источником формирования человекообразных обезьян Афроевразии в среднем и верхнем миоцене. Предполагается, что миграция проконсулоидных и близких к ним форм через Ближний Восток в Евразию произошла в период 20—16 млн лет назад. Следы их проникновения в Евразию сохранились в некоторых районах, примыкавших к путям миграции, как, например, в Саудовской Аравии, где были обнаружены остатки миоценовых гоминоидов с «проконсулоидными» чертами.

Судя по геологическим, палеонтологическим и палинологическим данным, миоценовые дриопитеки были обитателями не только влажных тропических, горных или обычных широколиственных лесов, сходных с лесами современной Центральной Европы (самое слово «дриопитек» происходит от греч. «дриас» — дуб, дерево), но и районов разреженной лесостепи. Предполагается, что это были относительно малоспециализированные полуназемные-полудревесные человекообразные обезьяны, общая исходная группа для африканских понгид и человека (филум «дриоморфов»).

К числу средне- и верхнемиоценовых дриопитеков Европы относится одна из самых первых, известных еще Дарвину, находок—фонтанов дриопитек из Сен-Годена (Франция), напоминавший по размерам и дентации небольших африканских понгид вроде карликового шимпанзе. Эту находку рассматривают обычно как модель «классического дриопитека», для которого типичны: короткая высокая нижняя челюсть, параллельные ряды заклыковых зубов, увеличение размеров от первого моляра к третьему, «дриопитеков узор» (У-5) на нижних молярах (рис. 13), секториальный первый нижний премоляр и др. Большая часть датированных находок поздних европейских дриопитеков имеют древность 12, 5-9 млн лет назад. Среди европейских миоценовых или нижнеплиоценовых гоминоидов нужно также отметить уранопитека (*Ouranopithecus*) из Греции, рудапитека (*Rudapithecus*) из Венгрии и удабнопитека (*Udabnopithecus*) из Восточной Грузии, как бы соединяющего находки европейского и азиатского регионов.



Рис. 13. «Узор дриопитека» на нижнем моляре

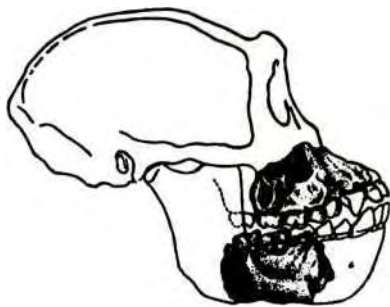


Рис. 14. Рамапитек

§ 3. ПОЗДНИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ГОМИНОИДОВ. ВЫДЕЛЕНИЕ ФИЛЕТИЧЕСКОЙ ЛИНИИ ЧЕЛОВЕКА ПО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

К концу нижнего миоцена на всех континентах усиливается аридизация климата, возникают сухопутные переемы между Африкой и Евразией. В дальнейшем произошло похолодание, приведшее к распространению лесостепей и степей. В плиоцене в Северном полушарии продолжалось постепенное изменение климата в направлении аридизации и похолодания. К концу эпохи возник гренландский ледниковый щит и началось оледенение в Северном полушарии. Увеличилась площадь степных ассоциаций.

Видимо, вплоть до 16-15 млн лет назад гоминоиды развивались только в Африке. Начиная с этого времени они стали широко распространяться в Центральной, Западной и Восточной Европе и далее на восток до Сиваликской и Южноазиатской провинций. В Восточной Европе они вымирают 10—9 млн лет назад, несколько позже в Западной Европе, а в Сивалике сохранились дольше — до 7 и даже 5,5 млн лет назад.

В миоценовую эпоху предполагается несколько волн миграции фаун из Африки в Европу и Азию. Так, в Индии и Восточной Африке обнаруживается значительное число сходных видов, в том числе и гоминоидов. До недавнего времени считалось, что среди гоминоидов миоцена уже существовали проявления морфологической (и поведенческой) дифференциации понгидной и гоминидной линий. Первая была представлена сивапитеками (*Sivapithecus*, Pilgrim, 1910), обнаруженными впервые еще в 70-х годах прошлого столетия в составе сиваликской фауны (Северная Индия). Впоследствии выяснилось, что этот род был расселен достаточно широко, встречаясь, помимо Азии (Индия, Пакистан, Непал, КНР), в Южной и Центральной Европе, видимо, также в Восточной Африке, где в 1983 г. нашли остатки древнейшего сивапитека на территории Кении. По размерам тела (масса примерно 28-32 кг) сивапитеки напоминали современных небольших понгид. Для них характерна полуназемная четвероногая локомоция и дентиция так называемого «наземного типа», т.е. зубы с очень толстой эмалью, приспособленной к питанию жесткими растениями саванны, с расширенной и уплощенной шейкой, тогда как у более ранних понгид вокруг шейки обычно имелся хотя бы частичный пояс эмали — цингулом (лат. «*cingulum*» — пояс), а эмаль была более тонкой.

В качестве исходного рода гоминидной линии рассматривали рамапитеков (*Ramapithecus brevirostris*, Lewis, 1934), впервые также обнаруженных в Северной Индии в 1932 г. (рис. 14). Впоследствии приписываемые рамапитекам остатки, представленные преимущественно зубочелюстными фрагментами, были открыты во многих локусах Старого Света (Восточная Африка, Передняя, Южная и Восточная Азия, Центральная и Южная Европа). Считалось, что эти довольно миниатюрные гоминоиды (масса тела около 12-16 кг) отличались от сивапитеков прогрессивными чертами в строении дентиции и челюстного аппарата (параболическая форма зубной дуги, малые клыки, отсутствие диастем, двубугорковый, а не секториальный первый нижний премоляр). Рамапитекам приписывали двуногость, эффективную предметно-орудийную деятельность и даже моногамию при ослабленном половом диморфизме. К сожалению, до сих пор еще отсутствуют точные сведения о

состоянии важнейших систем очеловечения у этих гоминоидов (локомоция, мозг, рука, элементы «предкультурного поведения»). Предполагалось, что некоторые из рамапитеков могли быть двуногими и что прямохождение об­легчалось для них малыми размерами тела.

В соответствии с этими представлениями время дивергенции понгид и гоминоид относилось к среднему миоцену (примерно 14 млн лет назад). Эта «рамапитекоидная гипотеза» была сформулирована в начале 60-х годов и фактически господствовала до середины 70-х годов.

Изменения во взглядах произошли на рубеже 70–80-х годов и были связаны с существенным пополнением палеонтологических материалов, относящихся к миоценовым гоминоидам, а также с внедрением более корректных методов анализа и реконструкции ископаемых остатков. Новые данные показали значительную трансгрессию признаков черепа и зубочелюстного аппарата у сива- и рамапитеков. Большую роль в изменении взглядов на филогению и таксономию поздних гоминоидов сыграли материалы первостепенного научного значения из Кении, Турции, Греции, Венгрии, Индии и особенно Пакистана (плато Потвар) и Китая (провинция Юньнань). Они дали основу для переосмысления проблемы в целом.

Ныне преобладает мнение о целесообразности объединения рамапитеков с сивапитеками в один род (или даже вид). Уточнено время существования этих гоминоидов: примерно от 18–16 (Восточная Африка) до 8–7 и даже 5,5 млн лет назад (единичная находка из Индии). Правда, некоторые специалисты продолжают считать различия между ними слишком большими, чтобы свести их лишь к проявлениям видовой и тем более внутривидовой или половой изменчивости.

По строению зубочелюстного аппарата (например, морщинистости зубной эмали) и лицевого черепа сивапитеки напоминают современных орангутанов. По-видимому, среди них действительно были предки оран­гов, а также своеобразного, вымершего в плейстоцене рода гигантопитеков (*Gigantopithecus*) из Южной и Восточной Азии, существовавшего 7–1 млн лет назад. Эти уклоняющиеся гигантские формы гоминоидов с исключительно сильным половым диморфизмом составляют ископаемое подсе­мейство гигантопитековых (*Gigantopithecinae*), входящее в семейство понгид, или объединяются вместе с сива- и рамапитеками (и современными орангутанами) в филогенетический ствол «рамаморфов». Рамаморфы — это азиатская ветвь гоминоидов, которая противопоставляется дриомор­фам — африканской ветви, объединяющей современных африканских понгид, дриопитеков, австралопитеков.

Поскольку наиболее ранний азиатский сивапитек с орангоидными признаками имеет возраст 13–12 млн лет, принимается, что первоначальная дивергенция орангоидной ветви от общего с африканскими понгидами и человеком ствола произошла скорее всего в интервале от 16 до 13–12 млн лет назад. Общим предком всех крупных гоминоидов, возможно, были восточноафриканские кениапитеки (15–12 млн лет назад), генеалогически связанные с проконсулами, хотя их филогенетическое и таксономическое положение пока все же недостаточно ясно (рис. 15).

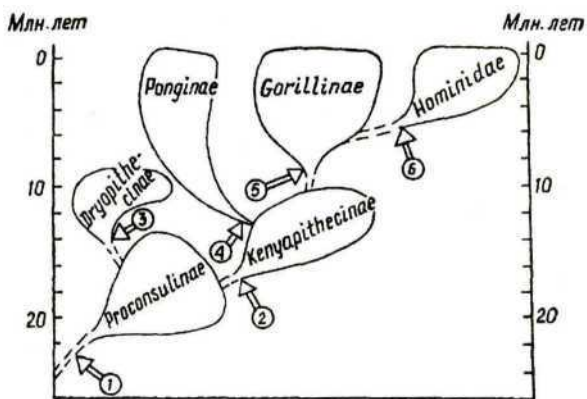


Рис. 15. Схема эволюции гоминоидов (по М. Пикфорду, 1986)

Концепция разделения общего гоминоидного ствола на «западный» (африканские понгиды и человек) и «восточный» (орангутан) противостоит более традиционному представлению о миграции предков человека из Африки в Евразию и их последующем возвращении в качестве «преавстралопитеков» в Африку («рамапитекоидная гипотеза»). Было высказано предположение, что такой «обратной миграции» могли препятствовать возникшие в эту эпоху географические барьеры, хотя единичные факты проникновения некоторых животных в противоположном направлении, из Восточной Африки в Сиваликский регион, как будто бы все же имели место.

Таким образом, на основании палеонтологических материалов пока не удастся выявить бесспорное базальное звено человеческой линии эволюции в миоценовую эпоху. Отсюда, естественно, вытекает заключение о сравнительно позднем расхождении гоминоидной и понгидной ветвей. В качестве гипотетического предка линий человека и африканских понгид, палеонтологически пока не улавливаемого, чаще всего рассматривается поздний прогрессивный представитель дриоморфной ветви.

Особое положение среди миоплиоценовых гоминоидов занимает семейство (или даже надсемейство) ореопитековых (*Oreopithecidae*, *Oreopithecoidae*). Это были специализированные брахиаторы — обитатели болотистых лесов Южной Европы, с элементами двуногого передвижения, некоторыми «церкопитекоидными» чертами в строении дентиции и довольно крупным мозгом. Возможна их генеалогическая связь с олигоценовыми (типа апидиума) и раннемиоценовыми африканскими антропоидами. Ореопитеков обычно считают представителями параллельной тупиковой линии эволюции, не зависимой от линий дриопитеков и современных понгид. В то же время их пример указывает на возможность начальной адаптации к двуному передвижению уже в верхнем миоцене. К сожалению, пока нет достаточно точных сведений о строении локомоторного аппарата у большей части позднемиоценовых гоминоидов. К тому же существует фактический разрыв в палеонтологической летописи в период от 8 до 5 млн лет назад. Сказанное объясняет преобладающее среди палеонтологов мнение о сравнительно позднем обособлении линии человека.

§ 4. «МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ЧАСЫ» И «ШИМПАНЗОИДНАЯ ГИПОТЕЗА»

С начала 60-х годов в примато- и антропогенезе интенсивно развиваются новые перспективные методы филогенетической реконструкции; именно для обозначения исследований человеческой эволюции на молекулярном уровне и был предложен впервые термин «молекулярная антропология» (1962). На основе данных молекулярной антропологии также предпринимались неоднократные попытки определить время дивергенции гоминидной и понгидной линий («молекулярные», или «эволюционные», часы).

С точки зрения биомолекулярной концепции, генетическая информация, содержащаяся в белках и полинуклеотидах, может использоваться для объяснения филогении и определения древности филетических линий при условии принятия монофилетической гипотезы, а также лежащего в основе всех сравнительных методов и принимавшегося еще Дарвином допущения, что мера сходства двух таксонов есть в первом приближении и мера их родства. Основной теоретической предпосылкой «молекулярных часов» служит постулат о неизменной скорости возникновения и фиксации мутаций и вытекающей отсюда их индифферентности по отношению к отбору («нейтралистская гипотеза»), что, однако, не нашло достаточного подтверждения. В ряде случаев оказывается, что общая скорость замещения аминокислот в белках непостоянна во времени и при графическом изображении выглядит, скорее, как S-образная кривая. Расчеты показывают, что при нейтральности мутаций скорость их закрепления тем выше, чем короче поколения (Поллак, 1982). Кроме того, сама точка отсчета — известное или выведенное геологическое время — определяется на основе филогенетического древа или другого аналогичного источника и точно неизвестна. Поэтому представление о молекулярных часах разделяется не всеми, многие аспекты молекулярной эволюции пока остаются неясными и требуют дальнейшего изучения. По-видимому, молекулярные данные нельзя абсолютизировать: это лишь одна из мер эволюционных расстояний. Все же ряд специалистов считают, что если использовать большое число показателей за значительный период времени, можно на основе определения такой средней скорости получить ценные ориентировочные результаты.

В молекулярной антропологии использовалось несколько методов оценки степени биохимической (иммунологической, генетической) дифференцировки между различными таксонами: это картирование и гибридизация ДНК (степень сродства между цепями ДНК разных видов), определение аминокислотной последовательности белков и других макромолекул (число замещений аминокислот в гомологичных полипептидах), электрофорез (доля электрофоретически различных ферментных локусов), серологические тесты (по результатам перекрестных иммунологических реакций между белками гетерологичных видов). Приводимые разными исследователями даты разделения гоминид и африканских понгид (шимпанзе) колеблются от 2,70 до 8–9 млн лет назад, в среднем 6+3 млн лет. К этой средней в общем близка большая часть оценок, полученных

методом молекулярной гибридизации ДНК: они составляют обычно 6–8 млн лет (рис. 16). По последовательностям нуклеотидов ядерной и митохондриальной ДНК человек также наиболее близок к шимпанзе.

Наиболее распространена точка зрения, согласно которой эволюция человеческой линии заняла не свыше 10 млн лет, а обезьяний предок гоминид имел черты сходства с шимпанзе, был по существу «шимпанзеподобен». Это положение обосновывается биомолекулярными и этологическими данными. На генеалогическом древе, построенном на основе молекулярных фактов, человек оказывается в одном кластере с шимпанзе, тогда как горилла занимает отдельную независимую ветвь.

В качестве «модельного предка» человеческой и шимпанзоидной линий некоторые антропологи рассматривают карликового шимпанзе — бонобо (*Pan paniscus*) — малого понгида из джунглей Экваториальной Африки, открытого американским ученым Г. Кулиджем в 1933 г. Однако есть и другой взгляд на бонобо — как специализированную форму, приобретшую карликовые размеры тела и ряд связанных с ними признаков в условиях изоляции.

Против «шимпанзоидной гипотезы» можно привести некоторые возражения. Поскольку существует несовпадение темпов генной, хромосомной и морфологической эволюции, биомолекулярное сходство человека и шимпанзе не является само по себе достаточным основанием для того, чтобы приписывать общему предку шимпанзоидный морфотип или способ локомоции. В науке обсуждается несколько моделей локомоторного комплекса понгидного предка, в числе которых: разные варианты брахиации; двуногое хождение по ветвям типа гиббона; четвероногое вертикальное лазанье по способу шимпанзе, как «преадаптация» к двуногости; древесная или наземная четвероноготь; полуназемная генерализованная четвероноготь церкопитекоидного типа с опорной пронирированной стопой; генерализованный гоминоидный тип — лазанье по ветвям с элементами брахиации, но без адаптации рук к наземному передвижению. Большинство специалистов сходятся на том, что предковый локомоторный комплекс должен был включать какие-то элементы брахиации, но, поскольку экология поздних гоминоидов обычно свидетельствует о полуназемном существовании при отсутствии у них отчетливой адаптации к двуногости, достаточно вероятным следует считать и способ передвижения, напоминающий универсальную полуназемную четвероноготь некоторых современных катарриновых обезьян." У

последних нередко наблюдаются и элементы брахиации в сочетании со способностью к кратковременной двуногости, как, например, у обитателей африканской саванны — толстотелов или павианов анубисов. Такое предположение согласуется и с палеонтологическими данными — генерализованной «церкопитекоидной» структурой конечностей у многих

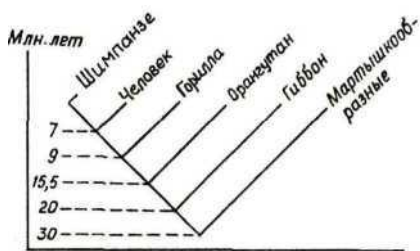


Рис. 16. Среднее время дивергенции гоминоидов по часам ДНК (по П. Эндриусу, 1985)

поздних гоминоидов, а также с отсутствием четких «шимпанзоидных» признаков в строении скелета древнейших австралопитеков Восточной Африки.

Вообще, конечно, нельзя представлять себе понгидного предка гоминоид только как копию одного из известных современных антропоидов, будь то шимпанзе, орангутан или церкопитекоид. Миоплиоценовые гоминоиды были очень своеобразными и вовсе не повторяли морфофенотипы каких-либо из ныне живущих форм приматов — этого ничтожного остатка, уцелевшего от мощной радиации, человекообразных обезьян неогена.

Выше мы видели, что между современными шимпанзе и человеком существует значительный морфологический хиатус при тесной биомолекулярной близости. Это может объясняться многими причинами, в том числе тем, что разные системы признаков определяются разными наборами генов, а также неясностью генетической основы многих внешних фенотипических признаков, по которым имеются большие расхождения, относительной независимостью эволюции нуклеотидных последовательностей разных фракций генома и их неодинаковой чувствительностью к воздействию систематических и случайных факторов эволюции. Предполагается, что многие важные характеристики, по которым различаются человек и шимпанзе, в том числе и темпы индивидуального развития, зависят от эволюционных изменений преимущественно регуляторной части генома.

Эти соображения приводят на память неотеническую, или фетализационную, гипотезу Л. Болька (1926). Под неотенией в данном случае подразумевается феномен, при котором взрослый организм обнаруживает признаки, типичные для предковой формы молодого возраста. Некоторые антропологи считают неотению важным фактором эволюции человека и особенно его мозга. По сравнению с обезьянами человек как бы представляется половозрелым плодом понгида; он рождается на более ранней стадии развития и в дальнейшем не следует по обезьяньему пути, т.е. его эволюция осуществляется в соответствии с модусом отрицательной анаболии. Известно, что сам Больк объяснял относительное замедление развития человека (ретардацию) эндокринными сдвигами, которые приводили к фетализации, недоразвитию соответствующих признаков взрослого организма по сравнению с предковой формой (например, шапка волос на голове при отсутствии их на теле — общая черта человека и плода обезьяны). Конечно, ныне очевидно, что общая картина филогенетического и онтогенетического развития человека очень сложна и не может сводиться к такому однозначному объяснению и тем более к одной лишь ретардации. Наряду с сохранением некоторых фетальных особенностей у человека проявляются черты как прогрессивной, так и регрессивной эволюции, сочетание ускоренных и замедленных темпов на разных этапах онтогенеза.

Бесспорное рациональное содержание этой концепции заключается в огромной роли изменений темпов онтогенеза как фактора эволюции. В антропогенезе темпы онтогенеза и механизмы их реализации, включая и нейрогормональные, несомненно, имели важное значение, поскольку

гоминизация сопровождалась замедлением полового созревания, удлинением детства, увеличением потенциальной наибольшей продолжительности жизни и жизни одного поколения. Не исключено, что даже различия между неандертальцем и современным человеком были связаны с разными темпами онтогенеза, в том числе соотношением соматического развития и полового созревания (Brothwell, 1975). Ныне признается важность регуляторных событий, изменяющих активность всего генома или его компонентов. В основе эволюции на онтогенетическом уровне могут лежать эволюционные изменения (мутации) регуляторных участков генома, влияющие на экспрессию генов, которые обуславливают комплексный системный эффект, прежде всего из-за сдвигов онтогенетических процессов. Предполагается, что именно мутации регуляторных генов ведут к эволюции морфологических признаков, а фетализация порождает мозаичность фенотипов, сочетание признаков разной степени дифференцировки. Этот путь может значительно ускорить видообразование (Смирнов, 1988).

Резюмируя все сказанное выше, следует подчеркнуть, что определение «эволюционных расстояний», по мнению большинства специалистов, целесообразно проводить на комплексной основе, с учетом данных как палеонтологии, так и молекулярной антропологии. С этих позиций наиболее правдоподобной сейчас представляется гипотеза относительно позднего выделения человеческой линии эволюции — от 8 до 5 млн лет назад. Она в большей мере соответствует палеонтологическим фактам — отсутствию проявлений сколько-нибудь отчетливой морфологической или поведенческой дивергенции линий понгид и гоминид, поданным изучения миоценовых гоминоидов. Больше согласуется она и с показаниями «молекулярных часов».

В подтверждение этого мнения можно сослаться и на результаты интересного эксперимента, проведенного Дж. Ловенштайном (1983) для прямого определения родства между современными и ископаемыми гоминоидами. Использовался иммунологический метод на основе вытяжек костного вещества из остатков ископаемых приматов. Наибольшую иммунологическую дистанцию с рама- и сивапитеками обнаружил человек. Далее следует шимпанзе; остальные понгиды и гиббон показали с ними большую степень иммунологической близости. Поскольку ископаемые гоминоиды были довольно позднего возраста (примерно 8 млн лет), в случае подтверждения этих результатов их можно считать еще одним аргументом в пользу концепции «поздней дивергенции» гоминидной линии и против предположения о замедлении хода молекулярных часов на поздних этапах гоминоидной эволюции. В то же время существующие ныне палеонтологические материалы полностью не укладываются в рамки «шимпанзоидной гипотезы» в той ее части, которая касается внешнего облика и локомоции гипотетического понгидного предка человека, и, безусловно, свидетельствуют о необходимости дальнейших поисков на пути реконструкции его морфотипа. Решение этой проблемы принесут только новые палеонтологические факты, которые могли бы заполнить имеющийся пробел в палеонтологической летописи на рубеже миоцена и плиоцена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современных реконструкциях эволюционного развития (филогенеза) приматов и гоминид особую роль сыграло внедрение и распространение новых методов датирования скелетных остатков и вмещающих пород. При этом особое значение для палеонтологии приматов и человека имели радиометрические методы (калий-аргоновый, урановый и радиоуглеродный), термолюминесценция и электронный парамагнитный резонанс, а также методы ядерной и митохондриальной ДНК. Использование «молекулярных часов» является ныне важнейшим элементом комплексного подхода к филогенетическим построениям, их основу составляют не только традиционные сравнительноанатомические и палеонтологические данные, но и результаты биомолекулярных анализов.

Развитие приматов протекало на протяжении кайнозойской эры.

Основные этапы эволюции приматов в третичном периоде (палеоген и неоген)

Период	Эпоха	Начало, млн лет	Типичные группы приматов
Палеоген	палеоцен	65	Предки «настоящих приматов»: плезиадаписы
	эоцен	55	Ранние просимии: адаписы, омомисы
	олигоцен	37	Ранние антропоиды: амфипитек, проплиопитеки, парапитеки, браниселла и др.
Неоген	миоцен	22	Ранние гоминоиды: проконсулы, кенияпитеки; дриопитеки, сивапитеки и др. Ранние мартышкообразные и американские обезьяны
	плиоцен	5	Ранние гоминиды: австралопитеки

Ранние этапы их эволюции изучены пока недостаточно. Типичные признаки низших приматов (просимии) распознаются с начала эоцена, но им предшествовали более примитивные «переходные формы» — тупайеобразные плезиадаписовые, которые появились в начале палеоцена в тропических лесах Европы и Северной Америки, составлявших в то время единый континент. Вымирание плезиадаписов и распространение просимии современного типа совпадает с периодом похолодания. Известные с начала эоцена «настоящие приматы» — лемуруобразные адапиды и долгопятообразные омомииды, видимо, имели монофилетическое происхождение: их общие корни обычно ищут в Азии или Африке, хотя прямых доказательств этому пока нет. Они широко расселялись в эоценовых лесах Северной Америки и Европы, в меньшей степени — Азии и Африки, основная их часть вымерла к концу эоцена, хотя некоторые древние просимии дожили до олигоцена и даже до верхнего (позднего) миоцена.

На рубеже эоцена и олигоцена в северной умеренной зоне происходили климатические изменения: понижалась температура, усиливалась сезонность и заметно уменьшалось число ископаемых форм приматов. В отличие от

раннекайнозойских просимий позднекайнозойские приматы представлены почти исключительно обезьянами (антропоидами), населявшими преимущественно Африку, Южную Евразию и Южную Америку. Эти изменения были прямым следствием фундаментальных экологических перемен.

Первые примитивные обезьяны появились в Юго-Восточной Азии (Бирма) и Северной Африке (Египет) и, видимо, несколько позднее в Южной Америке (Боливия, Аргентина). Пока не вполне очевидно, было ли их происхождение моно- или дифилетическим; большинство ученых склоняется к предположению, что обе группы обезьян Старого и Нового Света произошли от общего корня, скорее всего от раннеэоценовых тарзиоидов — омоиид, хотя есть и сторонники лемуroidной (адапоидной) гипотезы. Возможно, впрочем, что эти общие предки были не просимиями, но уже примитивными антропоидами, например из числа североафриканских парапитеков или проплиопитеков. По морфологии и образу жизни они значительно ближе к американским обезьянам, чем современные антропоиды Старого Света. Некоторые из них, возможно, могли мигрировать не позднее начала олигоцена через Атлантику в Южную Америку, где и дали начало американским обезьянам. Развиваясь в дальнейшем в условиях изоляции, антропоиды Нового Света сохранили ряд черт общего предка обезьян.

Малочисленность и фрагментарность находок ранних антропоидов из Юго-Восточной Азии (амфипитек и др.) пока не позволяют сколь-нибудь уверенно судить об их статусе и положении на генеалогическом древе приматов. Гораздо больше сведений имеется о египетских находках из Файюма. Предполагается, что среди африканских проплиопитеков могли быть и общие предки обеих основных филетических линий антропоидов Старого Света — мартышкообразных (церкопитекоидов) и гоминоидов, разделение которых произошло не позднее 20 млн лет назад. Древнейшие мартышкообразные известны из Восточной и Северной Африки, начиная с нижнего миоцена; их дальнейшее распространение на обширных пространствах Евразии связано со среднемиоценовым потеплением и расселением фаун смешанного афроазиатского происхождения.

Начальный этап эволюции гоминоидов также прослеживается в миоцене. К этому времени континенты уже заняли современное положение, а огромное доисторическое море Тетис превратилось в цепь соленых водоемов (Средиземное, Черное, Каспийское моря). Существенно менялся климат: из-за похолодания в северном полушарии отступали к югу тропические леса, сохранявшиеся в Восточной Африке по берегам рек и склонам гор; распространялись листопадные, вечнозеленые и хвойные деревья, увеличивались площади саванн. Возможно, к началу миоцена уже отделилась линия гиббонов.

Древнейшие представители основного гоминоидного ствола — проконсулы и близкие к ним «проконсулоидные формы» — известны из нижнего и среднего миоцена Восточной Африки. Они характеризовались мозаикой признаков обезьян Старого и Нового Света, а также общей для миоценовых гоминоидов способностью держать туловище в полувыпрямленном или даже выпрямленном положении, подвижностью I пальца и

Причины выделения человеческой линии эволюции тесно связаны с экологией и фундаментальными изменениями социального поведения в условиях похолодания в верхнем миоцене («эколого-адаптационная гипотеза»). Реакцией на климатические изменения могли стать также замедление темпов развития и полового созревания и удлинение периода детства. Возможной причиной этих сдвигов считают мутации регуляторных генов, обусловивших в конечном итоге перестройку онтогенеза (эволюция на онтогенетическом уровне).

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ГОМИНИД

Развитие науки о происхождении человека постоянно стимулировалось поисками «переходного звена» между человеком и обезьяной, точнее, его древним понгидным предком. В течение длительного времени в качестве такой переходной формы рассматривались питекантропы («обезьянолюди») Индонезии, впервые открытые голландским врачом Э. Дюбуа на Яве в конце прошлого столетия. При вполне современном локомоторном аппарате питекантропы обладали примитивным черепом и массой мозга, примерно в 1,5 раза меньшей, чем у современного человека такого же роста. Однако эта группа гоминид оказывается довольно поздней. Большая часть находок на Яве имеет древность от 0,8 до 0,5 млн лет назад, а самые ранние известные ныне достоверные питекантропы Старого Света все-таки не старше 1,6—1,8 млн лет назад.

С другой стороны, из предыдущего обзора находок гоминоидов миоценового возраста следует, что среди них палеонтологически пока не выявляются представители гоминидной линии эволюции. Очевидно, что «переходное звено» нужно искать на рубеже третичного и четвертичного периодов, в плиоценовую и плиоплейстоценовую эпохи. Это время существования древнейших двуногих гоминоидов — австралопитеков.

§ 1. ДВУНОГИЕ ЧЕЛОВЕКООБЕЗЬЯНЫ - АВСТРАЛОПИТЕКИ

История изучения австралопитеков ведет свое начало с 1924 г., с находки черепа детеныша гоминоида 3—5 лет в Юго-Восточном Трансваале (ныне ЮАР) близ Таунга («бэби из Таунга»). Ископаемый гоминоид получил наименование африканского австралопитека — *Australopithecus africanus* Dart, 1925 (от «*australis*» — южный). В последующие годы были открыты и другие местонахождения австралопитеков Южной Африки — в Стеркфонтейне, Макапансгате, Сварткрансе, Кромдраае. Их остатки обнаруживались обычно в пещерах: они залегали в травертинах — отложениях углекислых источников, вытекающих из известняков, или непосредственно в породах доломитовой толши. Первоначально новые находки получали самостоятельные родовые обозначения — плезиантропы (*Plesianthropus*), парантропы (*Paranthropus*), но, по современным представлениям, среди южноафриканских австралопитеков обычно выделяется только один род *Australopithecus* с двумя видами: более древним («классическим») грацильным австралопитеком (*A. africanus*) и более поздним массивным, или парантропом (*A. robustus*)* (рис. 17).

В 1959 г. австралопитеки были обнаружены и в Восточной Африке. Первая находка сделана супругами М. и Л. Лики в древнейшем I слое (пачке)

* Первоначально в Южной Африке различали два вида парантропов — массивный (*P. robustus*) и крупнозубый (*P. crassidens*).

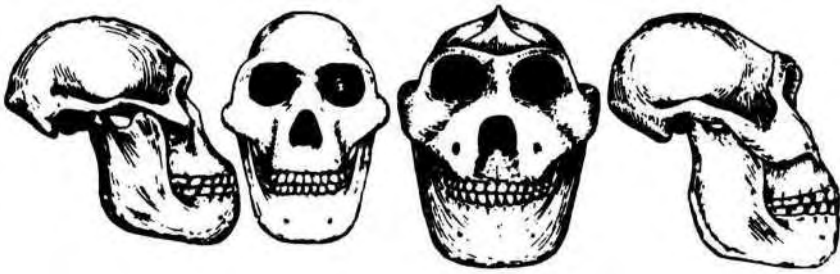


Рис. 17. Реконструкция черепов австралопитеков

Олдувайского ущелья на окраине плато Серенгети в Танзании; этот гоминоид, представленный «гориллоидным» черепом с гребнями, получил наименование «зинджантропа бойсова», т. е. восточноафриканского человека, поскольку в непосредственной близости к нему были открыты и грубо обработанные камни (*Zinjanthropus boisei* Leakey) (рис. 18). В дальнейшем остатки австралопитеков найдены в ряде мест Восточной Африки, сосредоточенных главным образом в области Восточноафриканского рифта (рис. 19). Основные места находок плиоценовых и плиоплейстоценовых гоминоидов в Восточной Африке: Олдувай, Летоли, Пениндж (Танзания); Кооби-Фора, Илерет, Канапои, Лотагам, Лукейно, Чесованджа, Нгорора, Чемерон, Зап. Туркана (Кения); Хадар, Омо, Бодо, Арамис (Эфиопия). Обычно они представляют собой более или менее открытые стоянки, включающие участки травянистой лесостепи. Среди восточноафриканских австралопитеков, видимо, также встречаются более ранние грацильные и позднейшие массивные (или даже «сверхмассивные») формы. Их относят соответственно к видам *A. afarensis* и (или) *A. africanus* и *A. boisei* (тип зинджантропа). Однако некоторые стороны таксономии австралопитековых все еще остаются предметом дискуссий.



Рис. 18. Череп зинджантропа

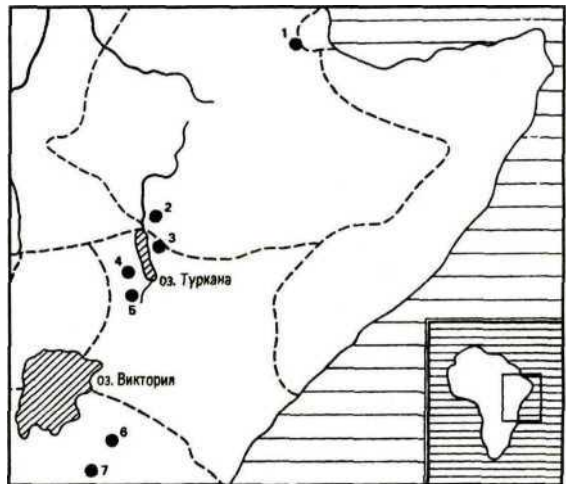


Рис. 19. Карта находок ранних гоминоид в Восточной Африке: 1 — Хадар; 2 — Омо; 3 — Кооби-Фора; 4 — Лотагам; 5 — Канапои; 6 — Олдувай; 7 — Летоли

К настоящему времени с территорий Южной и Восточной Африки известны уже остатки нескольких сотен индивидов. Австралопитеки, видимо, могли встречаться и в других регионах Старого Света: например, так называемый гигантопитек из Биласпура в Индии или яванский мегантроп до некоторой степени напоминают массивных африканских австралопитеков. Впрочем, положение этих форм в таксономии и филогении гоминоидов не вполне ясно. Таким образом, хотя нельзя исключить диффузию австралопитеков в южные районы Евразии, основная их масса тесно связана в своем расселении с африканским континентом, где они встречаются от Таунга на юге до Хадара на северо-востоке Африки.

Главная часть находок восточноафриканских австралопитеков датируется периодом от 4 до 1 млн лет назад, однако древнейшие двуногие, видимо, появились здесь еще раньше — 5,5–4,5 млн лет назад. В Южной Африке, где отсутствуют прямые калий-аргоновые датировки и оценка возраста находок производится по косвенным данным, устанавливаются близкие хронологические границы существования австралопитеков: 3—1 млн лет назад.

Физический тип австралопитеков можно рассматривать как наглядную иллюстрацию мозаичности эволюции на ранних этапах развития человеческой линии. Это были двуногие формы (бипеды) с малым мозгом и очень крупными зубами с толстой эмалью (мегадонтия). Прямохождение является древнейшей системой гоминозации, сформировавшейся уже 4—3,5 млн лет назад, а возможно, и ранее. Известно, что приматы вообще обладают способностью удерживать туловище в более или менее выпрямленном положении, однако бипедия человека принципиально иная, чем у других крупных гоминоидов, принимающих по временам выпрямленное положение. Лучшим индикатором прямохождения на скелете приматов является тазовый пояс (рис. 20). Основную роль в его преобразовании у предков человека сыграло расширение подвздошной кости кпереди и одновременное усиление ее средней части, а также укрепление крестцово-подвздошных и тазобедренных сочленений и их сближение; прогрессивное развитие элементов мускульно-связочного аппарата, фиксирующих разгибание ноги в тазобедренном и коленном суставах. Отсутствие подобной структуры таза у других приматов побуждает их передвигаться на двух ногах быстро, сгибая туловище вперед. Экспериментально показано, что по энергетическим затратам двуногая походка человека при ходьбе с нормальной скоростью эффективнее, чем типичная четвероногая походка млекопитающих или чем двуногая или четвероногая локомоция шимпанзе. Следовательно, бипедия давала предкам человека определенные энергетические преимущества.

Австралопитеки в целом имели уже вполне человеческий тип разгибательного аппарата тазобедренного сустава. Даже во внутренней структуре таза и бедра, изученной рентгенографически и методом компьютерной томографии, отмечено большое сходство между австралопитеком и человеком (Edelman, 1995). Таким образом, австралопитеки обладали уже постоянной двуногой походкой и этим принципиально отличались от всех известных обезьян, как современных, так и ископаемых.

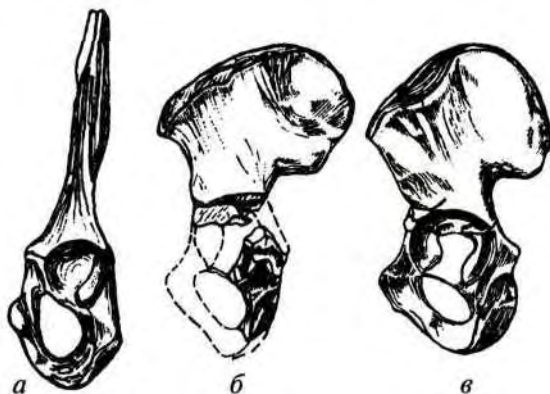


Рис. 20. Тазовые кости шимпанзе (а), австралопитека (б) и человека (в)

Двуногое хождение австралопитеков, видимо, облегчалось их малорослостью. Индивидуальные значения длины тела по большей части попадают в пределы 100—160 см; четко выражен половой диморфизм. Возможно, что малые размеры тела имели адаптивное значение в условиях тепловой перегрузки или недостаточной калорийности пищи.

Мозг австралопитеков по абсолютному развитию находился в пределах вариаций его массы у современных понгид. Объем мозга колебался индивидуально от 300 до 570 см³; средние для грацильных и массивных австралопитеков составляют соответственно 440—450 см³ и 516—518 см³. Степень церебрализации у ископаемых приматов может быть определена, разумеется, лишь весьма приблизительно. Рассчитанные на основе эмпирической формулы Дюбуа (1914) $E = k \cdot P^{0,56}$, где E и P — соответственно масса мозга и тела, а « k » — коэффициент церебрализации, значения « k » варьируют у австралопитеков в пределах 1,1—1,4, т.е. в среднем они в 2—2,5 раза меньше, чем у современного человека (2,6—2,7), но несколько выше, чем у высокоразвитых современных понгид. Близкие результаты получаются и при использовании уравнения регрессии.

Нет однозначного представления о характере макроструктуры мозга, о которой судят на основе слепок мозговой полости черепа — эндокрана. Наряду с мнением о понгидном типе эндокрана австралопитеков (Falk, 1980) существует и точка зрения об уже улавливаемых визуально признаках его прогрессивной перестройки, происходящей на фоне малого объема самого мозга (Holloway, 1972, 1974, 1981). Речь идет о таких особенностях макроструктуры, как редукция первичной зрительной коры, увеличение теменной и височной ассоциативных зон. Однако по строению эндокрана нельзя уверенно оценить степень развития определенных полей или центров мозговой коры. Кроме того, на этих, самых ранних этапах антропогенеза ни масса мозга, ни грубая макроструктура сами по себе еще не дают достаточных оснований для суждения о перестройке мозга в гоминидном направлении, так как она скорее всего первоначально затрагивала нейронный или даже молекулярный уровень. На мозге современного человека (на примере зрительной коры) показана принципиальная возможность сдвигов в химизме нервной ткани на филогенетически

новых территориях сравнительно с более древними при отсутствии различий в тонкой структуре мозга, не говоря уже о макроскопических изменениях (А. П. Ожигова).

Понгидные особенности имеются и в строении черепа и зубной системы австралопитеков. Так, лицо было крупным и выдавалось вперед, подбородок отсутствовал, нос плоский и широкий, основание черепа слабо изогнуто, т.е. механизмы дыхания, глотания и голосообразования были еще примитивными. Своеобразная комбинация признаков характеризует дентицию большинства австралопитеков: уменьшение клыков и резцов, резкое увеличение заклыковых зубов, особенно моляров, снабженных очень толстой эмалью. Динамика роста и созревания австралопитеков, стадии развития их постоянных зубов были более сходными с соответствующими показателями у современных понгид, чем у человека.

Древнейшие представители рода австралопитеков известны из Восточной Африки. Это вид австралопитека афарского (*A. afarensis*) (Taieb, Johanson, White, 1978), названный так по основному местонахождению в области Афарской депрессии — низменного района на севере Эфиопии. В этом регионе в течение 1973—1976 гг. франко-американской экспедицией сделан ряд уникальных открытий. Особое значение имела находка в ноябре 1974 г. миниатюрного скелета взрослой женской особи, названной исследователями «Люси» (номер по каталогу — AL-288-1). Сохранилось около 40% всех костей скелета, что впервые позволило реконструировать черты внешнего облика древнейшего австралопитека (рис. 21—22).

Сейчас к виду афарского австралопитека причисляют ранних австралопитеков из местонахождений Хадар (Афар) и, по-видимому, Омо и Средний Аваш в Эфиопии; Летоли в Танзании; Тулу Бор и, возможно, Канапои, Чемерон и некоторые другие древнейшие находки в Кении. Примерная древность этого вида: от 2,9 до 3,9, в отдельных случаях — до 4-5 млн лет назад (Канапои, Чемерон). Если согласиться с отнесением всех этих ископаемых к одному виду, он должен был характеризоваться очень высокой изменчивостью и исключительно сильным половым

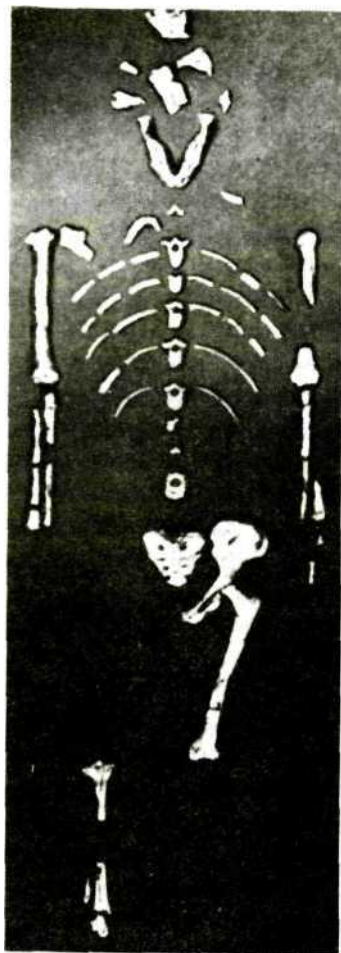


Рис. 21. Скелет «Люси»

диморфизмом, который мог быть следствием значительных различий в темпах созревания самцов и самок, как, например, у современных горилл, или же полового отбора. В этом случае высокая морфологическая

изменчивость афарских австралопитеков истолковывается как результат неравномерного роста (аллометрии) разных частей тела. Крайняя «объеминительская» позиция даже снижает таксономический ранг афарских австралопитеков до подвидового, рассматривая их как подвид грацильных южноафриканских австралопитеков — *A. africanus tanzaniensis*. Альтернативное таксономическое решение: принадлежность плиоценовых двуногих к двум разным видам или даже родам, как первоначально считали и сами исследователи хадарского местонахождения. В 90-х годах была принята попытка выделения нового, еще более раннего и примитивного вида австралопитеков, остатки которых открыты в 1992/93 гг. в местонахождении Арамис (Средний Аваш) в Эфиопии. Его предложено назвать *A. ramidus* (от «*ramid*» — корень, на языке афаров), предполагаемая древность — 4,4 млн лет назад (White, Suwa, Asfaw, 1994; Rossion, 1994).

В морфологическом отношении плиоценовые австралопитеки характеризуются целым комплексом примитивных особенностей. Так, двуногая ходьба «Люси» и ей подобных с кинематической и функциональной точек зрения, видимо, не была полностью тождественной человеческой: меньшая длина шага, большие энергетические затраты. Видимо, и способность к отведению большого пальца стопы была существенно больше, чем у человека, хотя и меньше, чем у шимпанзе.

Весьма своеобразной была форма малого таза «Люси» — в виде очень вытянутого поперечного овала на всех уровнях. Это может свидетельствовать об отсутствии ротации плода и более затрудненных, чем, например, у шимпанзе, родах как «расплате» за прямохождение.

У этих древнейших австралопитеков еще прослеживается и ряд адаптации к древесному передвижению: так, соотношение длин верхней и нижней конечностей свидетельствует о некотором относительном удлинении рук, хотя и далеко не достигающем степени, типичной для современных понгид. Действительно, величина плечебедренного индекса «Люси» (около 84-85) много ниже, чем у современных понгид (101-139). Пропорции конечностей афарских австралопитеков напоминают, как и некоторые другие признаки скелета, тип генерализованного антропоида (плиопитеки, современные мартышкообразные). Примечательно, что последние нередко прибегают к спорадической двуногости в естественных условиях, а в эксперименте с «вынужденной ортоградностью», проведенном



Рис. 22. Реконструкция внешнего облика афарского австралопитека

сотрудниками Сухумского питомника, в полной мере проявилась потенциальная способность макак (резусов) к двуногому хождению, что сопровождалось и развитием таких специфических для бипедии особенностей локомоторного аппарата, как, например, формирование поясничного лордоза (Белкания и др., 1987). Характерное для человека удлинение ног по отношению к рукам и туловищу, вероятно, проявилось позднее и могло быть связано с адаптацией к быстрой ходьбе, условиям климата и усовершенствованию терморегуляции: увеличение относительной поверхности теплоотдачи (Webb, 1996).

О роли древесного передвижения у афарских австралопитеков говорят и особенности дистального конца малоберцовой кости, изогнутость фаланг кисти и стопы, остеофитные образования на грудных позвонках (свидетельство «акробатической деятельности»), краниальная ориентировка сочленованной впадины на лопатке и др. По результатам пыльцевого анализа также реконструируется «лесной» образ жизни «Люси».

Примитивные черты имеются в строении многих частей скелета: низкий коэффициент церебрализации и малая абсолютная емкость черепа — 380—450 см³ (в среднем 413,5 см³), что находится в пределах ее изменчивости у современных понгид; морфология челюстного аппарата и черепа в целом — сагиттальные и затылочные гребни у предполагаемых мужских особей, крупные клыки, прямоугольная (или V-образная) зубная дуга, наличие диастем, умеренно «обезьяний» тип первого нижнего премоляра, сильное выступание лица, преобладание размеров M₃ над M₂, плоское нёбо и т.д. По всем этим признакам можно видеть в афарском австралопитеке анцестральный морфотип, наиболее соответствующий представлению о «переходном звене» между понгидными предками и ранними представителями гоминид или даже об общем предке африканских понгид и человека, как считают сторонники очень поздней дивергенции этих линий. Тогда брахиаторная локомоция африканских понгид явилась бы вторичной специализацией.

Высказывается предположение, что предшественниками ранних австралопитеков были древнейшие «преавстралопитекоидные» формы, к которым условно пока относят фрагментарные находки из Лукейно и Лотагама (Кения) древностью 6,5—5,5 млн лет назад; они в какой-то мере заполняют брешь между миоценовыми гоминоидами и афарскими австралопитеками.

Остатки гоминид периода 5—4 млн лет назад также малочисленны и скудны (Баринго и Канапой в Кении, Арамис в Эфиопии); большая их часть относится к *вицу* *A. afarensis* или *A. ramidus*. Некоторые исследователи выделяют среди ранних двуногих еще несколько видов, например *A. anamensis* из района озера Туркана в Кении древностью 4,2—3,5 млн лет назад.

Человекообезьяны обитали в Восточной и Южной Африке в широком хронологическом интервале. На более поздних этапах австралопитекоидной эволюции эта ветвь была представлена также массивными австралопитеками (*A. robustus* и *A. boisei*) древностью 2,5-1 (или немного менее) млн лет назад. Примечательно, что наиболее древний из известных ныне восточноафриканских «сверхмассивных» австралопитеков («зинджей») с

западного побережья оз. Туркана (предполагаемая древность около 2,5 млн лет назад) имеет некоторые черты сходства с афарским австралопитеком, в числе которых очень малые размеры мозга. Эта недавняя находка может свидетельствовать о независимой эволюции линий южно- и восточноафриканских массивных австралопитеков, так как не согласуется с распространенным представлением о «зиндже» как потомке парантропа, или же относиться к их общему предку.

По-видимому, развитие массивных австралопитеков шло по пути укрупнения размеров тела, увеличения физической мощи при преобладании тенденции к усилению жевательного аппарата над процессом дальнейшей неэнцефализации. В то же время поздние австралопитеки обнаруживают и некоторые параллелизмы с родом *Homo* в строении черепа.

Установлено, что коэффициент эффективности жевания у приматов зависит от общей длины жевательной поверхности моляров. У массивных австралопитеков выработались приспособления к более эффективному и сильному жеванию, и даже у грацильного австралопитека площадь жевательной поверхности моляров и премоляров на 1 кг веса тела составляет 21,2 мм², что вдвое выше, чем у шимпанзе, и втрое — по сравнению с человеком. Такой «пассивный» способ адаптации свойствен многим филетическим линиям раннеплейстоценовых приматов (гигантские лемуры Мадагаскара мегаладаписы или гигантопитеки Южной и Восточной Азии). Массивные австралопитеки представляли, видимо, тупиковую ветвь эволюции, вымершую около 1 млн лет назад и разделившую судьбу других кластеров гигантских раннечетвертичных приматов. Предполагается, что именно преобладающая растительность и отсутствие достаточного количества мясной пищи, не стимулировавшие развитие охоты, орудийной деятельности и мозга, послужили наиболее вероятной причиной их вымирания.

§ 2. ПЕРВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА «ЧЕЛОВЕК» (*НОМО*) В ВОСТОЧНОЙ АФРИКЕ. ОЛДУВАЙСКАЯ КУЛЬТУРА

Древнейшие достоверные представители рода *Homo* известны начиная примерно с 2 млн лет назад. Преобладает мнение, что до этого времени на Земле существовали только австралопитеки. Примерно 2,5 млн лет назад в эволюции ранних гоминид произошло крупнейшее событие — кладогенез (расщепление), в результате которого возникли 2-3 линии гоминид: поздние массивные австралопитеки Южной и Восточной Африки и род *Homo*, первым представителем которого многие исследователи считают *H. habilis* — «человека умелого» (Leakey, Tobias, Napier, 1964). Вероятными предками *Homo* были афарские австралопитеки или вообще ранние австралопитеки грацильного типа (рис. 23).

Приуроченность дивергенции линии *Homo* к плиоплейстоценовой границе согласуется с данными археологии и палеоклиматологии. Менее обосновано палеонтологическое мнение о еще более раннем выделении *Homo* (5—4,5 млн лет назад), что, по существу, ставит основной пласт австралопитеков вне человеческой линии эволюции.

Так, по И. Коппенсу (1983), первая ветвь эволюции предков человека представлена только в Восточной Африке; она возникла в глубокой древности (7-6,5 млн лет назад) и

просуществовала примерно до 2,7 млн лет. Возможно, именно к ней принадлежит фрагментарная находка из Лукейно (оз. Баринго). Приблизительно 6-5 млн лет назад от нее отделилась вторая ветвь — *Australopithecus*, заглохшая около 1 млн лет назад. Третья ветвь — линия

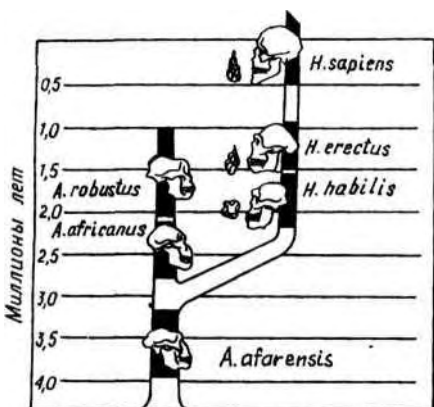


Рис. 23. Схема филогенеза ранних гоминид Д. Джохансона, Т. Уайта

Homo — возникла 5-4 млн лет назад, предположительно от «недифференцированных австралопитеков». Эта точка зрения близка к мнению о независимом происхождении австралопитеков и *Homo* при конвергентном развитии у них прямохождения. Сходная позиция представлена и в схеме А. Хилла с соавт. (1985), в которой линия человека начинается от гипотетического «преавстралопитекоидного» предка около 5-4 млн лет назад.

Впервые остатки, приписываемые *H. habilis*, были обнаружены в 1960 г. в I слое Олдувайского ущелья (расположено в древнем озерном бассейне), имеющем абсолютный возраст 2—1,7 млн лет. Найдены фрагменты черепа и посткраниального скелета ювенильного гоминоида миниатюрных размеров, но с большим, чем у зинджа, объемом мозга. Первоначально его назвали «презинджантропом», так как скелетные остатки залежали в более глубоком горизонте, чем череп зинджа, но впоследствии выяснилось, что обе находки имели близкий геологический возраст.

К настоящему времени из Олдувая известно более 60 ископаемых остатков, залежавших в I и нижней части II слоя, которые приписываются хабилису или зинджу, причем первые резко преобладают. Недавно Д. Джохансоном открыт новый предполагаемый представитель *H. habilis* (ОН-62) древностью 1,8 млн лет с чертами сходства с *A. afarensis* по исключительной миниатюрности (рост около 100 см), пропорциям рук и многим примитивным особенностям скелета, но с более крупным мозгом. Эта находка как будто подтверждает гипотезу о ключевом положении афарского австралопитека из Хадара в эволюции гоминид. Другой аргумент в пользу этой схемы — находки черепов и зубов с переходными чертами между *A. afarensis* и *H. habilis* из Эфиопии и Кении, например так называемый «человек рудольфский», древностью 2,4—1,9 млн лет назад.

Еще в 1959 г. в I слое были открыты и примитивные «праорудия» — камни со следами искусственной обработки. Чаще всего они представляют собой гальки небольших размеров с 5-6 грубыми сколами рабочего края, идущими в одном направлении, и естественным округлением противоположного конца, заменявшего рукоятку. Этот основной тип орудия получил наименование «чоппера», т.е. ударника (англ. «*chopper*»); сама же древнейшая культура стала именоваться олдувайской (олдованской) по названию ущелья, или «галечной», хотя для ее изготовления использовались не только гальки (рис. 24). При всей своей примитивности орудия олдувайской культуры отражали уже ранние формы трудовой деятельности и имели устойчивые признаки искусственной оббивки. Археолог М. Лики выделяла не менее 6 типов орудий ранней олдувайской культуры. Основными, видимо, были три: чопперы, многогранники и различные орудия на отщепках.

С8

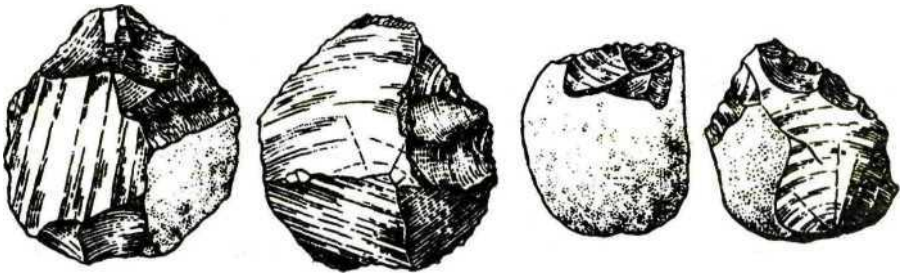


Рис. 24. Чоппер

Казалось правдоподобным, что творцом этой культуры был не зиндж, как думали вначале, а более прогрессивный гоминид — презинджантроп, особенно после того, как при последующих раскопках в Олдувае артефакты I слоя в ряде случаев были обнаружены в непосредственной связи с остатками презинджантропа. Об этом же говорит и обилие этих остатков в богатом орудиями Олдувайском ущелье, хотя, по-видимому, у более массивного зинджа были предпочтительные шансы на сохранение.

Выделение презинджантропа в самостоятельный вид нового рода *Homo* вызвало немало возражений, которые и поныне не могут считаться вполне устраненными. Сомнения в валидности этого таксона основываются на морфологическом сходстве хабилиса с грацильным австралопитеком, который тоже был прямоходящим миниатюрным гоминидом. Однако по такому важному признаку, как развитие мозга, *H. habilis*, судя по имеющимся данным, существенно превосходил австралопитека. При близкой массе тела емкость черепа в среднем равна 645—660 см³ у хабилисов и 450 см³ — у африканских австралопитеков; коэффициент церебрализации различается примерно в 1,5 раза; особенно увеличены лобные и теменные доли. К числу признаков, которые до некоторой степени могут отражать уровень эволюционного, но отнюдь не интеллектуального развития, относятся топография и развитие сосудов и венозных синусов твердой мозговой оболочки. В этом отношении хабилис также более прогрессивен, чем классические австралопитеки. Некоторые исследователи высказывают предположение, что у хабилиса уже сложилась структурная основа для появления зачатков звуковой речи (Tobias, 1983, 1987; Schepartz, 1993).

Морфологические различия с австралопитеками отмечены и в других отделах скелета, в том числе в строении черепа и дентиции. Описано расширение черепа хабилиса в позадиглазничной и теменно-затылочной областях, уже намечается переход от мегадонтии австралопитековых к редукции размеров зубов, особенно задней части зубной дуги, что характерно для человеческой линии эволюции. Наибольшая ширина зубной дуги верхней челюсти перемещается на уровень M^2 , происходит поворот боковых резцов в щечном направлении, в результате чего возникает округлая форма верхней зубной дуги и так называемый геликоидальный («helix» — спиралеобразный) тип окклюзии зубных рядов. У хабилиса была уже менее толстая и медленнее формирующаяся зубная эмаль, чем у австралопитеков, хотя плиоценовые и плиоплейстоценовые гоминиды в

целом имели, как и современные понгиды, более короткий ростовой период, чем человек, и более быстрое развитие задних зубов.

Особый интерес представляет строение кисти хабилиса. Ее структура мозаична и сочетает некоторые прогрессивные признаки со следами адаптации к древесному лазанию. Прежде всего нужно отметить значительное расширение ногтевых фаланг, особенно на большом пальце, — признак высокого таксономического веса. Форма дистальных фаланг четко разграничивает кисти человека и обезьян: процентное отношение наибольшей ширины головки ногтевой фаланги I пальца к ее длине составляет у человека 42-45, у современных понгид — 31-35, у хабилиса — около 60. Этот признак свидетельствует о формировании типичных для человека широких пальцевых подушечек и хорошем развитии осязательного (кинестетического) аппарата. Экспериментально показано (Дж. Нэйпир), что примитивный олдувайский чоппер вполне можно изготовить, пользуясь одним силовым захватом, который был, видимо, достаточно распространен на ранних этапах эволюции гоминид наряду с некоторыми другими вариантами захвата, облегчавшими изготовление и использование каменных безрукояточных орудий. Возможно, что на кисти хабилиса широкая «человеческая» форма ногтевых фаланг оказалась еще и преувеличенной прижизненной функциональной гипертрофией, поскольку расширение фаланг при длительном употреблении силового захвата наблюдается даже у современного человека. Подобная черта, свидетельствующая об эффективном использовании кисти и усилении контроля со стороны пальцев, вполне увязывается с концепцией хабилиса как творца «праорудий».

С этой точки зрения чрезвычайно важен анализ структуры кисти древнейшего афарского австралопитека. На ней тоже отмечается комбинация понгидных и некоторых прогрессивных особенностей, в том числе относительная укороченность пальцев, но без признаков расширения дистальных фаланг. Поскольку все эти остатки довольно фрагментарны, окончательное суждение о типе кисти самых ранних гоминид пока невозможно. Кисти грацильных и массивных австралопитеков Южной Африки по размерам и пропорциям тоже отличались от обезьяньего типа; на некоторых из них большой палец был относительно длинным, с утолщением на конце, а остальные пальцы — сравнительно короткими. Все эти данные свидетельствуют о довольно ранних прогрессивных изменениях кисти у плиоплейстоценовых гоминид.

Помимо олдувайских находок из Танзании, к виду *H. habilis* относят сейчас и некоторых ранних прогрессивных гоминид, обнаруженных в других местах Восточной и Южной Африки. Одна из наиболее важных находок — ранние *Homo* из района оз. Рудольфа (ныне оз. Туркана) в Северной Кении. Здесь на пустынном восточном берегу озера начиная с 1968 г. экспедиция под руководством директора Национального музея в Найроби Р. Лики открыла свыше 200 остатков ископаемых гоминоидов, среди которых преобладают массивные австралопитеки типа зинджа древностью 2-1 млн лет. Позднее австралопитек еще большей древности (2,5 млн лет) был обнаружен и на западном побережье оз. Туркана.

Другая группа находок с восточного берега озера причисляется уже к роду *Homo*. Это прежде всего «череп 1470» (KNM ER 1470), открытый в 1972 г. в нижнем горизонте формации Кооби Фора вместе с другими скелетными остатками (рис. 25). Реконструкция показывает, что это был более крупный гоминид (рост 156-160 см) с емкостью черепа 752 см³, т.е. уже перекрывающей нижний лимит питекантропов Африки (727 см³). Коэффициент церебрализации значительно выше, чем у современных ему массивных восточноафриканских австралопитеков, и близок к значению показателя у олдувайских хабилисов. Также и топография средней мозговой артерии на эндокране «1470» сближает его с классическими хабилисами из Танзании. Очень большое значение имеет вопрос о древности этого гоминида, поскольку геологическая обстановка в районе находки сложная вследствие эрозийных размывов и смещений слоев. Первоначальная датировка в 2,6 млн лет и даже более оказалась завышенной. Новая более точная датировка находки — 1,89-1,88 млн лет назад (K/Ar и ⁴⁰Ar/³⁹Ar). Следовательно, хронологически этот гоминид может рассматриваться в качестве более крупного и прогрессивного, чем олдувайский, представителя таксона хабилисов. Вероятно, в Северной Кении уже в глубокой древности возник очаг формирования высокорослых гоминид, как об этом свидетельствует и недавняя находка скелета подростка питекантропа древностью 1,6 млн лет очень высокого роста на стоянке Нариокотоме III.

К хабилисам относят и некоторые находки из Эфиопии (Омо) древностью 2—1,6 млн лет, а также из Южной Африки (Стеркфонтейн, Сварткранс). В Стеркфонтейне, например, известны австралопитеки периода 3—2,3 млн лет назад, и, возможно, хабилисы — 1,8—1,6 млн лет назад.

В Сварткрансе преобладают парантропы; остатки, относящиеся к роду *Homo*, составляют около 1/3, отмечается сходство некоторых из них (например, черепа SK 847) с *H. habilis* (Grine et al., 1993). Менее определенно положение так называемого «чадантропа» из республики Чад, краниофациальный фрагмент которого имеет переходные черты к *H. erectus*.

Итак, ранние представители рода *Homo* появились в Восточной и, возможно, Южной Африке не позднее 2 млн лет назад. Вероятно, большая их часть принадлежала к виду *H. habilis*, однако не случайно, что до сих пор еще некоторые находки «переходного типа» не получили четких таксономических обозначений, в том числе и череп 1470. Они могут относиться к наиболее прогрессивным хабилисам, но могут уже оказаться и ранними представителями питекантропов (*H. erectus*), которые пришли на смену хабилисам примерно 1,6—1,5 млн лет назад. В некоторых местонахождениях Восточной Африки этот рубеж обозначен достаточно определенно, как, например, в Олдувае, где остатки

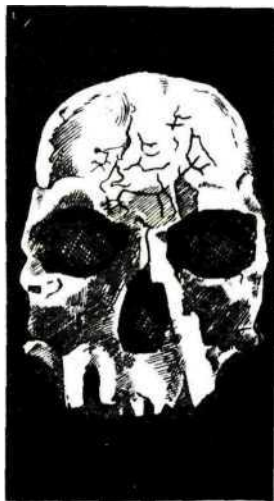


Рис. 25. «Череп 1470»

предполагаемых хабилисов обнаружены в I и нижней части II слоя, а остатки *H. erectus* встречаются от верхней части II слоя до верхней части IV слоя; также и в Кооби-Фора предполагаемый прогрессивный хабилис (1470) из нижнего горизонта формации с датировкой около 1,9 млн лет предшествует по древности черепу несомненного питекантропа из верхнего горизонта этой же формации, имеющего возраст около 1,5 млн лет (череп 3733); аналогичная ситуация, видимо, была и в Омо (Эфиопия). Все же таксономия гоминид переходного периода (2-1,6 млн лет) остается предметом дискуссии, так как внутривидовая изменчивость хабилиса оказывается чрезвычайно высокой.

§ 3. ТРУДОВАЯ ТЕОРИЯ АНТРОПОГЕНЕЗА Ф. ЭНГЕЛЬСА. ФАКТОРЫ И КРИТЕРИИ ГОМИНИЗАЦИИ

Гоминизация (от лат. «*Ното*» — человек) — процесс очеловечения обезьяны — от появления первых специфически человеческих особенностей до возникновения вида *человек разумный* (*H. sapiens*). Это комплексный феномен, включающий развитие прямохождения, прогрессивные преобразования мозга и особенно его эволюционно более позднего отдела — неокортекса (неэнцефализация), адаптацию руки к трудовой деятельности, изменения зубочелюстного аппарата, формирование членораздельной речи, концептуального мышления, сознания, интеллекта, перестройку онтогенеза, развитие социальной организации, материальной культуры и другие аспекты.

Решающим фактором гоминизации явилась трудовая деятельность. Трудовая теория антропогенеза в своем первоначальном классическом варианте была изложена Ф. Энгельсом в его известной работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека», написанной в 1873-1876 гг. и впервые опубликованной в 1896 г. Основу концепции Ф. Энгельса составляет понятие о труде как первом основном условии всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле можем сказать, что «труд создал самого человека». В этой работе устанавливается последовательность основных этапов гоминизации с выделением прямохождения как решающего шага на пути очеловечения обезьяны; дается определение руки как органа и продукта труда; рассматривается возникновение звукового языка и членораздельной речи, человеческого мышления как следствия общественного развития; подчеркивается качественное своеобразие антропогенеза как процесса активного приспособления человека к среде, экологическое превосходство *человека разумного* над другими видами.

Трудовая теория антропогенеза успешно выдержала проверку временем, получив подтверждение всей совокупностью новых палеонтологических и археологических аргументов. Таковы бесспорные факты опережающих темпов развития прямохождения по сравнению с другими структурными комплексами гоминизации и доказанного появления первых орудий задолго до формирования современного человека и даже питекантропов.

Основное положение трудовой теории антропогенеза — о решающей роли изготовления орудий в процессах гоминизации — разделяется ныне

подавляющим большинством антропологов мира, хотя распространенное понятие «культурной адаптации» и не вполне соответствует основным принципам трудовой теории; в этом случае речь идет обычно об «аутокаталитической реакции» или «кибернетическом механизме» обратной связи между развитием биологии (мозга) и культуры при ведущей роли генетических факторов.

Главное внимание уделяется сейчас поиску причин, обусловивших переход к прямохождению как ключевой адаптации предков человека, а также проблеме критериев гоминизации, «границ», разделяющей предчеловеческую и человеческую фазы эволюции.

Формирование семейства гоминид было связано с освоением предками человека новой, более обширной эколого-адаптивной ниши, возникновением принципиально нового способа адаптации, при котором выживание отдельных особей и их групп стало решающим образом зависеть от применения и изготовления орудий. Этот «выход» предков человека из природных экологических систем происходил на фоне все усиливавшегося вымирания человекообразных обезьян в плиоцене.

Предложен ряд гипотез о факторах, которые могли вызвать первоначальные изменения в морфологии или поведении предковой формы и повлиять на ход гоминизации и ее темпы. Среди них: кратковременное повышение фона радиации, обусловленное тектоническими перемещениями, разломами земной коры и усиленным вулканизмом, инверсии геомагнитного поля Земли, иные стрессовые ситуации, изоляция, гетерозис, а также вызванные изменениями экологической обстановки перемены в образе жизни и поведенческих реакциях, начиная с пищевого поведения и «стратегии размножения» и кончая «предкультурным поведением».

Важным и даже первостепенным фактором гоминизации многие исследователи считают развитие механизма защиты с помощью бросания камней и особенно охоту, которая могла повлечь за собой переход к бипедии, изготовление орудий, развитие руки и мозга. Вместе с тем, изучение костей животных в Олдувае и Кооби-Фора из слоев с остатками австралопитеков и ранних *Ното* показало редкость следов расчленения туш каменными орудиями и преобладание использования падали. Видимо, активная охота, особенно на крупных животных, позднее стала основным способом добывания мяса.

Расхождения существуют в оценке роли естественного отбора в процессе гоминизации вообще и при формировании поведения определенного типа. В частности, высказывается сомнение в возможности применения дарвиновской теории для объяснения конкретных свойств, сформировавшихся в эволюции человека, основной особенностью которой являлось возникновение новых социальных качеств, приведших к резкому ослаблению естественного отбора; важнейшими факторами считаются миграции и смешения (Bielicki, 1983). Однако на ранних этапах антропогенеза естественный отбор, видимо, играл весьма существенную роль в реализации и закреплении качественных изменений, в том числе, возможно, и в развитии большей социальности. Указывается и на вероятную роль в эволюции

человека полового отбора, о чем писал еще Ч. Дарвин, — например, в становлении бипедии как адаптации к добыванию и доставке мясной пищи, ранее проявлявшейся у самцов, которые благодаря этому получали преимущественный шанс на оставление потомства (Parker, 1987).

Одним из факторов, обусловивших изменения поведения в ходе гоминизации, была нейроэндокринная система, которая могла быть точкой приложения отбора. В частности, возможна роль первичной реорганизации структур лимбической области, в известной мере контролирующей эмоциональное поведение, а также и некоторых других структур, участвующих в становлении и развитии социального и коммуникативного поведения предков человека (Vilensky et al., 1982).

Возрастающие требования к регуляторной деятельности мозга и факторы стресса, усиливающие изменчивость регуляторных систем, могли через механизм дестабилизирующего отбора (Беляев, 1982) способствовать значительному ускорению темпов эволюции нервной системы и поведения.

Другая позиция исходит из первичной роли крупных мутаций, вызвавших значительные анатомические изменения при переходе к прямохождению. Повышение уровня радиации в Восточной и Южной Африке привело к появлению ранних гоминид, тогда как «необлученные» приматы из Экваториальной и Западной Африки морфологически не изменились (Матюшин, 1982). Речь идет, таким образом, о связи активных проявлений мутагенных факторов, прежде всего в области Восточноафриканского рифта, со временем анатомических преобразований обитавших здесь гоминоидов (прямохождение, потеря крупных клыков, увеличение мозга). Палеонтологические материалы пока не очень согласуются с этой гипотезой, так как мозг ранних австралопитеков имел вполне понгидные размеры, зубная система также характеризуется многими примитивными чертами, включая довольно развитые клыки, а пропорции конечностей близки к их типу у генерализованных антропоидов, достаточно распространенному в предшествовавшую эпоху. Сказанное, разумеется, не означает отрицания важной роли мутагенных факторов и мутаторных генотипов в эволюции человека, но не соответствует представлению о «грубых» анатомических изменениях как результате макромутаций у плейстоценовых гоминид.

Несомненно, что возникновение человеческой линии эволюции было уникальным явлением, возможность которого определялась стечением благоприятных обстоятельств в данном месте и в данное время; это крупнейшее событие в эволюции органического мира невозможно объяснить какой-то одной причиной или предпосылкой, хотя в основе его, вероятно, были изменения экологической обстановки и употребление орудий как адаптация к жизни в саванне.

Все рассмотренные выше факторы так или иначе связаны с экологией, с изменениями природной обстановки. Резкий сдвиг в глобальном состоянии природных комплексов произошел на рубеже плейстоцена и сопровождался значительным похолоданием и вытеснением лесов открытыми травянистыми пространствами типа саванны. По-видимому, к этому

времени относится возникновение ранних двуногих человекообразных — австралопитеков. В позднем плиоцене (3—2 млн лет назад) отмечается дальнейшее похолодание, аридизация климата, расширение площади африканских саванн. С этим палеоклиматическим рубежом связывается выделение линии *Homo*. Распространение открытых пространств могло стимулировать переход к двуногости; известно, что спорадическая двуногость чаще наблюдается в популяциях шимпанзе из более открытых лесистых местностей, чем из джунглей. В условиях африканской саванны полуназемные мартишкообразные обезьяны (анубисы, толстотелы) тоже достаточно часто встают на короткое время на задние конечности. В филогенезе высших форм животного мира поведение может выступать в качестве «лидера» эволюционного процесса, возникая эволюционным путем и представляя собой адаптивное явление. Прямохождение как новый способ локомоции есть часть общей стратегии вида, направленной на его выживание. Но нельзя и слишком упрощать картину зависимости между экологическими изменениями и становлением bipедии, так как смена лесов саваннами в Африке была мозаичной во времени и пространстве (Hill, 1987).

Качественные различия между современным человеком — воплощением высшего этапа развития материи, носителем ее социальной формы, разумным существом, обладающим сознанием, — и самыми развитыми современными обезьянами очевидны. Значительно сложнее оказывается провести грань между первыми гоминидами и их животными предками в «вертикальном аспекте». В свете трудовой теории антропогенеза и «культурной адаптации» наиболее адекватным представляется критерий различия человека и животного по следам специфически человеческой деятельности — изготовления орудий труда. Однако для решения таксономических задач археологический критерий применим далеко не всегда, так как ископаемые остатки гоминид отнюдь не во всех случаях сопровождаются каменными артефактами, к тому же не было и полной синхронности в развитии морфологических комплексов гоминизации и материальной культуры. Возможна также ассоциация орудий более чем с одним морфотипом гоминид, как, например, в I слое Олдувая (зиндж и презинджантроп). Согласно наиболее распространенному мнению, таксономический критерий семейства гоминид и его подразделений должен быть морфологическим, палеонтологическим. Только такой критерий может явиться основой для определения филогенетических взаимоотношений и позволяет объединить в рамках единой системы ископаемые и современные таксоны.

Морфологический критерий гоминид базируется на развитии важнейших структурных комплексов гоминизации, по которым человек в наибольшей мере отличается от других приматов и которые, следовательно, подверглись самым значительным эволюционным изменениям (прямохождение, мозг, рука, дентиция). Все эти системы в той или иной степени отражают и изменения в поведении, степень адаптации к трудовой и культурной деятельности. Существует довольно широкий спектр мнений по поводу нижней границы семейства гоминид, от признания первыми

гоминидами понгидообразных рама- и сивапитеков до точки зрения, что истинным гоминидом является только *H. sapiens* как обладающий в полной мере специфическими человеческими признаками: мышлением, самосознанием, свободной волей, системой ценностей и др.

Здесь следует иметь в виду, что таксономический (биологический) подход к оценке своеобразия человека неизбежно отличается от философского, который делает главный упор на рассмотрении общества (В. П. Алексеев, 1984). Оставаясь в рамках систематики, нельзя лишать человека филогенетических корней, отрывать «готового человека» от длинной цепи его предков — «формирующихся гоминид».

Многие специалисты считают первым бесспорным гоминидом *H. habilis*, чей гоминидный статус доказывается прямохождением, довольно высоким уровнем церебрализации, признаками орудийной деятельности на кисти и ассоциацией с орудиями олдувайской культуры. Большинство систематиков включают в семейство гоминид и австралопитеков как двуногих гоминоидов, уже освоивших в той или иной мере новую адаптивную нишу и, следовательно, прибегавших к использованию, а затем и изготовлению искусственных средств культурной адаптации в новой экологической обстановке или потенциально способных к такой деятельности. Таким образом, за основу принимается морфологический комплекс прямохождения, который формировался опережающими темпами сравнительно с другими системами гоминизации и являлся первым и необходимым условием перехода к трудовой деятельности. Австралопитеки уже были высокоразвитыми прямоходящими гоминоидами, т. е. удовлетворяли главному условию систематического критерия гоминид. Уровень развития мозга, и особенно руки, у них был тоже выше, чем у современных понгид.

Принципиально важно, что, по имеющимся данным, не исключена и возможность употребления, подработки или даже спорадического изготовления австралопитеками примитивных орудий. Так, в Чесовандже (Северная Кения) богато представленная олдувайская культура из 1000-1500 орудий встретилась в сочетании с тероморфным черепом массивного австралопитека, тогда как остатков более прогрессивных гоминид не обнаружено; в Сварткрансе (ЮАР) олдувайские орудия найдены вместе с многочисленными остатками парантропов и крайне скудными фрагментами костей предполагаемых представителей рода *Homo* (телантропов), хотя обычно большое количество каменных орудий ассоциируется с преобладанием хабилисов над массивными австралопитеками, и наоборот, как, например, в Олдувае, области Вост. Туркана и других местах. Поэтому нельзя полностью исключить предположение, что массивные австралопитеки тоже могли по временам использовать и даже изготавливать орудия, однако эта «культурная деятельность», видимо, не получила у них дальнейшего развития скорее всего из-за выраженной растительности и незначительной роли охоты у этих гоминид.

Довольно загадочной остается пока и ситуация в Хадаре: олдувайские орудия древностью 2,5 млн лет обнаружены *in situ* в верхней части горизонта Када-Хадар, где вообще отсутствуют гоминиды такого возраста. На

западном берегу р. Гона открыты отходы производства из 18 каменных изделий, предположительно родственных олдувайскому комплексу, но еще большей древности. В Омо описана так называемая «кварцевая культура» на отщепях с редкими следами ретуши и употребления, видимо, представляющая более примитивную стадию, чем олдувайская. Следовательно, возможно, что типичным находкам олдувайской культуры предшествовала более ранняя «предолдувайская» («шунгурская») стадия — древнее 2 млн лет назад. Предполагается, что ее творцами могли быть существа, близкие к афарским гоминидам.

Вырисовывается альтернатива: или принятие гипотезы, что изготовление древнейших орудий было стигматом только линии *Homo*, и дальнейшее удревнение последней, или допущение возможности изготовления орудий и другими двуногими, по крайней мере некоторыми из австралопитеков.

Нужно отметить, что появление новых фактов из области первобытной археологии, а именно удревнение первых изделий из камня, сокращает хронологический разрыв между двумя важнейшими феноменами гоминизации — прямохождением и началом орудийной деятельности, существование которого побуждало некоторых исследователей к отрицанию причинно-следственной связи между ними. К тому же многие специалисты принимают гипотезу Р. Дарта о широком использовании австралопитеками костей, рогов и зубов животных — так называемой «остеодонтокератической культуры», отражавшей зачаточные формы орудийной деятельности.

Если исходить из концепции, что именно принципиально новый способ адаптации послужил основой выделения линии гоминид, и рассматривать переход к прямохождению в прямой связи с орудийной деятельностью как ее предпосылку (а, возможно, отчасти и следствие), то надо признать, что все двуногие могли в принципе использовать орудия. В этом случае к семейству гоминид следует относить всех двуногих высококоразвитых гоминоидов как освоивших в той или иной степени новую адаптивную нишу. Поэтому на современном этапе изучения этой проблемы, видимо, правильнее включать австралопитеков в качестве особого подсемейства *Australopithecinae* в семейство гоминид и рассматривать их как древнейших гоминид — «австралантропов», хотя формально такая замена термина и невозможна. Род *Homo* выделяется в подсемейство *Homininae*.

Следовательно, если речь идет о морфологической грани между высококоразвитой обезьяной и двуногой человекообезьяной — австралопитеком, то она достаточно четко выявляется по комплексу прямохождения. Что же касается существования грани в пределах самих двуногих человекообезьян между существами, уже перешедшими к изготовлению орудий, и еще не перешагнувшими этот рубеж, то этот вопрос пока решается, скорее, отрицательно. Среди ранних австралопитеков есть популяции без сопутствующих орудий, как, например, в Летоли, где следы орудийной деятельности не обнаружены, несмотря на тщательные поиски. Хотя биологические предпосылки к трудовой деятельности были уже

сформированы у австралопитеков, которые сделали решающий шаг на пути перехода к адаптации с помощью культуры, но это был, несомненно, весьма длительный и неравномерный процесс. Поэтому нельзя ожидать на самых ранних его этапах четких структурных индикаторов перехода к трудовой деятельности.

В силу еще не вполне понятных причин наибольшую способность к культурной адаптации проявила линия *Homo*. Ее отличительной чертой стало прогрессивное увеличение мозга и усложнение его структуры. В филогенезе гоминид существует значимая обратная статистическая связь между геологическим возрастом находки и массой мозга в период от 4 до 0,2 млн лет назад, но с отступлениями от линии регрессии, типичными для криволинейной зависимости (Godfrey, Jacobs, 1981). Экспериментально было показано, что масса мозга и многие его структурные и химические характеристики (толщина коры, размеры ядер нейронов, синаптогенез, химический состав нервной ткани, активность ферментов и др.) меняются в зависимости от условий содержания животных и, следовательно, являются приспособительными. Возможно поэтому, что аналогичные сдвиги наследственной природы могли поддерживаться механизмом естественного отбора. На ранних стадиях эволюции гоминид это могло приводить к дивергенции в размерах и иных параметрах мозга, которая прослеживается, например, у современников — питекантропов и массивных австралопитеков из Кооби-Фора. Но в последующем возрастающая «буферная» роль формирующейся культурной среды, вероятно, препятствовала проявлениям кладогенеза, преобладающим путем эволюционных изменений в линии гоминид становится анагенез, или ароморфоз.

В науке нет вполне однозначного мнения о роли кладо- и анагенеза на ранних этапах эволюции гоминид. Большинство специалистов приняли в целом кладогенетическую схему Д. Джохансона — Т. Уайта с ключевым положением в ней афарского австралопитека (или вообще австралопитека грацильного типа). Но в принципе при видообразовании во времени эволюция может происходить и без внутривидовой дифференциации — как историческое преобразование всей массы («пласта») особей данного вида (Шмальгаузен, 1968). Однако, как уже говорилось выше, общая картина распределения палеоантропологических материалов плиоплейстоценовой эпохи находится в большем соответствии с концепцией кладогенетической эволюции. Представители вида *H. habilis* и даже древнейшие *H. erectus* (последние на протяжении нескольких сотен тысяч лет) сосуществовали с австралопитеками массивного типа. Так, например, в верхнем горизонте формации Кооби-Фора в Кении найдены морфологически четко различимые формы — архантроп (череп 3733) и поздний зиндж (череп 406); в Олдувае сосуществовали *H. habilis* и *A. boisei*. Подобные факты отмечены и в Эфиопии (Asfaw, Ababa, Suwa, 1995). В Стеркфонтейне и Сварткрансе, видимо, тоже одновременно обитали представители родов *Australopithecus* и *Homo*. Сосуществование двух видов австралопитеков считается доказанным в течение по крайней мере 1 млн лет (Cartmill, Pilbeam, Isaac, 1986).

Проблема сосуществования является одной из наиболее дискуссионных. Известно, что видообразование в пределах ареала расселения одного вида (симпатрическое), считавшееся вообще достаточно редким событием, получает все новые подтверждения в разных группах позвоночных. Имеются симпатрические виды и у современных приматов, например кошачий и желтый лемуры, нередко встречающиеся на одном и том же лесном участке, но различающиеся образом жизни. Однако сосуществование разных видов у ранних гоминид в случае симпатрии иногда подвергается сомнению из-за малой вероятности первичной «культурной адаптации» в различных линиях — «гипотеза одного вида».

Согласно этой гипотезе, морфологическое сходство между ранними гоминидами не является результатом параллелизма, но определяется самой природой культурной адаптации; случаи же морфологической гетерогенности объясняются с позиций аллометрии как следствие высокой внутрипопуляционной изменчивости. В соответствии с принципом конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе (1934) утверждается, что два сходных вида, использующих один и тот же жизненно важный ресурс, не могут занимать одну эконишу и, таким образом, на Земле не могло одновременно существовать более одного вида прямоходящих предков человека.

В принципе «гипотеза одного вида» совместима и с кладогенезом, и с анагенезом. В первом случае речь может идти о «стволе с короткими боковыми ветвями», во втором — это модель простой прямолинейной трансформации единого исходного варианта «по вертикали», которую пока трудно согласовать с реальными палеонтологическими фактами. Кстати, уже давно было замечено, что при крайней «вертикальной» тенденции весь органический мир можно причислить к одному виду (Naef, 1919). Следует также признать, что эволюция приматов изобилует примерами параллелизмов и конвергентного развития иногда весьма далеких в систематическом отношении форм (например, билофодонтия у церкопитекоидов и плейстоценовых просимий Мадагаскара — археолемуров).

Можно полагать, что фундаментальная ниша *Homo* уже с самого начала не была вполне идентичной нише австралопитека. Вероятно, разные виды могли сосуществовать на одной территории, если каждый из них имел свое «поле адаптации», в том числе различные комплексы форм поведения, обеспечивавшие неодинаковое использование природных ресурсов (Бунак, 1980). В основе дивергенции линий плиоплейстоценовых гоминид, прежде всего *Homo* и собственно австралопитеков, могли лежать какие-то виды изоляции, например генетической (пониженная жизнеспособность гибридов) или экологической (различные местообитания в пределах одной территории, разные пищевые предпочтения и специализации). Так, у массивных австралопитеков предполагается преимущественная зерноядность, питание семенами, стручками, корневищами и прочим, тогда как у ранних *Homo*, очевидно, преобладала более разнообразная и калорийная пища: плоды, мясо, костный мозг. Изолирующим

фактором могли явиться и особенности репродуктивного поведения, слабая взаимная привлекательность, делавшие скрещивания настолько редкими, что видовая специфика сохранялась, а также общественная структура групп.

Проблема сосуществования возникала и на последующих этапах эволюции, уже в пределах рода *Homo*. «Стадиальная гипотеза», согласно которой в каждую геологическую эпоху на Земле был представлен только один вид гоминид, нуждается в переосмыслении. Хорошо известно, что на границах «стадий» различные формы гоминид сосуществовали в достаточно широких временных интервалах. Сейчас трудно представить эволюцию гоминид как простую трансформацию единого исходного варианта. Конечно, этапы (фазы) существовали в филогенезе человека, но они не имели монотонного характера, их представители морфологически были разнообразными и могли различаться по типу культуры. Центростремительное воздействие социальных факторов, возраставшее в ходе гоминизации, приводило к закреплению превосходства ароморфной эволюции над проявлениями адаптивной радиации, однако эта тенденция к «канализированию» была значительно менее выражена в плиоплейстоценовую эпоху, когда слабее проявлялись факторы сдерживания кладогенеза (Зубов, 1983, 1985).

Общая картина морфологической эволюции гоминид еще далеко не выяснена. Пока нельзя говорить о какой-то единой общепризнанной «модели», с помощью которой можно было бы описать этот процесс. Даже применительно к такому хорошо изученному признаку, как масса мозга, предложено несколько различных моделей: постепенное возрастание массы с постоянной скоростью, аутокаталитическое ускорение темпов по мере возрастания мозга и, наконец, «эпизодическое увеличение», когда быстрые изменения чередуются с периодами замедленного развития. Для процесса эволюции гоминид в целом также в основном разрабатываются модели постепенного филетического развития («градуализм») и «прерывистого равновесия», со сменой длительных периодов относительной стабильности видов (стазисы) периодами очень быстрых изменений, приводящих к формированию новых видов.

Палеоантропологические материалы, по-видимому, допускают обе эти возможности. Так, относительно стабильными видами могли являться афарский австралопитек и *H. erectus*, примером сравнительно быстрого симпатрического видообразования считают «переходные виды» — *H. habilis* и, может быть, архаического *H. sapiens*. Иногда применительно к гоминидам используется даже понятие «катастрофическое видообразование», под которым подразумевается радикальное изменение направления эволюционного процесса, внезапный эффект постепенного сдвига соотношения сил в неожиданном направлении (массивные австралопитеки). Скачкообразная («квантовая») эволюция может связываться с освоением новых адаптивных ниш или биосферными кризисами (Красилов, 1986), поскольку значительные изменения среды могут иметь большое селективное значение и повысить скорость эволюционных изменений.

Процесс антропогенеза следует рассматривать как диалектическое единство прерывистого и непрерывного. Видимо, элементы скачкообразности (дискретности), обусловленной мутациями регуляторных генов или «транспозиционными взрывами» мобильных генов, способных перемещаться в наследственном материале, могли сочетаться с постепенностью развития, опосредованной накоплением малых мутаций под контролем естественного отбора. Противоречивость рассмотренных выше концепций и соответствующих им моделей ранних этапов антропогенеза является результатом не только неполноты палеонтологической летописи, но и отражением реальной диалектической противоречивости эволюционного процесса.

§ 4. ПРАРОДИНА ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

Широкое распространение высокоразвитых гоминоидов в Африевразии в позднем миоцене дает возможность в принципе рассматривать каждый из этих континентов как возможную зону очеловечения — древнейшую прародину человечества. Однако накопленные к настоящему времени палеонтологические, археологические и биомолекулярные факты позволяют заключить, что и ныне, как и во времена Ч. Дарвина, наиболее вероятной прародиной человечества представляется Африка, и в первую очередь область Восточноафриканского рифта — гигантского горного разлома, протянувшегося с севера на юг, от Ближнего Востока до Южной Африки, на 8000 км. В пользу этого мнения можно привести следующие аргументы: Восточная (как и Южная) Африка являлась областью обитания и широкого расселения древнейших гоминид — австралопитеков и ранних представителей рода *Homo*, здесь же обнаружены и самые ранние каменные орудия. Наиболее древняя пока датировка получена для артефактов из стоянки Гона в Афаре (Эфиопия): 2,70-2,89 млн лет (Харрис, Джохансон, 1982).

Указанные районы обладали комплексом природно-экологических факторов, вполне соответствующим теоретическим представлениям об экологической нише первых гоминид. Сюда относятся: а) повышенная геологическая активность с периодическими смещениями земной коры; область Восточноафриканского рифта изобилует вулканами и следами прошлой вулканической деятельности в виде мощных слоев пепла; вулканизм сопровождался изменениями ландшафта, сменой фаун, периодическими уничтожениями растительности, которые могли стимулировать переход к всеядности; б) повышенный уровень ионизирующей радиации, инверсии геомагнитного поля Земли, что могло способствовать возникновению и закреплению мутаторных генотипов; в) преобладание богатой источниками водоснабжения, сравнительно открытой местности типа саванны или лесосаванны (Омо, Олдувай, оз. Туркана, Хадар и другие местонахождения Восточной Африки располагались на берегах водоемов), что имело немаловажное значение в изменении поведенческих реакций. Обилие фауны могло побудить, наряду с другими причинами, к более широкому использованию мясной пищи — важному условию для развития мозга; типичный для многих восточноафриканских стоянок

гоминид скалистый ландшафт благоприятствовал зарождению ранних форм изготовления орудий.

Наконец, в Африке и в настоящее время обитают наиболее близкие к человеку и тесно связанные с ним общностью происхождения понгиды (шимпанзе, горилла). В пользу африканской прародины свидетельствуют и биомолекулярные данные.

В начале XX в. в науке обсуждалась гипотеза о центральноазиатском происхождении человечества. Переход понгидных предков к прямохождению связывался с климатическими изменениями, в частности с обезлесением, как следствием горнообразовательных процессов на рубеже третичного и четвертичного периодов. Данные палеогеографии, палеонтологии и археологии не подтвердили эту концепцию. Конечно, Азия не может быть полностью исключена из числа возможных территорий очеловечения, учитывая вероятную тесную связь между Африкой и Азией в период от 18 до 5–6 млн лет назад, как и некоторые находки каменных артефактов олдувайского облика в Азии, впрочем, большей частью с недостаточно ясной датировкой. Вероятно, ранняя миграция гоминид из Африки в Азию могла иметь место уже около 2–1,5 млн лет назад.

Высказывалось также предположение, что в зону очеловечения могли входить и южные районы Европы, в том числе территория Закавказья. Но, вне сомнения, концепция африканской прародины аргументирована сейчас гораздо лучше, и, по существу, только в Африке и представлены все этапы эволюции человеческой линии. Находки самых ранних гоминид вне Африки пока единичны или вообще сомнительны.

Появление человека явилось величайшим событием четвертичного периода, который предложено именовать «антропогеном» (А. П. Павлов). При определении границы третичного и четвертичного периодов принимают во внимание и данные первобытной археологии и палеоантропологии, хотя понятно, что этот рубеж должен быть универсальным эталоном для датирования событий на всем земном шаре, с учетом всего комплекса биологических, геологических и хроностратиграфических фактов. Что касается палеоантропологических и археологических материалов, то они, как мы видели, больше согласуются с теми из применяющихся сейчас датировок нижней границы антропогена, которые отражают тенденцию к ее удревнению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В верхнем миоцене гоминоиды африканского ствола (дриоморфы) разделились на две ветви, одна из которых, западная, дала начало африканским человекообразным обезьянам, а другая, восточная, в конечном итоге привела к человеку. Палеоклиматические данные свидетельствуют, что на рубеже миоцена и плиоцена произошло похолодание, сменившееся в нижнем плиоцене некоторым потеплением. Новое понижение температуры и аридизация в верхнем плиоцене сопровождалась широким распространением в Африке тропических саванн, сменявших леса. Оба этих палеоклиматических рубежа имели первостепенное значение в эволюции

ранних гоминид, отражая два ее основных этапа: 1) выделение линии двуногих гоминоидов (австралопитеков) близ мио-плиоценовой границы и 2) разделение линий поздних (массивных) австралопитеков и рода *Homo* (человек) близ плио-плейстоценовой границы.

Вероятно, расхождение ветвей гоминид и понгид определялось преимущественно особенностями поведения и в меньшей степени — анатомическими изменениями. Предки гоминид «выходили» из своих природных экологических систем (лесов) в более открытые саванные ландшафты. Переход к новому образу жизни потребовал значительных изменений поведения, прежде всего локомоторного (двуногость, прямохождение), а также репродуктивного (более длительный период воспитания детенышей при меньшей плодовитости), пищевого и социального.

Древнейшие двуногие гоминоиды — австралопитеки — появились на границе миоцена и плиоцена около 5–4 млн лет назад, а возможно, еще раньше. Пока неизвестно, были ли нижнеплиоценовые австралопитеки представлены одним или несколькими видами. Большинство палеоантропологов признает существование вида афарского австралопитека (*A. afarensis*), к которому относят примитивных двуногих человекообразных из Восточной Африки древностью 4–3 млн лет назад. В последнее время предпринята попытка выделения еще более раннего вида австралопитеков из Эфиопии — так называемого рамидуса (*A. ramidus*) древностью около 4,5 млн лет с мозаикой признаков гоминид и понгид. Локомоция пока точно неизвестна, но по косвенным признакам предполагается двуногость, морфология в целом более примитивна, чем у афарского австралопитека, предком которого он, возможно, являлся. Высказывается мнение и в пользу объединения рамидуса с афарским австралопитеком в один вид. Не вполне ясен и статус еще более ранних гоминоидов из Восточной Африки (Кения, Эфиопия), имеющих возраст свыше 4,5 млн лет назад, которые, впрочем, весьма редки и представлены фрагментарно. Некоторые ученые считают даже, что именно среди этих древнейших «преавстралопитеков» следует искать общих предков человека и шимпанзе, поскольку африканские понгиды пока неизвестны в ископаемом состоянии.

О внешнем виде и анатомии древнейших двуногих в основном судят по находкам афарских австралопитеков из Эфиопии и Танзании. Эти человекообразные напоминали выпрямленного шимпанзе, но с более короткими руками и длинными ногами. Клыки менее развиты, а кисть не крюковидная, как у шимпанзе, но с несколько укороченными пальцами; очевидно, она была уже способна к более точным движениям. Мозг — понгидного типа, но с некоторыми сдвигами в направлении церебральной организации человека. Характерен сильный половой диморфизм: по величине тела самцы в 1,5–2 раза превосходили самок.

К середине плиоцена австралопитековые встречаются значительно чаще. Более поздних австралопитеков Восточной и Южной Африки периода от 3 до 1 млн лет назад обычно относят к трем видам. Из них «классический» грацильный австралопитек африканский (*A. africanus*) известен преимущественно из Южной Африки в интервале от 3,5/3 до

2,3 млн лет назад. В одном только Стеркфонтейне (ЮАР) в течение последнего десятилетия открыто около 600 остатков этих гоминид. Возможно, что африканский австралопитек являлся потомком афарского, с которым его сближает, например, поразительное сходство в строении посткраниального скелета. Не исключена и филогенетическая преемственность между *A. afarensis*, *A. africanus* и *Homo*. Около 2,5–2 млн лет назад появляются более крупные массивные австралопитеки — виды австралопитека бойсова (*A. boisei*, или зинджантроп) из Восточной Африки и австралопитека массивного (*A. robustus*, или парантроп) из Южной Африки. Все они обладали массивным сложением, мощными гребнями на черепе и исключительно крупными задними зубами с толстой эмалью.

На время 3–2 млн лет скорее всего приходится и выделение линии *Homo*, предком которого был афарский австралопитек или вообще австралопитек грацильного типа, близкий к *A. africanus*. Первым представителем рода *Homo* принято считать «человека умелого» — *H. habilis*, известного по находкам периода 1,9–1,6 млн лет (возможно, до 2,4 млн лет назад) преимущественно из Восточной, отчасти и Южной Африки. По внешнему виду и размерам тела хабилис еще походил на грацильного австралопитека, отличаясь от него прежде всего абсолютно и относительно более крупным мозгом с некоторыми прогрессивными чертами макроструктуры (например, рисунок борозд, особенно в лобно-орбитальной области), а также устойчивой ассоциацией его остатков с древнейшей каменной культурой человечества — олдувайской.

Однако таксономический статус гоминид периода 2–1,6 млн лет назад все же пока не вполне ясен; возможно, что *H. habilis* и не был единственным видом рода *Homo* в этом временном интервале.

Очевидно, что оба основных этапа развития ранних гоминид определяются в первую очередь экологическими и генетическими причинами и отражают процессы филогенетического ветвления — кладогенеза. Характерно сочетание постепенного развития, в основе которого было накопление малых мутаций под контролем естественного отбора, с прерывистой (дискретной) эволюцией, связанной с освоением новых экологических ниш и биосферными кризисами.

На ранних этапах эволюции гоминид, видимо, преобладали кладогенетические тенденции, например сосуществование двух ветвей — *Australopithecus* и *Homo* — в Кооби-Фора (Кения), Олдувае (Танзания) и других местах. Предполагается наличие у них различных полей адаптации даже в пределах одной экологической ниши. Это могут быть: пищевые специализации, особенности репродуктивного поведения, генетическая изоляция и т.д., что объясняет сосуществование разных видов ранних гоминид в довольно широких временных интервалах. Конечно, это не исключает возможности частичных смешений, особенно у истоков расхождения линий от общего предка, как, например, у поздних австралопитеков и самых ранних *Homo*.

Состав семейства гоминид в значительной степени определяется выбором таксономического критерия, который может быть биомолекулярным, морфологическим, археологическим, философским. Наиболее

обоснованным представляется использование прежде всего морфологического (палеонтологического) критерия, в соответствии с которым к семейству гоминид следует относить роды *Australopithecus* и *Homo* по наличию у них структурных признаков прямохождения как ключевой адаптации предков человека к новой экологической нише. Этот комплекс сформировался опережающими темпами, по сравнению с другими, системами гоминизации (рука, мозг и др.), что соответствует принципу мозаичности, неравномерности эволюции в линии человека, сформулированному еще Ж. Ламарком, Ч. Дарвином, Ф. Энгельсом и др. Семейство *Hominidae* обычно подразделяется на два подсемейства: *Australopithecinae* и *Homininae* с родами *Australopithecus* и *Homo* соответственно.

Ранние этапы эволюции человека протекали в основном в Восточной Африке. В пользу африканской прародины гоминид свидетельствуют палеогеографические и палеоэкологические факты, биомолекулярные и палеонтологические данные, как и сведения из области первобытной археологии. В то же время значительное удревнение датировок археологических материалов и некоторых палеоантропологических находок из различных районов азиатского континента — от Передней Азии до Китая, и отчасти Южной Европы, допускает возможность очень ранних миграций гоминид из Африки.

Глава 4

ПРОИСХОЖДЕНИЕ *HOMO SAPIENS*

Ранние гоминиды — австралопитековые — жили на рубеже третичного и четвертичного периодов, эволюция же рода *Homo* протекала уже в плейстоцене. Главным событием плейстоценовой эпохи явилось формирование таксона *H. sapiens*. Это был очень сложный и длительный процесс, завершившийся примерно 40 000-35 000 лет назад.

§ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПЕРИОДИЗАЦИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНА

Эволюция гоминид в плейстоцене протекала в условиях значительных изменений климата, флоры и фауны. На протяжении почти 90% эпохи климат был холоднее современного. В периоды похолоданий в средних широтах Северного полушария происходили большие континентальные оледенения; типично чередование оледенений с межледниковьями при постепенном усилении похолодания. В эпоху максимального оледенения площадь ледников превышала современную примерно в 13 раз, ледниковый покров в Северном полушарии достигал 56° с.ш., местами и 40° с.ш. Уровень Мирового океана в это время понижался, а в межледниковье — повышался. Растительный мир по составу был близок к современному, но отличался распределением зональной растительности, тундровая флора развивалась в районах, близких к леднику. Что касается фауны, то в ее составе происходили существенные изменения: появились различные арктические формы, в том числе мамонт, шерстистый носорог, северный олень, пещерный медведь и др.

Таблица 4

Схема плейстоцена и палеолита*

Период	Дата (млн лет)	Основная культура
Эоплейстоцен: виллафранк (Дунай) гюнц	2,0-0,6 2,0-0,8 0,8-0,6	нижний палеолит: олдувайская (галечная)
Нижний плейстоцен: гюнц-миндель миндель	0,6-0,4 0,6-0,5 0,5-0,4	древний ашель
Средний плейстоцен: миндель-рисс рисс	0,4-0,2 0,4-0,25 0,25-0,2	средний и поздний ашель
Верхний плейстоцен: рисс-вюрм вюрм	0,2-0,01 0,2-0,054 0,054-0,01	средний палеолит верхний палеолит
Голоцен	0,01	мезолит

* За основу принята схема В. В. Бунака (1980) с изменениями.

В приведенной выше схеме антропогена (табл. 4) граница с третичным периодом проходит под континентальными отложениями так называемой виллафранкской фауны, включающей ископаемые формы слонов, быков, лошадей, верблюдов и ряд вымерших третичных видов. Нужно иметь в виду, что стратиграфия плейстоцена и ее сопряженность с различными культурными эпохами вызывают определенные разногласия. Так, в разных схемах граница между плиоплейстоценом (эоплейстоценом) и нижним плейстоценом проводится на уровне от 1,0/0,9 до 0,6 млн лет, а верхняя граница плейстоцена (с голоценом) — от 8000 до 16 000 лет, в среднем — 10 000 лет (по окончании последнего материкового оледенения на севере Европы, что сопровождалось значительным увеличением теплообеспечения Земли).

Наиболее распространенной, прежде всего для Западной Европы, является альпийская шкала с четырьмя последовательными ледниковыми эпохами, выделяемыми по наступаниям ледников в Альпах: гюнц, миндель, ресс и вюрм. В табл. 5 приводится стратиграфия плейстоцена для трех совмещающихся шкал: альпийской, северо-европейской и восточно-европейской. Южнее ледников наступало увлажнение климата, понижался океан, возникали сухопутные мосты. В тропических и субтропических районах Африки и Азии происходила смена дождливых периодов (плювиалов) засушливыми (аридами). К сожалению, очень важные для понимания эволюции человечества климатические события Восточной Африки трудно сопоставлять со шкалами других районов ойкумены, и особенно с оледенениями.

Таблица 5

Схема сравнительной стратиграфии для различных районов Евразии*

Подразделения	Альпийская шкала	Северо-европейская шкала	Восточно-европейская шкала		Восточно-Сибирские стратиграфические горизонты
Верхний плейстоцен	вюрм	Висла	Валдай	верхний средний нижний	сарганский каргинский зырянский
	ресс-вюрм	эм	микулинский		казанцевский
Средний плейстоцен	ресс	варга заале	московский одинцовский днепровский		самаровский
	миндель ресс	гольштейн	лихвинский		тобольский
Нижний плейстоцен	миндель гюнц- миндель	эльстер кромер	окский колкотовский платовский Михайловский		
Эоплейстоцен	гюнц	менапий	морозовский		
	Дунай-гюнц	ваалий	ногайский жеваховский бошерницкий		
	Дунай	эбуроний	домашкинский		

Общее число больших и малых климатических циклов могло быть значительно большим: по некоторым данным, до 18–20 ледниково-межледниковых периодов; всего же, начиная с эпохи афарских австралопитеков, становящееся человечество пережило до 100 зафиксированных климатических перемен (Раер, 1995).

Период от исчезновения ранних представителей рода *Homo* — хабилитов — до массового заселения планеты сапиенсом имел огромную хронологическую протяженность — от 1,5 до 0,04 млн лет. Значительная часть его приходится на время существования древнейших людей — архантропов (от греч. «*archaios*» — древний). Это собирательное наименование древнейших ископаемых людей из эоплейстоцена, нижнего и отчасти среднего плейстоцена Афроевразии. В таксономическом аспекте ему соответствует вид *H. erectus*, хотя к архантропам в принципе можно относить и более раннего хабилитиса с соответствующим удревнением нижней границы существования этой группы гоминид.

Видовое наименование *H. erectus* («человек прямоходящий», далее — эректус) было введено Б. Кэмбеллом в 1962 г. вместо распространенного до того времени родового обозначения «питекантроп выпрямленный» — *Pithecanthropus erectus* Dubois, 1894 (рис. 26). Эта замена отражает преобладающую в современной систематике приматов и гоминид тенденцию к объединению таксонов. Наиболее ранние представители эректуса известны из тропических районов Восточной Африки; видимо, не позднее 1 млн лет назад этот вид стал широко расселяться по Евразии. Происходил процесс «веерного» распространения архантропов в зону умеренного пояса — на запад и восток. К виду эректуса обычно относят: питекантропов Индонезии, синантропов Восточной Азии, восточноафриканских эректусов (Танзания, Кения, Эфиопия), атлантропов из Северной Африки (Алжир, Марокко) и, возможно, также находки самых ранних плейстоценовых гоминид Европы*.

По сравнению с древнейшими *Homo* архантропы имели уже более крупные размеры тела (рост у мужчин — 160–170 см и выше) и мозга. Объем мозга составлял в среднем 1029 см³** при индивидуальных вариациях от 727 до 1225 см³, возможно, даже до 1350–1400 см³; показатель церебрализации был около 2,0, т.е. ниже, чем у современного человека, хотя индивидуально могли встречаться и современные значения коэффициента.

Типично сочетание четко выраженного комплекса прямохождения со многими архаическими признаками в строении мозга (эндокрана), черепа, дентиции, длинных костей. Так, питекантропам свойственна комбинация примитивной структуры эндокрана (клювовидность лобных долей, узость височных и уплощенность теменных) с признаками очагов усиленного роста в затылочно-теменно-височной и лобной областях. Череп длинный и низкий, с мощным надглазничным валиком, суженным и покатым лбом, сильным затылочным рельефом, выступанием лицевого отдела (прогнатизмом) в подносовой области, плоскими носовыми костями, массивными челюстями без выдающегося подбородка; зубы крупные, тавродонтные (с объемистой полостью); кости скелета часто сильно кортикализированы.

* Существует, однако, мнение, что самых ранних восточно-африканских эректусов следует выделить в самостоятельный вид *H. ergaster* (Roberts, 1993).

** 937,2 см³ в среднем для «классических» африканских и азиатских эректусов (Tobias, 1987).

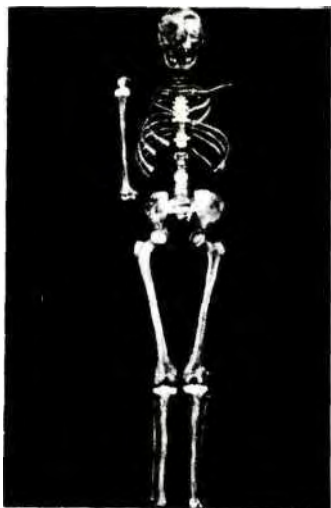


Рис. 26. *Homo erectus*

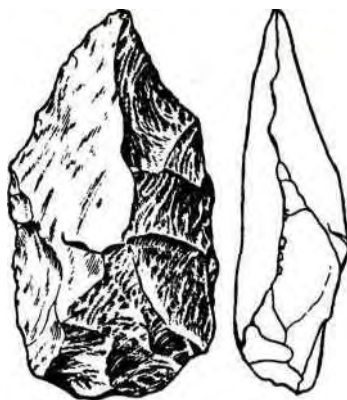


Рис. 27. Ашельское рубило

Период существования архантропов совпадает с начальными этапами развития основной каменной культуры нижнего палеолита — ашельской. Ее главное функциональное отличие — способность отделять крупные отщепы для ручных рубил. Крупное массивное ручное рубило с двусторонней оббивкой считается первым универсальным орудием выдержанной формы, сделанным из куска камня или отщепа (рис. 27). Другой, также распространенный тип массивного орудия — кливер (колун), с поперечным необработанным лезвием и симметрично оббитыми краями. Однако наряду с ними нередко встречались также и чопперы, отщепы; в нескольких ашельских памятниках обнаружены обломки деревянных копий. Предполагают, что в тропических районах, в условиях влажного леса, могли возникать и некаменные культуры, в том числе гипотетическая «бамбуковая культура» индонезийских питекантропов. Ашельцы жили небольшими замкнутыми группами, занимались охотой, собирательством. В эту эпоху достаточно прочно освоено и употребление огня; видимо, к ней же относится и начало речевого общения.

Наибольшее значение для происхождения *H. sapiens* имеет период от среднего плейстоцена до середины вюрма, начиная примерно с 0,3—0,25 млн лет назад. Это была уже эпоха широкого расселения гоминид во внутритропическом пространстве. Разнообразное по физическому типу население Афроевразии этого времени именуют палеоантропами (от греч. «*palaios*» — древний), т.е. древними людьми. Обычна их ассоциация с позднеашельской и мустьерской культурами среднего палеолита. Они, таким образом, представляют как бы переходный пласт от архантропов к неолитическим антропам (от греч. «*neos*» — новый) — сапиенсам. Однако это только схема, которая значительно упрощает действительную картину эволюционной динамики плейстоценовых гоминид. В отличие от архантропов, фактически однозначно относимых к таксону *H. erectus*, таксономическое

положение различных групп палеоантропов является предметом дискуссии. Это объясняется их значительной морфологической гетерогенностью, разной степенью выраженности архаических и сапиентных черт. Все же преобладающую часть палеоантропов относят обычно к таксону *H. neanderthalensis* (*H. sapiens neanderthalensis*). Согласно другому мнению, ранним подвидом *H. sapiens* периода 0,5—0,04 млн лет являлся архаический сапиенс, одной из групп которого были неандертальцы.

Центральная проблема поздних этапов гоминизации — время и территория возникновения *H. sapiens*. Прежде чем перейти к изложению основных точек зрения на эти вопросы, следует рассмотреть существующие данные о находках хронологических предшественников сапиенса в Старом Свете (рис. 28).

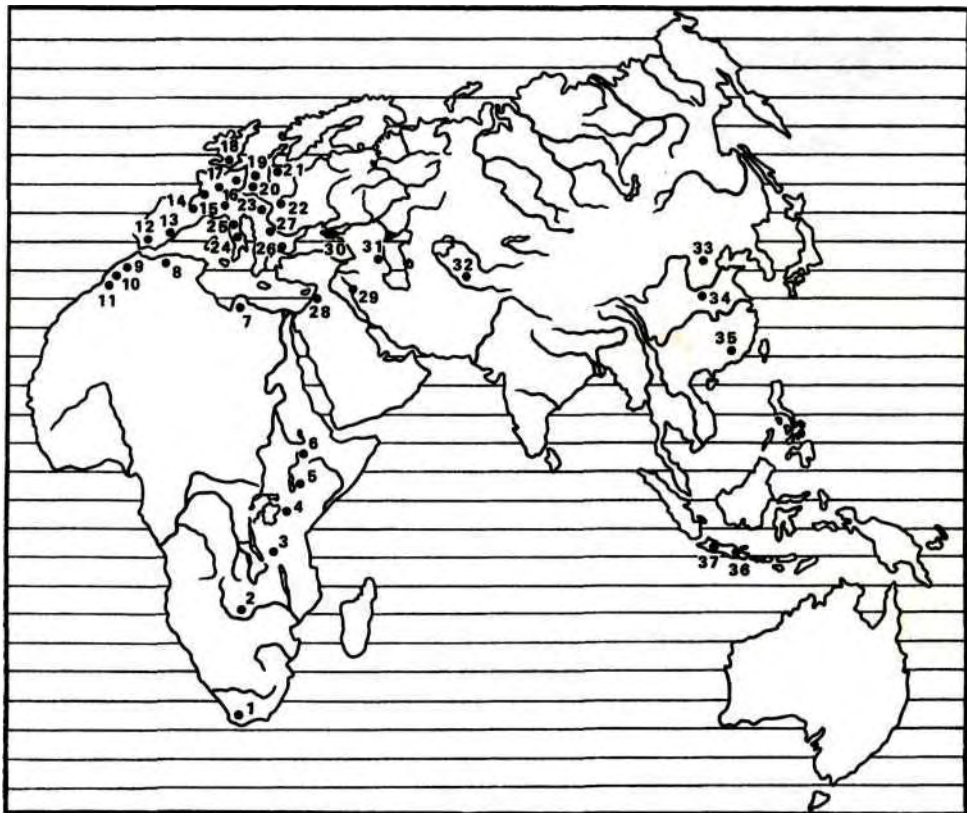


Рис. 28. Основные находки ископаемых гоминид нижнего и среднего палеолита: 1 — Салданыя (Хопфилд); 2 — Брокен-Хилл; 3 — Эяси; 4 — Олдувай; 5 — В. Туркана; 6 — Омо; 7 — Хауа Фтеах; 8 — Тернифина; 9 — Джебел Ирхуд; 10 — Сиди-Абдер-рахман; 11 — Темара, Рабат; 12 — Гибралтар; 13 — Баньолас; 14 — Араго, Монморен; 15 — Фонтешевад; 16 — Ла Шапель-о-Сен, Ла Феррасси, Ле Мустье, Пеш-де-Лазе; 17 — Спи, Ла Нолетт; 18 — Сванскомб; 19 — Неандерталь; 20 — Мауэр, Штейнгейм; 21 — Эрингсдорф; 22 — Гановцы; 23 — Вертешсёллеш; 24 — Саккопасторе, Кагель-ди-Гундо; 25 — Монте-Чирчео; 26 — Петралона; 27 — Крапина; 28 — Схул, Табун, Кафзех, Амуд; 29 — Шанидар; 30 — Киик-Коба, Староселье, Заскальная; 31 — Азык; 32 — Тешик-Таш; 33 — Чжоукоудянь; 34 — Лантьянь; 35 — Мапа; 36 — Триниль, Нгандонг (Соло), Моджокерто; 37 — Сангиран

§ 2. КРАТКИЙ ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ГОМИНИД АФРОЕВРАЗИИ ЭПОХИ ПЛЕЙСТОЦЕНА

Африка. На африканском континенте эректус существовал не менее 1 млн лет (1,6/1,5—0,3 млн лет назад). Древнейшие бесспорные эректусы Восточной Африки обнаружены в Кении. Это череп 3733 из верхнего горизонта формации Кооби-Фора древностью 1,5 млн лет и находка почти полного скелета мальчика-подростка на стоянке Нариокотоме-Ш (западный берег оз. Туркана), абсолютный возраст которой 1,6 млн лет. Скелет принадлежал высокорослому архантропу с длиной тела (взрослого) до 180 см; зубы очень сходны с зубами синантропа. К ранним представителям таксона *H. erectus* иногда относят и череп 1470, а также некоторые кости посткраниального скелета (бедренную, тазовую) из Кооби-Фора древностью около 1,9 млн лет назад. В Южной Африке эректусы, видимо, появились позднее, около 1 млн лет назад.

В ряде восточно- и, возможно, также североафриканских местонахождений прослеживается хронологическая, а подчас и морфологическая преемственность более ранних и поздних гоминид. Выше приводились примеры такой преемственности между хабилисами и эректусами в Танзании (Олдувай), Кении (Кооби-Фора) и Эфиопии (Омо). В Омо с помощью трех хронологических шкал (радиометрической, палеомагнитной и биостратиграфической) выявлено отчетливое «вертикальное» распределение гоминид рода *Homo*: *H. habilis* с датировкой 2-1,6 млн лет предшествует *H. erectus* древностью около 1,2 млн лет: этот ряд замыкается архаическим сапиенсом, предполагаемый возраст которого примерно 0,1 млн лет.

Следовательно, около 100 000 лет назад в Омо (формация Кибиш) уже существовали гоминиды вполне сапиентного облика с современным объемом мозга, округлым затылком, высоким сводом черепа, умеренно выраженным рельефом лобной области, выступающим подбородком. Интересно, что в этом же местонахождении встречаются и более примитивные черепа (Омо II), обнаруживающие при современной емкости некоторые черты сходства с поздними африканскими эректусами или архаическими сапиенсами, — как Брокен-Хилл (Замбия) или Хопфилд (ЮАР). Для всех этих гоминид характерна сильно изогнутая затылочная кость с развитым поперечным валиком. Если бы находки Омо I и Омо II были сделаны в разных местах, то вполне возможно, что их сочли бы представителями различных филетических линий гоминид. И это далеко не единственный пример морфологического разнообразия в одном и том же локусе: изменчивость популяций ископаемого человека нередко была очень высокой. Существует точка зрения, что между всеми названными выше гоминидами Восточной и Южной Африки нет жесткой границы, их можно связать переходными формами как с более ранними находками, так и с протоавстралоидным сапиенсом из Флорисбада (ЮАР).

Можно назвать еще несколько примеров раннего проявления сапиентации в Африке. Среди них ряд верхнеплейстоценовых гоминид из Восточной Африки, например череп из Летоли (отложения Нгалоги) в Танзании древностью примерно 120 000 лет, сочетающий современные и архаические черты и обнаруживающий сходство с ранним африканским сапиенсом из Омо. К числу архаичных сапиенсов периода 0,2-0,1 млн лет, по-видимому, относится и находка (правда, не в первичном

залегании) очень минерализованного черепа с емкостью 1300-1400 см³ из области Западной Туркана в Кении (Элие-Спрингс). Прослеживается сходство с группой Брокен-Хилл-Хопфилд. Особый интерес представляют некоторые материалы из района Восточная Туркана, прежде всего «челюсть 730» глубокой древности, но с подобием подбородочного выступа. В Южной Африке известны скелетные остатки сапиенса с хорошо выраженным подбородком, датируемые 115 000-80 000 лет назад.

Возможна хронологическая и морфологическая преемственность гоминид и из североафриканского региона. Это атлантропы и близкие к ним формы из Алжира и Марокко (Тернифина, Сидиабдеррахман, Томас, Рабат, Сале, Темара) древностью 360 000-115 000 лет назад. Характерны некоторые архаические особенности: небольшая емкость черепов, массивный жевательный аппарат. Эволюционная преемственность прослеживается от этой группы к ископаемым африканским неантропам (Афалу, Тафоральт и др.), как и к некоторым ранним европейским гоминидам (Мауэр, Монморен). Высказывается также гипотеза о генеалогической связи африканских архантропов с местными палеоантропами, как, например, Джебел Ирхуд из Марокко, которые послужили предками архаических кроманьонцев. Последние в период вюрмского оледенения переселились в Европу, где и дали начало кроманьонской расе (Ферембах, 1985).

Все эти данные подтверждают мнение, что процессы сапиентации в Африке действительно имеют весьма давние и обширные корни.

Европа. Древнейшие достоверные следы культурной деятельности европейского человека относятся ко времени не менее 1 млн лет назад, а возможно, и более раннему: до 2 млн лет для Центрального массива Франции (Bonifay et al., 1989). Имеются и сведения о довольно раннем появлении гоминид в Испании. Можно предположить, что эти люди, скорее всего проникавшие на юг Европы из Северной Африки, еще не обосновались здесь постоянно, так как костные остатки древнейших *Homo* в Европе имеют возраст 0,6—0,5 максимально до 0,8—0,7 млн лет (Bermudez de Castro et al., 1997).

Основной этап освоения Европы приходится на нижний и особенно средний плейстоцен, когда гоминиды уже широко расселились по континенту: их ископаемые остатки обнаружены в Западной, Центральной, Южной и Восточной Европе. Наиболее ранними находками являются Атапуэрка (Испания), Гейдельберг, или Мауэр (Германия), Араго и Монморен (Франция), Вертешёллеш (Венгрия), Петралона (Греция), Бильцингслебен (Германия) и др. Большинство среднеплейстоценовых людей Европы характеризуются сочетанием в разных пропорциях прогрессивных (сапиентных) и архаических черт и представляют собой «промежуточный» гетерогенный пласт между *H. erectus* и *H. sapiens*. Так, человек из Вертешёллеш, остатки которого вместе с чопперами обнаружены в травертиновом карьере недалеко от Будапешта, имел уже вполне современную абсолютную и относительную массу мозга. Емкость черепа у этого гоминида, жившего не позднее 350 000 лет назад, равна 1350—1400 см³, в то же время затылочная кость очень толста и массивна, с сильным наружным рельефом. Таксономический диагноз ранних плейстоценовых гоминид Европы колеблется: поздний эректус, архаический сапиенс (пресапиенс), ранний неандерталец (пренеандерталец).

Дальнейший этап сапиентации представлен группой европейских палеоантропов древностью примерно 250 000—200 000 лет. Сюда относятся прежде всего находки из Сванскомба (Южная Англия, близ Грейвсенда) и Штейнгейма (Германия), недалеко от Штутгарта. С этими гоминидами связана концепция «пресапиенса». Предполагалось, что в эту эпоху уже можно морфологически отграничить линию, идущую к сапиенсу («пресапиенсы»), от тупиковых ветвей предков неандертальцев («пренеандертальцы»). Однако полученные дополнительные данные, расширившие представления о размахе изменчивости в популяциях гоминид, не подтвердили эту гипотезу. Возможно, что в среднем и верхнем плейстоцене Европы существовала единая сложная эволюционная линия или скорее пласт, характеризующийся постепенным накоплением сапиентных признаков в различных комбинациях с архаическими, однако по результатам анализа среднеплейстоценовых находок пока не удастся уверенно выделить линию сапиенса. Отчасти это связано, конечно, с неполнотой и фрагментарностью многих материалов, как и с трудностями их точного датирования, но картину сапиентации, несомненно, усложняла и возможность межпопуляционных контактов, создававшая основу для эволюции по «сетевидному типу» при ослаблении тенденций дивергентного видообразования. Создается впечатление, что эволюция европейских гоминид привела к появлению «незавершенного сапиенса» — неандертальца, тогда как анатомически современный человек мигрировал в Европу из Африки и/или Передней Азии.

Морфологическое разнообразие при разном соотношении архаических и сапиентных черт характерно и для европейских гоминид верхнеплейстоценового времени (Эрингсдорф, Саккопасторе, Фонтешевад и др.). Особого внимания заслуживает французская находка Фонтешевад I древностью не менее 100 000 лет. На этом фрагменте черепа отсутствовал сплошной надглазничный валик, являвшийся почти непреложной принадлежностью «формирующихся людей», в отличие от «готового человека» — сапиенса. Но находки из Фонтешевад весьма неполные и имеют ряд архаических признаков. Поэтому не исключена их принадлежность к группе архаического сапиенса — пренеандертальца.

Этап антропогенеза, непосредственно предшествовавший массовому появлению *H. sapiens* в Старом Свете, приходится на раннюю фазу последнего (вюрмского) оледенения. В это время в Европе широко распространилась основная культура среднего палеолита — мустье (по названию грота Ле Мустье во Франции). Мустье — развитая каменная культура, характеризующаяся мультифункциональностью, представленная несколькими десятками типов орудий устойчивой формы. Среди них разнообразные остроконечники, скребла, скобели и др. (рис. 29). В одной только Франции выделяют свыше 60 типов таких орудий (Борд). Для эпохи среднего палеолита характерно изготовление орудий на пластинах и отщепах, нередко с предварительной обработкой каменных заготовок — нуклеусов (техника леваллуа), вторичная обработка отщепов. Возможно появление в позднем мустье составных орудий (деревянного копья с кремневым наконечником); в некоторых мустьерских стоянках встречаются орудия из кости (острия, шилья, ретушеры).

Мустьерцы охотились на крупных животных (мамонта, пещерного медведя, носорога, сайгу, дикого осла, горного козла и др.), жили небольшими группами по 20-30 человек. Социальная жизнь значительно

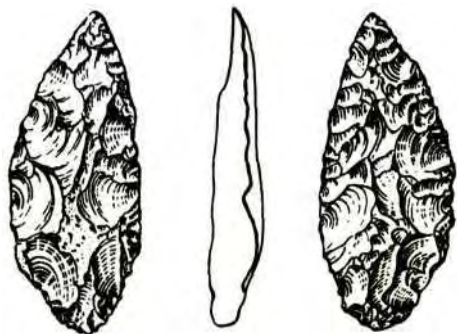


Рис. 29. Мустьерский остроконечник

усложнилась; некоторые археологи считают, что уже в эту эпоху началось становление родового общества, формирование определенных ритуалов (например, культ пещерного медведя в швейцарской пещере Драхенлох); проявляются черты заботы о соплеменниках (палеоантропы-инвалиды, дожившие до пожилого возраста); прослеживаются зачатки искусства, достигшего бурного развития в верхнем палеолите. Стоянки мустьерских людей разнообразны: открытые и пещерные, кратковременные охотничьи лагеря и долговременные базовые сооружения, мастерские. В мустьерскую эпоху в Европе и некоторых других районах Старого Света, видимо, появились и первые сапиенсы.

Наиболее распространенным вариантом гоминид в среднем палеолите Европы был неандертальский — прежде всего «классические» (или «типичные»), преимущественно западноевропейские неандертальцы (рис. 30).

Термин «неандертальцы» происходит от названия одного из первых местонахождений европейского плейстоценового человека, открытого в 1856 г. в Неандертале близ Дюссельдорфа (Германия). Вид *H. neanderthalensis* King выделен еще в 1864 г., но некоторые специалисты считают его не самостоятельным видом, а подвидом таксона *H. sapiens* — *H. sapiens neanderthalensis* (Б. Кэмбел, 1966). Основанием для такого объединения послужили новейшие исследования и результаты реконструкции физического облика, локомоции, образа жизни, интеллекта, речевых способностей, культуры неандертальцев, которые показали высокий уровень развития этих ископаемых людей. Другой аргумент — факты, свидетельствующие о возможном сосуществовании неандертальцев и ранних «настоящих» сапиенсов (*H. sapiens sapiens*) и смешениях между ними. Схема жесткой ассоциации физического типа неандертальцев с мустье, а сапиенса — с верхним палеолитом тоже полностью не подтвердилась.

Вюрмские неандертальцы населяли преимущественно приледниковую зону Европы: большая часть находок сделана южнее 50° с. ш., по которому приблизительно проходила граница максимального (рисского) ледника и зоны вечной мерзлоты. Особенно много остатков ископаемых людей известно с территорий Франции, Бельгии, Германии, Италии, Испании, Югославии, Чехословакии и др. Но классические неандертальцы жили не только в Европе; известны их находки в Северной Африке (Марокко), Передней и Средней Азии, возможно, и в других районах Земли. Хронологические границы существования поздних классических неандертальцев: около 70 000—35 000 лет назад.

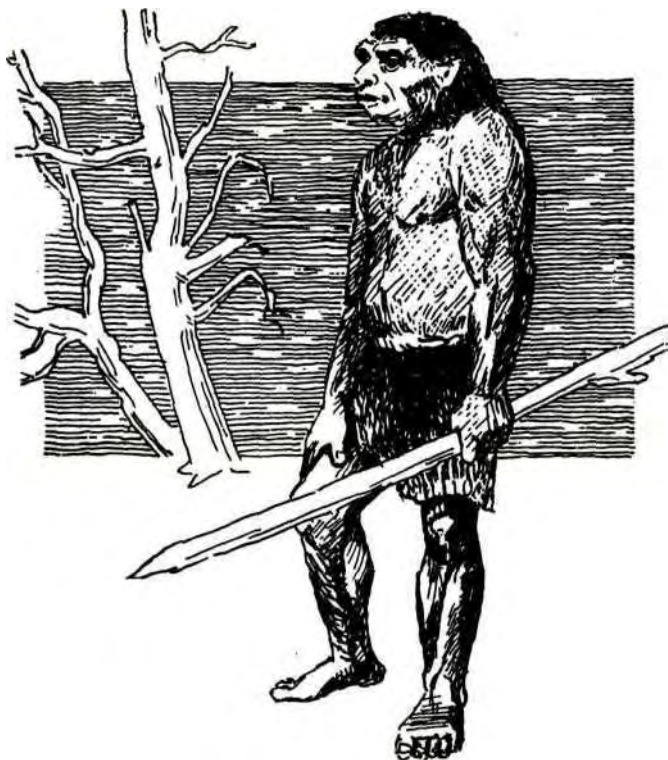


Рис. 30. Неандерталец

Физический тип гоминид имел отпечаток адаптации к суровым условиям перигляциальной зоны: широкоплечесть при сравнительной малорослости (длина тела мужчин в среднем 160-163 см), некоторое укорочение «рефрижераторных органов» (предплечья, по сравнению с плечом и голени сравнительно с бедром), высокое отношение массы тела к его поверхности, сильное развитие мускулатуры и костяка, внутренняя массивность скелета (высокий уровень компактизации), которая могла быть следствием функциональной адаптации или проявлением специфических особенностей обменно-гормонального статуса, но в далеко зашедших случаях, возможно, вызывала вторичную анемию из-за атрофии кроветворной ткани. Все эти признаки, особенно уменьшение поверхности тела по отношению к его объему (т.е. теплоотдачи), рассматриваются в качестве адаптации к холодному или умеренному климату начала последнего оледенения. Грубость и массивность костяка объясняется также необходимостью противостоять различным силовым механическим нагрузкам. Эта особенность проявлялась уже в раннем детстве. У 6—8-месячного ребенка неандертальца из Крыма (Киик-Коба) тип поперечного сечения ребер массивный, округленный, а не в виде вытянутого овала, как у современного человека. Исключительна толстостенность костей конечностей и даже ключиц у 8-9-летнего неандертальца из Узбекистана (Тешик-Таш). По-видимому, продолжительность жизни неандертальцев была невелика, и они крайне редко доживали до конца репродуктивного периода.

Мозг неандертальцев крупный, его объем нередко превышал средний для современного человека; по реконструкциям эндокранов предполагается праворукость. Отмечается некоторое недоразвитие лобной коры, участвующей в регуляции высших психических функций. Череп характеризуется большими размерами, удлинённой формой (долихокранией), массивным надглазничным торусом, низким сводом и скошенным лбом. Затылок обычно в форме «шиньона». Такое удлинение задней части черепа рассматривают как «противовес» очень крупному, длинному, высокому и массивному лицевому отделу с большими, часто очень стертými передними зубами, вздутой верхней челюстью, отсутствием Клыкковых ямок. Эти своеобразные черты связываются главным образом с адаптацией к мощным силовым нагрузкам со стороны челюстного аппарата, особенно латерально расположенных клыков.

Типичная неандертальская кисть отличается от современной исключительной массивностью трубчатых костей, расширением запястья, нестабильностью формы сустава I луча, наличием компенсаторных признаков, облегчавших противопоставление большого пальца. Иными словами, многие черты кисти отражают адаптацию к силовому захвату, что, возможно, делало руку неандертальца менее ловкой по сравнению с ее современным типом.

Все эти особенности, разумеется, придавали облику неандертальцев определенное своеобразие, но не отделяли их глухой стеной от остальных гоминид. Почти все перечисленные признаки, особенно в смягченном виде, были достаточно распространены среди других палеоантропов, встречались они и раньше, и позднее. Поэтому состав неандертальского вида (или подвида) может быть более широким, с включением в него не только поздних вюрмских неандертальцев, но и многих более ранних палеоантропов.

Первые мустьерские архаические сапиенсы Европы известны по немногочисленным находкам из некоторых ее южных и восточных районов: Крыма (Староселье), Приазовья (Рожок), Кавказа (Ахштырская пещера между Сочи и Адлером), возможно, бассейна Днепра (Романково, Самара). Особенно большое значение имела находка неполного скелета ребенка 1,5–2 лет из пещеры Староселье (близ Бахчисарая) на долговременной охотничьей стоянке (рис. 31). У этого гоминида преобладают черты сапиенса в сочетании с культурой позднего мустье. Чрезвычайно пеструю и даже загадочную картину представляют находки из пещеры Крапина близ Загреба (Хорватия) древностью от 80–70 до 30 тыс. лет назад. Здесь наряду с неандертальцами обнаружены и остатки людей более сапиентного типа — с прямым, довольно грацильным лбом, выступающим подбородком и т.д.

Азия. Пока нельзя сказать определенно, когда появились древнейшие гоминиды на азиатском континенте. Выше упоминалось мнение, что среди плиоценовых и раннеплейстоценовых гоминоидов — гигантопитеков и мегантропов — были и представители азиатской ветви массивных австралопитеков. Высказывалось также предположение, что некоторые азиатские находки гоминид, например ребенок из Моджокерто (Ява), могут быть причислены к виду *H. habilis*. Однако малый возраст, фрагментарность

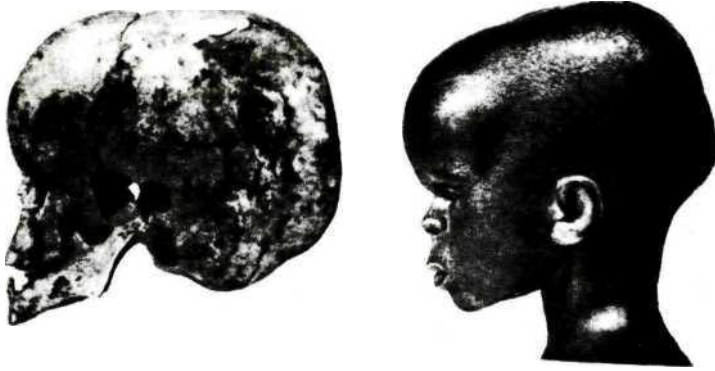


Рис. 31. Ребенок из Староселья

находки и противоречивые данные о ее древности не позволяют сделать столь определенный вывод. В целом же хронология ранних гоминид Юго-Восточной Азии (0, 8–0, 5 млн лет для большей части находок индонезийских питекантропов) соответствует временным границам эректусов, но не хабилисов.

Стоянки архантропов в Индокитае (Таиланд) также имеют древность 0, 7–0, 6 млн лет назад.

Если судить по археологическим материалам, первые гоминиды могли проникнуть в Азию еще в эоплейстоцене: известна датировка свыше 1 млн лет для раннеашельской стоянки Убейдиа (Израиль). Но физический тип носителей этой культуры остается пока неизвестным. В ашельскую эпоху человек уже заселил все основные районы Азии — Передней, Средней, Южной, Юго-Восточной и Восточной. Существование в Азии древнейшей олдувайской культуры остается под вопросом. Хотя галечные орудия были обнаружены в нескольких местонахождениях, в том числе на Алтае и на Дальнем Востоке, по-видимому, также в Якутии, имеются расхождения в их датировании. Так, для нижнего слоя стоянки на р. Улалинке (район Горно-Алтайска) датировки колеблются от верхнего плейстоцена до нижнего плейстоцена и даже позже. Известно, что в некоторых регионах Азии галечная культура существовала и в среднем плейстоцене.

В Восточной и Юго-Восточной Азии хронологическая и морфологическая преемственность гоминид более отчетлива на ранних этапах их эволюции. В Индонезии она очевидна для питекантропов Явы (1, 2–0, 5 млн лет)* и «явантропов» из Нгандонга (солосский человек древностью менее 0, 1 млн лет назад). При сравнении этих групп гоминид прослеживается небольшое увеличение объема мозга: в среднем от 930 до 1151 см³; общей чертой является массивный череп со слабоизогнутым основанием. Значительно сложнее вопрос о преемственности на более поздних фазах сапиентации. Иногда ее пытаются установить по линии яванских гоминид: поздний солосский питекантроп (Нгандонг) — сапиенс без определенной

* По некоторым данным, максимально до 1, 7 млн лет (Semah, 1986).

датировки (Ваджак). Эта форма, впрочем, достаточно атипичная и неконсолидированная. Довольно гипотетична и другая схема реконструкции: поздние питекантропы Явы — позднеплейстоценовый сапиенс из Австралии (Кау-Свэмп). Древнейший датированный сапиенс австралоазиатского региона — юношеский череп протоавстралоидного типа из пещеры Ниа на Калимантане, имеющий возраст около 40 000 лет. Высказывается гипотеза, что заселение Австралии в верхнем палеолите происходило популяциями двух типов: более массивные гоминиды проникли на запад континента с Явы и из соседних областей, а более грацильные — на северо-восток; возможно, они были связаны в своем генезисе с Южным Китаем и мигрировали в Австралию через Индокитай, Калимантан, Новую Гвинею. В Южной Азии (Нармада, Индия) найден очень крупный череп прогрессивного эректуса или архаического сапиенса с «современной» емкостью (1300 см³), датируемый средним верхним плейстоценом.

В восточноазиатском регионе (Китай) хронологическая и морфологическая преемственность снова более определена на уровне ранних гоминид: от древнейшего (свыше 1,5 млн лет) эректуса из Данау (провинция Юньнань) и примитивного синантропа лантьянского (около 1,1 млн лет) с малой емкостью черепа (775–783 см³) до более позднего и прогрессивного синантропа пекинского древностью от 460 000 до 230 000 лет назад с более крупным мозгом (в среднем 1040 см³). Сходную древность имеют и остатки *H. erectus* из Вьетнама (провинция Лангшон на границе с КНР): 300 000–250 000 лет.

Далее можно упомянуть некоторые находки, обнаруживающие в морфологическом отношении переходные черты от синантропа к архаическому сапиенсу. Это предполагаемые более прогрессивные потомки синантропа, остатки которых обнаружены близ деревни Суйцзяю, или раннесапиентный человек из Дали (пров. Шэньси) древностью около 200 000 лет. Китайские антропологи и археологи указывают на существование в местонахождениях некоторых архаических сапиенсов, например человека из Динцуна, преемственности и археологических традиций с чжоукоудянской культурой синантропа. Впрочем, не исключено и более раннее возникновение архаического *H. sapiens* с признаками *H. erectus* в Восточной Азии, если судить по находкам черепов на стоянке Цзиньнюшань в провинции Ляонин (северо-восток КНР) и в провинции Аньхой (восток КНР) с датировкой не менее 0,2 млн лет (урановый метод).

К группе «переходных вариантов» относятся также Мапа, Чаньян, Ордос (Внутренняя Монголия). По большей части эти материалы фрагментарны и слабо датированы, но, принимая во внимание и археологические данные, нельзя исключить вероятность преемственного развития гоминид и на восточной окраине ойкумены. Черты сходства с синантропом отмечаются и для одного из ранних сапиенсов из пещеры Минатогава в Японии (18 000 лет). В то же время обращает на себя внимание большое морфологическое разнообразие и отсутствие специальных черт сходства с синантропами из Чжоукоудяня у обнаруженных в непосредственной близости от этого местонахождения верхнепалеолитических людей из так называемой «шандидунской популяции».

Высказывается даже мнение, что около 0,25 млн лет назад эволюция древнего восточно-азиатского ствола заглохла; анатомически современный человек появился в этом регионе почти в то же время, что и в Африке, и Европе: около 50–30 тыс. лет назад (Reynolds, 1991; Pope, 1992).

В Передней Азии в палеолите были благоприятные условия для существования гоминид. Здесь сделаны важные находки «сапиентных мустьерцев». Многие специалисты относят к числу ранних сапиенсов мустьерского человека из пещеры Кафзех с датировкой $92\ 000 \pm 5\ 000$ лет (термолюминесцентный анализ) или 115 ± 15 тыс. лет (урановый метод),

а также наиболее прогрессивные формы гоминид из пещеры Схул (близ г. Хайфы) — Схул IV и Схул V (рис. 32), Все эти мустьерцы имеют признаки сходства с кроманьонцами — наиболее известными представителями неантропов из верхнего палеолита Европы и некоторых других регионов (рис. 33).

Среди них были высокорослые длинноногие люди с пропорциями конечностей (удлинение голени относительно бедра и предплечья относительно плеча), типичными для современных тропических групп — австралийских, негрских и др. У средне- и верхнепалеолитического человека такие «тропические» пропорции, видимо, ассоциировались с большой скоростью бега, ловкостью в прыжках и метании предметов, наблюдающейся и у современных длинноногих групп. Однако среди палестинских гоминид были и неандертальцы, как Табун I, Кебара. Другие переднеазиатские и среднеазиатские люди (Шанидар из Ирака, Амуд из Израиля, Тешик-Таш из Узбекистана) тоже обнаруживают переходные к сапиенсу черты при значительной еще «неандерталоидности» в структуре надглазничного рельефа, выступании средней части лица и других признаках.



Рис. 32. Кафзех



Рис. 33. Кроманьонец

§ 3. ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ГОМИНИДЫ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И В СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНАХ

На Кавказе человек появился, по-видимому, очень рано. В юго-восточной Грузии (Дманиси) обнаружена нижняя челюсть архантропа древностью 1,6—1,8 млн лет назад с очень ранней культурой.

Вероятную эоплейстоценовую датировку имеет и галечная культура из многослойной пещеры Азых (Нагорный Карабах). Имеются также сведения об остатках галечных культур не вполне ясной датировки в районе Алтая (Улалинка), на Дальнем Востоке (Филимошки, Усть-Ту, Кумары), в Якутии (Диринг-Юрях) и др. Предполагаемый возраст этих стоянок колеблется от верхнего плиоцена до среднего плейстоцена.

По-видимому, заселение территории СНГ в основном происходило в среднем плейстоцене. По археологическим данным, возможны миграции палеолитического населения из нескольких центров: территория Русской равнины заселялась преимущественно из Южной и Центральной Европы, Кавказ — из Передней Азии, Крым — частично из Европы, частично из Передней Азии, Средняя Азия — тоже из нескольких центров (Передней и Юго-Восточной Азии). Схема эта пока довольно гипотетична.

География раннепалеолитических памятников свидетельствует о довольно широком распространении человека в среднем плейстоцене: они известны из районов Кавказа, Молдавии, Приднестровья, Приазовья, бассейна Днепра, Закарпатья, Средней Азии, Казахстана и других мест. Однако палеоантропологические материалы этой эпохи еще скудны (рис. 34). Предположительную датировку 400—350 тыс. лет назад имеет нижняя челюсть так называемого «азыхантропа» (1968 г.) из Азыхской пещеры на Кавказе, характеризующаяся переходными чертами от архантропа к палеоантропу и напоминающая некоторых европейских «пренеандертальцев»

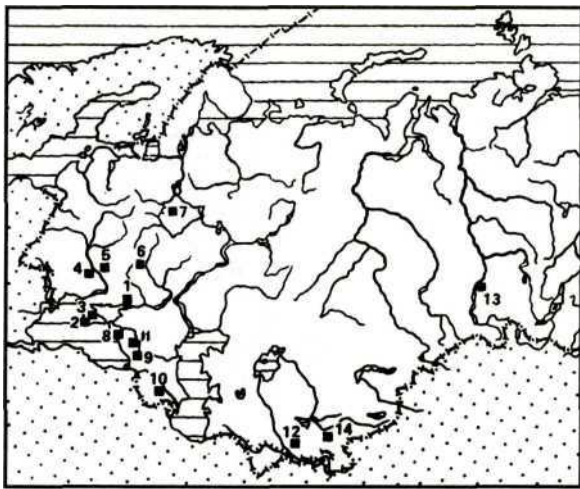


Рис. 34. Основные находки плейстоценовых гоминид на территории бывшего СССР: 1 — Рожок; 2 — Киик-Коба, Староселье; 3 — Заскальная; 4 — Романково; 5 — Самара; 6 — Костенки; 7 — Сунгирь; 8 — Ахштырская пещера; 9 — Сакажиа, Джручула; 10 — Азых; 11 — Сатанай; 12 — Тешик-Таш; 13 — Афонтова Гора; 14 — Селунгур

(Араго, Гейдельберг). В Ереване на левом борту каньона р. Раздан в верхней части аллювиальной террасы, предположительно датируемой ашелем, в 1975 г. обнаружен череп человека весьма сапиентного облика, но с пониженным сводом и толстыми костями; однако геологическая ситуация в районе находки не вполне ясна, и ее датировка нуждается в уточнении.

В Узбекистане близ г. Ферганы известна палеолитическая многослойная пещерная стоянка Сельунгур, расположенная на высоте 2000 м над ур. моря. Открытые в III культурном (ашельском) слое зубы и фрагмент плечевой кости ребенка около 10 лет с очень высокой кортикализацией, возможно, принадлежат представителю локального варианта *H. erectus*.

В конце среднего плейстоцена на территории Русской равнины началось распространение максимального днепровского (рисского) оледенения. В то время ледники доходили до уровня современного Днепропетровска. Достоверно датированных находок человека днепровской эпохи не обнаружено.

В начале верхнего плейстоцена (рисс-вюрмское, или микулинское, межледниковье) климатические условия становятся более благоприятными. Значительно возрастает освоенная человеком территория. В эпоху мустье гоминиды обитали и в более северных районах — до 52° с. ш. в бассейнах Десны и Волги, но большая часть стоянок сосредоточена на юге: Крым, Кавказ, Русская равнина, Средняя Азия, Казахстан. Особенно много мустьерских памятников в Крыму, бассейне Днестра и Прута, Приазовье, Поднепровье. Геологически начало эпохи мустье скорее всего соответствует микулинскому интергляциалу; нет достоверно датированных мустьерских стоянок домикулинского времени.

В принципе допускается возможность автохтонного развития в некоторых районах мустьерских культур на основе местного ашеля, как, например, на Русской равнине или в Закарпатье (стоянка Королево, с «переходными» чертами).

Наиболее заселенным районом в мустьерскую эпоху был Крым, где обнаружено свыше 30 стоянок. Отсюда же известны и самые полные палеоантропологические материалы. Основные находки сделаны в пещере Киик-Коба близ Симферополя (1924 г.), где открыты 2 неполных скелета неандертальцев — взрослого и ребенка 6-8 мес; на стоянках Заскальная V и VI недалеко от г. Белогорска (1969-1973 гг.) — несколько индивидов неандертальского типа, из которых один взрослый и пять детей в возрасте примерно от года до 10-12 лет; в поселке Староселье близ г. Бахчисарая (1953 г.) — неполный скелет ребенка сапиенса 1, 5-2 лет, датируемый 36-35 тыс. лет. Примечательно, что все это хотя и различающиеся в хронологическом отношении, но однокультурные памятники. Прослеживается археологическая преемственность более ранних (Киик-Коба, видимо, Заскальная, относящаяся к концу микулинского времени) и поздних (Староселье — первая половина валдая) мустьерских стоянок.

Несколько находок мустьерского человека известны из Приазовья, Прикубанья и Закавказья. Это датирующаяся, по-видимому, микулинским временем многослойная стоянка Рожок I на северном побережье Таганрогского залива, в IV слое которой обнаружен верхний моляр с

преобладанием черт сапиентного типа (1961—1962 г.); Ахштырская пещера между Сочи и Адлером (1961 г.) с очень фрагментарными остатками (моляр и 3 плюсневые кости) человека сапиентного типа; Джручула (1960 г.) и Сакажиа (1974 г.) в Западной Грузии с фрагментарными находками палеоантропов, имеющих признаки сходства с переднеазиатскими мустьерцами; нижняя челюсть неандертальского ребенка 2—3 лет без подбородочного выступа, но с некоторыми сапиентными чертами из Баракаевской стоянки в Прикубанье (Западный Кавказ, 1979 г.) и скелет ребенка из Мезмайской пещеры (Северо-Западный Кавказ, 1993 г.).

В бассейне Днепра известны остатки человека сапиентного типа из нескольких переотложенных мустьерских стоянок без отчетливой геологической датировки. К их числу относятся: Романково (1957 г.) — сильно fossilized бедренная кость и 2 плечевые кости высокорослого человека с преобладанием черт сапиенса; Самара (левый приток Днепра) — находка в размытом мустьерском слое фрагмента очень минерализованной плечевой кости, принадлежавшей высокорослому сапиенсу с примесью архаических особенностей; фрагменты трех черепов сапиенса с неандертальскими признаками из района Днепропетровска (1947—1948 гг.). Синхронность всех этих остатков с мустьерскими орудиями вполне возможна, хотя и не бесспорна. Археологами отмечаются черты сходства между орудиями, обнаруженными в Романкове (двусторонние треугольные наконечники) и в стоянках Крыма, например в Староселье. Несмотря на неясный геологический возраст некоторых находок, появление человека сапиентного типа с пережиточными архаическими чертами, в позднем мустье Юго-Восточной Европы представляется возможным. К этому кругу находок, по-видимому, можно отнести и fossilized лопатку из местонахождения Шкурлат III (Воронежская обл., 1980/81 г.), датированного микулинским межледниковьем. Она принадлежала высокорослому человеку современного типа с некоторыми архаическими признаками.

Весьма многочисленны мустьерские стоянки в Казахстане и Средней Азии; мустьерцы обитали также в Сибири, на Алтае и Дальнем Востоке.

Единственная пока находка человека мустьерской эпохи в Азиатской части региона — ребенок палеоантропа 8-9 лет из пещеры Тешик-Таш в Южном Узбекистане (1938 г.). Неполный скелет Тешик-Таш обнаруживает комбинацию преобладающих неандертальских и сапиентных признаков; к числу последних относятся, например, переходные черты в строении эндокрана и кинодонтия (зубы с узкой полостью) (рис. 35).

В верхнем палеолите происходило дальнейшее расширение обитаемой зоны — до 71° с. ш. Она уже включала бассейны Енисея, Алдана, Лены, Индигирки. Нет единого мнения о хронологическом рубеже верхнего палеолита. Скорее всего, на Русской равнине он начался во время мологосекснинского межледниковья*. Этот период включает и последующее, самое сильное осташковское похолодание, когда ареал обитания человека

* Подразделения валдая: калининское оледенение (70 000-50 000 лет назад); мологосекснинское межледниковье (50 000-24 000 лет назад); осташковское оледенение (24 000—10 000 лет назад).



Рис. 35. Тешик-Таш



Рис. 36. Костенки II

сократился. Судя по некоторым археологическим и палеоантропологическим данным нельзя исключить развития человека верхнего палеолита на юге Русской равнины на основе местного мустьерского населения (преемственность археологических культур в Костенках и отчасти в Сунгире со Старосельем). Палеоантропологические материалы верхнего палеолита наиболее многочисленны в европейской части региона. Это прежде всего стоянки бассейнов Дона и Клязьмы — Костенки и Сунгирь. На Кавказе и в Средней Азии остатки гоминид этой эпохи малочисленны.

Костенки (1952-1954 г.) — крупная верхнепалеолитическая стоянка — поселение в долине Дона (Воронежская обл.). Ее абсолютный возраст около 30 000—25 000 лет назад. Морфологически население стоянки разнообразно: Костенки II — взрослый мужчина кроманьонского типа (рис. 36); Костенки XVIII — ребенок 9-11 лет, сближающийся с ним по типу; Костенки XIV (Маркина Гора) — наиболее полный и ранний по времени скелет современного человека с некоторыми чертами экваториального типа (пропорции конечностей, очень низкое отношение массы тела к поверхности, прогнатизм, широкий, хотя и сильно выступающий нос); Костенки XV — ребенок 5—6 лет, имеющий признаки сходства с центральноевропейскими находками, например из Пшедмости.

Стоянка Сунгирь (1956—1977 г.) расположена на окраине г. Владимира в бассейне Клязьмы; она относится к концу молодого-шекснинского межледниковья, абсолютный возраст 25 000-27 000 лет назад. Обнаружены остатки всего 9 индивидов, из них наиболее полные: взрослый мужчина



Рис. 37. Сунгирь

Сунгирь I (рис. 37), дети Сунгирь II (11-13 лет) и Сунгирь III (9-11 лет). Население стоянки морфологически разнообразно; таксономически это сапиенс с кроманьонидными и некоторыми более архаическими признаками. Характерны: высокорослость, большая ширина плеч, удлинение средних отделов конечностей, укрепление запястья (макрокарпия), «саблевидная голень» и др. Черты сходства отмечаются с «кроманьонидными мустьерцами» из Передней Азии типа Схул и центральноевропейскими неантропами из Пшедмости. Археологический инвентарь стоянки — верхний палеолит с некоторыми мустьерскими категориями, а также богатым набором костяных орудий и украшений, копьями из выпрямленных бивней мамонта. Прослеживается генетическая связь с памятниками костенковско-стрелецкой культуры на Дону.

В Прикубанье (грот Сатанай) открыт череп верхнепалеолитического кроманьонца с архаическими признаками, также сближающийся с центральноевропейскими неантропами.

В азиатской части СНГ палеоантропологические находки этого времени очень скудны. Условно к верхнему палеолиту относят фрагментарные черепа из Самаркандской стоянки в Узбекистане (1962, 1966 гг.), возможно, кроманьонидного типа, и находку Афонтова Гора близ Красноярска (1937 г.) с абсолютной датировкой 20 900 лет — фрагмент черепа сапиенса с уплощенным переносием; известно также погребение ребенка, возможно, двух детей, плохой сохранности на стоянке Мальта (бассейн Ангары).

Полученные на основе археологических и палеоантропологических материалов данные позволяют предположить, что территория Восточной Европы могла входить в зону сапиентации, причем сапиентные формы впервые появились здесь в эпоху мустье. Обращает на себя внимание и некоторое сходство обнаруженных в мустьерских и верхнепалеолитических стоянках гоминид (Романково, Самара, Сунгирь, Пшедмости и др.) с «протокроманьонцами» из Передней Азии, отчасти — с неандертальцами.

На этих территориях известны и более поздние находки с «неандерталоидным» налетом и не вполне ясной датировкой: черепные крышки из районов Северного Кавказа (Подкумок, 1918 г.), бассейна Волги (Хвалынский, 1927 г.), Подмосковья (Сходня, 1936 г.). По сопоставимым признакам, эти гоминиды в наибольшей степени сближаются с верхнепалеолитическими европейцами.

Северо-восток Русской равнины заселялся в молодого-шекснинское время; открыты первоклассные верхнепалеолитические памятники на восточной окраине Европы, как, например, Каповая пещера на Урале или Бызовая стоянка на Печоре, датируемая 25 450 лет назад. Освоение северо-западных районов, включая Прибалтику и Белоруссию, протекало, видимо, уже в позднеледниковое время, на рубеже плейстоцена и голоцена. Постепенное расширение ареала в северном направлении происходило и в азиатской части региона. В мезолите человек проник в районы, расположенные севернее 72° с.ш. (Таймыр, Заполярье), чем в основном и было завершено первоначальное заселение этой территории.

В заключение всего краткого обзора палеоантропологических материалов, относящихся к «переходной эпохе», можно сделать вывод, что процессы сапиентации в Старом Свете не ограничивались каким-то одним регионом, но протекали на разных территориях и на основе достаточно разнообразного морфологического субстрата, из чего, конечно, еще не следует, что все они должны были завершиться формированием анатомически современного человека.

§ 4. ВРЕМЯ И МЕСТО ВОЗНИКНОВЕНИЯ *HOMO SAPIENS*. ГИПОТЕЗЫ МОНО- И ПОЛИЦЕНТРИЗМА

Заключительный этап сапиентации занял широкий хронологический интервал: от 0,35—0,25 до 0,04—0,03 млн лет назад. Пока точно неизвестно, происходил ли этот процесс путем кладогенеза, т.е. ветвления линий, способом филогенетической дифференцировки или же путем анагенеза — постепенным изменением одного таксона в другой, при общем подъеме уровня организации. Наиболее вероятным кажется предположение, что могло иметь место сочетание обоих этих способов эволюционного развития, и ветвление в пределах целостных полиморфных групп дополнялось «прямым» развитием отдельных ветвей (В. В. Бунак).

В науке обсуждаются несколько возможных уровней выделения линии сапиенса: от эоплейстоцена до вюрма. В качестве примера гипотез ранней дивергенции можно назвать концепцию фамногенеза (от греч. «*фамнос*» — куст) В. В. Бунака (1980), который признает исключительную древность филогенетических группей сапиенса, выделяя его «ветвь» в эоплейстоцене

от австралопитекоидного (или даже от еще более раннего) предка. Эта схема обосновывается главным образом находками ранних прогрессивных гоминид в Восточной Африке. Она близка к взглядам Г. Хеберера (1944 г. и далее), отраженным в его «гипотезе разветвления»: дивергенция линий сапиенса без сплошного надглазничного торуса («апроскопины») и линий архантропов и палеоантропов с сильным рельефом черепа («проскопины») от австралопитекоидного предка с умеренно развитым торусом («олигопроскопины»). В данном случае в основу филогенетической реконструкции положен сложный и достаточно изменчивый признак неясного генезиса — рельеф лобной кости, значение которого тем самым неоправданно преувеличено. Кроме того, если судить по высокому, т.е. типичному для регрессивных структур скелета уровню изменчивости выступления надглазничного рельефа у современного человека, в числе его ближайших предков вряд ли были гоминиды с очень слабым развитием или даже отсутствием торуса, как считал Хеберер. В целом гипотезы ранней дивергенции, исключаящие из эволюции сапиенса не только палеоантропов, но и архантропов, пока мало обоснованы.

Наиболее распространено мнение о средне- или ранневерхнеплейстоценовом времени возникновения линии сапиенса. В качестве его вероятных предков в разных вариантах филогенетических схем фигурируют различные гоминиды этой эпохи: Вертешсёллеш, Сванскомб и другие находки. Однако выше уже отмечалось, что пока нет возможности достаточно четко дифференцировать линии «пресапиенса» и «пренеандертальца» в среднем плейстоцене. Это наглядно иллюстрируется судьбой весьма распространенной в прошлом концепции «пресапиенса», согласно которой в среднем плейстоцене уже произошла дивергенция обеих линий: «пресапиенса», представленной находками Сванскомб и, далее, Фонтешевад и «пренеандертальца», в основе которой череп из Штейнгейма (Г. Хеберер, А. Валлуа, А. Тома и др.). Однако в последующем обе находки были отнесены к единому кругу ископаемых гоминид. Столь же зыбкими могут оказаться и другие, предложенные позже варианты этих прототипов. Среди более современных модификаций гипотезы пресапиенса можно привести в качестве примера упоминавшуюся выше схему В. В. Бунака, в которой в роли «пресапиенсов» фигурируют уже Сванскомб и Штейнгейм вместе, а «пренеандертальцами» являются Араго и Монморен, или схему Дж. Хайма (1987), согласно которой от архаических плейстоценовых гоминид (Араго, Мауэр) дивергируют линии собственно «пресапиенса» (Фонтешевад) и «пренеандертальца» (Петралона).

Выше рассмотрены некоторые кладогенетические гипотезы сапиентации. Однако пока нет прямых доказательств, что процесс сапиентации осуществлялся преимущественно путем кладогенеза. Если же придерживаться более универсальной, «комбинированной» модели, то общая картина сапиентации предстает как неравномерная мозаичная эволюция различных групп палеоантропов, сопровождавшаяся как ветвлениями и вымиранием отдельных ветвей, так и смешениями, потоками генов между популяциями, замедлявшими их дивергенцию и приводившими к развитию по сетевидному типу. При таком способе эволюционного развития было бы, конечно, крайне сложно выделить конкретных «предков».

Сапиентные тенденции могли возникать в отдельных группах гоминид давно и неоднократно, и в этом смысле можно сказать, что сапиентация имеет глубокие корни, хотя древнейшие «настоящие сапиенсы», видимо, пока неизвестны ранее 0,1, максимально — 0,2–0,25 млн лет назад.

Наконец, существует и мнение об очень позднем выделении линии сапиенса, оно отражено в концепции так называемой «неандертальской фазы», впервые предложенной А. Хрдличкой более полувека назад. Речь шла о возможности происхождения сапиенса от классических неандертальцев вюрма.

Роль поздних неандертальцев в эволюции человека уже длительное время остается предметом дискуссий. Если таксон *H. erectus* обычно рассматривается как обязательное звено филогенеза *H. sapiens*, то концепция «неандертальской фазы» не является общепризнанной. Крайняя точка зрения — исключение вюрмских неандертальцев вообще из числа прямых предков неантропа или допущение такой возможности в ограниченной степени и для внеевропейских территорий. При этом принимается возникновение европейского сапиенса от ранних пресапиенсов Европы либо более поздняя миграция сапиенса африканского происхождения в Европу из Африки и (или) Азии.

Сторонники происхождения *H. sapiens* от местных неандертальцев Европы указывают на существование морфологической преемственности между ними в некоторых районах, как, например, в Центральной Европе. Такова реконструируемая по хронологическому и морфологическому принципам линия: ранние неандертальцы (Крапина, Гановцы, Шубаюк, Охос) — поздние неандертальцы (Виндижа, Шипка, Шалья) — ранние сапиенсы (Ветерница, Пшедмости, Брно, Долни-Вестонице и особенно Младеч). Однако в целом верхнепалеолитические неантропы Европы более всего сходны не с классическими неандертальцами, а с «почти сапиенсами» из Передней Азии (Кафзех-Схул). Согласно данным многомерных анализов, классические неандертальцы по морфологии черепа не могут являться предками какого-либо современного краниологического типа в Европе и за ее пределами (Stringer, 1992, 1996).

Таким образом, хотя пока и нельзя полностью исключить возможность филетической преемственности неандертальцев и сапиенсов в отдельных локусах, но она все же представляется маловероятной, и в большинстве случаев так называемые «переходные формы» могли быть результатом их поздних смешений. Такие метисные типы известны, например, в Передней Азии, где неандертальцы и примитивные сапиенсы — протокроманьонцы — длительное время сосуществовали и были связаны с одной и той же мустьерской культурой. В этом регионе, однако, не прослеживается филетическая преемственность этих гоминид, так как ранний сапиенс (Кафзех) на несколько десятков тысяч лет древнее неандертальцев (Кебара, Табун I).

Сказанное относится преимущественно к поздним неандертальцам. В то же время некоторые исследователи придерживаются весьма расширительного толкования термина «неандертальцы», когда в их число включаются почти все гоминиды переходного пласта (палеантропы) со всеми их локальными вариантами, в том числе и внеевропейскими. В этом случае

«неандертальская фаза» становилась бы, очевидно, закономерным этапом на пути сапиентации. Вряд ли, однако, правомерно называть «неандертальцами» всех внеевропейских среднелейстоценовых гоминид, поскольку их дальнейшее развитие не привело к появлению «настоящих» неандертальцев в Африке и Азии. Кроме того, анализ ДНК из костей неандертальца как будто свидетельствует о его независимом (от сапиенса) развитии в течение весьма длительного времени (Ward, Stringer, 1997), что также не согласуется с гипотезой «неандертальской фазы». Более обосновано мнение, что неандертальцы являлись лишь одним, в основном европейским вариантом архаических сапиенсов, представляя боковую ветвь эволюции человека в Европе; они были вытеснены сапиенсом, пришедшим из Передней Азии и/или Африки и частично с ним смешивались.

Подводя итог рассмотренным выше гипотезам, можно прийти к выводу, что время появления человека «почти современного типа», скорее всего, относится к рубежу 0,1 млн лет назад. Около 40–35 тыс. лет назад анатомически современный человек становится единственным представителем гоминид на Земле.

Место возникновения современного человека — прародина сапиенса — также уже длительное время является предметом дискуссий. Основные точки зрения можно свести к концепциям моно- и полицентризма, т.е. происхождения сапиенса в одном центре с последующим расселением («миграционная гипотеза») или в нескольких (обычно от 2 до 4–5) центрах с культурно-генетической преемственностью между древним и современным человеком («эволюционная гипотеза»).

Разногласия касаются наиболее сложного этапа антропогенеза — перехода от архаического сапиенса к человеку современного типа. В Европе, где в основном произошла смена неандертальского населения современным человеком, этот процесс был, видимо, относительно быстрым. В других регионах преемственность гоминид на поздних этапах сапиентации менее ясна, что обусловлено недостаточностью материалов и менее четкой хронологией.

В отечественной антропологии длительное время разрабатывалась гипотеза «широкого моноцентризма» (Рогинский, 1947), т.е. происхождения *H. sapiens* на одной обширной территории Средиземья. Современный наиболее распространенный вариант моноцентризма отражен в гипотезе африканской (афро-европейской) прародины: происхождение неантропов связывается с Африкой, откуда они мигрировали в Европу (непосредственно или через Переднюю Азию) и далее на Восток.

Эту гипотезу в 80-х годах выдвинули А. Уилсон с сотр. из Университета Беркли (Калифорния, США); в дальнейшем она разрабатывалась многими учеными, такими как П. Эндрюс, Г. Брейер, Р. Протш, Х. Стрингер и др. Аргументация основывается преимущественно на результатах анализа распределения генов мтДНК у представителей современных рас. Было высказано предположение о резком уменьшении численности гоминид в верхнем плейстоцене и возникновении *H. sapiens* около 0,2 млн лет назад в Африке южнее Сахары, откуда примерно 0,1 млн лет назад началось его расселение с последующей изоляцией и генным дрейфом. Поскольку гены

мтДНК передаются только по женской линии, речь шла о происхождении современного человека от одной африканской прародительской популяции, возможно даже от одной женщины, жившей в Восточной Африке (гипотеза «африканской Евы»).

Указывается также, что наиболее ранние достоверные находки примитивного современного человека в Африке соответствуют периоду около 130—100 тыс. лет назад, в Передней Азии — 115-92 тыс. лет и еще более позднему времени — в Европе. По археологическим материалам из Африки, Ближнего Востока и Европы констатируется разрыв постепенности в развитии культуры около 40 тыс. лет назад; существует определенное совпадение появления *H. sapiens* в Европе (и исчезновения неандертальцев) с распространением с юго-востока верхнепалеолитической культуры сапиенса (ориньяка), вытеснившей в течение 5-7 тыс. лет местные верхнепалеолитические культуры, связанные с мустье (и неандертальцами).

Происхождение *H. sapiens* в одном месте — в Африке, в период верхнего плейстоцена — могло, таким образом, предопределить магистральную линию эволюции.

В своем ортодоксальном варианте афро-европейская гипотеза исключает при дальнейшем расселении «протосапиенса» его смешения с неандертальцами и потомками эректусов в Юго-Восточной и Восточной Азии, т. е. отрицает участие местных гоминид в последующем формировании рас. Очевидно, однако, что такой «чистый» моноцентризм неприемлем, так как смешения сапиенса с неандертальцами отмечаются в Европе и Передней Азии; вероятно, имело место смешение и с аборигенами других территорий.

Основателем гипотезы полицентризма является американский антрополог Ф. Вейденрейх (1938, 1943). Им были предложены 4 таких центра формирования человека современного типа и его рас: Юго-Восточная Азия (австралоиды), Южная Африка (негроиды или капоиды), Восточная Азия (монголоиды) и Передняя Азия (европеоиды). По своим теоретическим воззрениям Вейденрейх был механоламаркистом, признававшим изначальную способность организма к целесообразным реакциям. В основе его полицентризма лежал ортогенетический принцип.

Одна из наиболее разработанных полицентристских схем принадлежит венгерскому антропологу А. Тома (1962). Он выделяет три основных очага сапиентации: европеоидно-негроидный (западный), монголоидный и веддо-австрало-айноидный (восточный). Допускается несколько волн миграции из Африки в Европу в плейстоцене в периоды обмеления Средиземного моря. В этом первичном западном очаге возникали протоевропеоиды и протонегроиды. Протомонголоиды связаны в своем происхождении с западносибирским центром, они мигрировали в Центральную Азию, где дали начало монголоидной расе; далее, они распространялись на восток, где самостоятельно развивалась веддо-австрало-айноидная ветвь неоантропов. Независимое формирование сапиенса в 3-4 центрах объясняется своего рода механизмом обратной связи между развитием мозга и культуры. В отличие от полицентризма Вейденрейха в схеме Тома вся эволюция происходит в пределах одного вида — *H. sapiens*, к которому он относит не только неоантропов, но и палеоантропов и даже архантропов («теория внутривидовой радиации»).

Современный вариант полицентризма — мультирегиональная гипотеза: расселение *H. erectus* из Африки и последующее возникновение современного человека в нескольких центрах, территориально соответствующих

современным расам. Новые данные, полученные при анализе генетического материала мтДНК, показывают значительно больший разброс датировок, свидетельствующий, что общий предок («митохондриальная Ева») мог относиться не к сапиенсам, а к эректусам, что совместимо с теорией полицентризма. Отличие этой схемы от приведенных выше — монофилия на уровне *H. erectus*, т.е. происхождение *H. sapiens* только от африканского (западного) ствола архантропов.

Дальнейшая трансформация от «глубокого» полицентризма к более умеренному отражена в гипотезе «мультирегионального потока и смешения», которая, по всей видимости, в наибольшей степени отвечает современным экспериментальным данным. Речь идет о происхождении рас от единого вида (подвида) — *H. sapiens*, сформировавшегося на основе смешанного дифференцирующегося генофонда. Палеоантропологические данные также подтверждают мнение, что формирование основных современных рас человечества необязательно жестко связывать с «собственными» архантропами или даже палеоантропами, как это предусматривалось традиционными полицентрическими схемами. Современные расы, скорее всего, возникли в ходе внутривидовой дифференциации уже сложившегося раннего сапиенса, тогда как гоминиды предшествовавших эпох антропогенеза внесли сравнительно небольшой вклад в специфические расовые комплексы. В нижнем и среднем палеолите появлялись лишь единичные расовые признаки, и даже в верхнем палеолите еще не существовало консолидированных современных расовых комплексов, были только их зачатки; большие расы современного человечества возникли лишь в постпалеолитическое время.

Так, например, в верхнем палеолите Европы выделяются несколько «рас» (до 7), но они не связаны с определенным ареалом и современными краниологическими типами Европы, исключая, может быть, слабую «европеидность» кроманьонцев. Кроманьонский вариант (судя по находкам в гроте Кро-Маньон во Франции, 1868 г.) был наиболее распространенным. Однако наряду с собственно кроманьонцами и близкими к ним гоминидами из гротов Ментоны (Южная Франция), возможно, Младеч (Чехословакия) и других мест, выделяют и отличные варианты: Комб-Капелль (Франция), «негроидный» (Гримальди, Франция, или Костенки, Россия), группу центрально- и восточноевропейских неантропов (Брно-Пшедмости), тип Шанслад (Франция) и др.

В. В. Бунак развивал точку зрения о краниологическом полиморфизме верхнепалеолитических людей, представлявших смесь вариантов полиморфного вида, еще не распавшегося на расы. Серия черепов из верхнего палеолита и мезолита Европы, обработанная методом главных компонент, не содержит скоплений сходных вариантов и представляется довольно аморфной (Henke, 1983).

Таким образом, в расовом отношении верхнепалеолитическое население Европы было еще недостаточно дифференцированным. Европеидный тип установился с неолита, но некоторые его черты прослеживаются и ранее. Фактически нет достоверных свидетельств присутствия монголоидов в Восточной Азии в донеолитическую эпоху, хотя в Сев. Азии они, возможно, обитали уже в верхнем палеолите. Об этом, в частности,

говорят находки — фрагмент черепа из стоянки Афонтова Гора на Енисее и статуэтки из Мальты и Бурети. Данные о начале заселения Америки довольно противоречивы: от 70 до 12 тыс. лет, в среднем около 40—30 тыс. лет назад, причем, в этот период здесь также еще не было сложившегося монголоидного типа. По результатам анализа мтДНК, у аборигенов Америки и Сибири местом обитания первой волны мигрантов в Северную Америку были южные районы Сибири и прилегающие к ним территории Центральной и Восточной Азии. Австралийский континент и Большая Австралия, очевидно, тоже заселялись недифференцированными в расовом отношении неоантропами в период от 40 до 20 тыс. лет назад: древнейшая известная австралийская находка (Лейк-Мунго) имеет возраст около 26 тыс. лет. Позднеплейстоценовые черепа из Юго-Восточной Азии (Вьетнам) занимают в морфологическом отношении промежуточное положение между австралоидами и монголоидами.

Заключая этот раздел, следует подчеркнуть, что гипотезы как моно-, так и полицентризма основываются на общепризнанном в антропологии положении моногенизма, согласно которому все современные расы человечества представляют собой подразделения единого вида — *H. sapiens*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция гоминид в плейстоцене протекала в условиях возрастающего похолодания при резких циклических колебаниях климата (оледенение — межледниковье), которые проявлялись по-разному в разных широтах. В процессах расселения и/или изоляции популяций важную роль играли экологические факторы. Они могли стимулировать или, напротив, тормозить формирование каких-то адаптации. Другим важнейшим фактором эволюции, особенно на поздних ее этапах, было развитие культуры: ее воздействие «выравнивало» статус гоминид вследствие культурных конвергенции. Выравнивание могло быть также результатом смешений или же вымирания ряда ветвей.

Основные этапы эволюции человека в плейстоцене и группы гоминид

Эпоха	Основные группы гоминид
Эоплейстоцен	<i>A. robustus</i> , <i>A. boisei</i> ; <i>H. rudolfensis</i> (?), <i>H. habilis</i> , <i>H. ergaster</i> (?), <i>H. erectus</i>
Нижний плейстоцен	<i>H. erectus</i>
Средний плейстоцен	<i>H. erectus</i> (поздний); <i>H. heidelbergensis</i> , <i>H. rhodesiensis</i> и другие ранние архаические сапиенсы
Верхний плейстоцен	<i>H. neanderthalensis</i> , <i>H. sapiens</i>

Процесс сапиентации в конечном итоге привел к резкому уменьшению видового разнообразия гоминид. Оно было наибольшим в эоплейстоцене, на протяжении которого полностью или частично сосуществовали поздние массивные австралопитеки и ранние *Homo* (*H. habilis*, *H. erectus*), возможно, и некоторые другие виды ранних гоминид, пока недостаточно известные, например «человек рудольфский» из Кении,

который мог предшествовать хабилису. Эта картина отражает «вспышку» филогенетического ветвления близ плиоплейстоценовой границы.

Первый достаточно признанный специалистами вид рода *Homo* — *H. habilis*, очевидно, ограничивался в своем распространении Африкой и вымер около 1,6—1,5 млн лет назад. В эпоху хабилиса (а возможно, и несколько раньше) появляются древнейшие каменные культуры человечества, основанные на примитивной технологии: изготовление грубых орудий при помощи самой поверхностной обработки базальтовых и кварцитовых галек (простой прямой удар), широкое использование различных осколков. Это олдувайская галечная или рубило-осколочная культура.

В нижнем плейстоцене разнообразие гоминид резко падает. Возможно даже, что в эту эпоху «морфологического застоя» существовал только один четко распознаваемый вид — *H. erectus* (архантроп), представленный несколькими географическими вариантами, скорее всего в ранге подвидов. Это был первый вид рода *Homo*, достоверно известный уже вне африканского континента. Классические эректусы обитали помимо Африки также в Азии, возможно, они проникали и в Европу.

Архантропы значительно усовершенствовали технологию изготовления орудий, создав раннеашельскую культуру ручных рубил: типичны крупные отщепы с обильной обработкой (ретушь). Ашельцы систематически использовали огонь, охотились на крупную дичь; они обладали значительно более развитым мозгом, хотя и уступающим по объему мозгу более поздних гоминид — палеоантропов, и возможно, примитивной речью. Заметные на некоторых эндокранах очаги усиленного роста в лобной и височно-теменно-затылочной области свидетельствуют о способности к обобщению восприятий, пониманию речи, развитию тормозных функций. Это позволило архантропам широко расселиться во внетропическом пространстве и проникнуть в зоны умеренного климата, включая, видимо, и средиземноморские области Европы.

Физический тип эректуса сравнительно мало изменился на протяжении свыше 1 млн лет его существования. Остается пока открытым вопрос, как согласовать с африканскими корнями *H. erectus* новые очень ранние датировки его древнейших находок в Восточной Азии. Возможно, что африканские архантропы расселялись значительно раньше, чем принято считать, и существовали очень ранние параллельные этапы их развития в Африке и Азии. Об этом свидетельствует и большая древность первых археологических памятников в Южной Европе и Передней Азии. Недавно непосредственно «у ворот Европы» (в Юго-Восточной Грузии) был обнаружен архантроп, датированный 1,6—1,8 млн лет, имеющий черты сходства с некоторыми африканскими эректусами.

В среднем плейстоцене наступает значительное похолодание в период максимального по территории рисского ледника. Это время существования гоминид «переходного пласта» между *H. erectus* и *H. sapiens* — «архаических сапиенсов» (палеоантропов). Их таксономическое положение является предметом дискуссии. Очевидно, в эту эпоху еще могли сохраняться некоторые поздние прогрессивные эректусы, которых иногда довольно трудно разграничить с архаическими ранними сапиенсами. Возможно, популяции этих гоминид и не были жестко разделены во времени

и могли смешиваться. Продолжалось проникновение гоминид к северу, в более умеренные среды.

Основные культуры эпохи относятся к среднему и позднему ашелю и представляют заключительный этап раннего палеолита. Период морфологической стабилизации заканчивается и начинается переход к *H. sapiens*. Характерная черта архаических сапиенсов, особенно поздних, — уже вполне современный по объему мозг с очагами интенсивного роста в зонах специфически человеческих третичных корковых полей.

Верхний плейстоцен включает ресс-вюрмское межледниковье и наиболее суровое по климату последнее вюрмское оледенение. Основными представителями гоминид в эту эпоху были поздние архаические сапиенсы, прежде всего неандертальцы, которых рассматривают как самостоятельный вид *H. neanderthalensis* или как древнейший подвид сапиенса — *H. sapiensneanderthalensis*.

Нижняя граница существования неандертальцев точно не определена, но основная масса их находок приходится на первую половину вюрма. Остатки скелетов неандертальцев обычно ассоциируются со средним палеолитом, в основном с культурой мустье, для которой характерно дальнейшее совершенствование технологий при изготовлении орудий труда, в частности предварительная подготовка (обработка) каменного нуклеуса и более правильная форма первичных заготовок, резко возросшее разнообразие типов орудий. Неандертальцы — наиболее четко распознаваемый, преимущественно европейский вариант архаических сапиенсов.

В эту же эпоху, около 0,1 млн лет назад или даже раньше, появляются и первые представители собственно сапиенса — неантропы, хотя находки такой древности очень редки. Обычно они ассоциируются с культурами позднего палеолита, но могут встречаться и в сопровождении мустье, как, например, в Передней Азии, где с одной и той же мустьерской культурой найдены остатки неандертальцев и ранних «почти сапиенсов». Видимо, здесь, как и в некоторых районах Европы, эти гоминиды сосуществовали и могли смешиваться. Полное замещение неандертальцев анатомически современным человеком произошло примерно к середине вюрма — около 40—30 тыс. лет назад. «Внезапное» исчезновение неандертальцев объясняется многими причинами, в числе которых могут быть: интеллектуальное и физическое превосходство кроманьонцев; большая специализация неандертальцев, ограничивавшая их приспособительные возможности; пониженная выносливость и постоянные стрессы (о чем свидетельствует, в частности, утончение зубной эмали — маркер неспецифического стресса); многочисленные следы патологии на скелетах; укороченный репродуктивный период; возможная повышенная агрессивность (недоразвитие лобных долей мозга, особенности «эндокринной формулы») и другие специфические черты, снижавшие их жизнестойкость.

В период от 40 до 10 тыс. лет назад человек колонизировал остальные области, заселив фактически все биотопы Земного шара. К концу этого периода незаселенными оставались лишь полярные зоны и некоторые отдаленные острова.

Среди специалистов существуют разные представления о числе видов рода *Homo*. Бесспорным является выделение (помимо *H. habilis* или какого-

либо иного вида/видов самых ранних *Homo*) еще двух основных видов — *H. erectus* и *H. sapiens*, соответствующих стадиальным (хронологическим) группам архантропов и неантропов. Они отчетливо дифференцируются по многим признакам, прежде всего по ведущему критерию эволюционного статуса в линии *Homo* — абсолютному и относительному развитию мозга и строению черепа.

Наибольшие сложности возникают с таксономическим определением гоминид переходного пласта — палеоантропов, известных из среднего и верхнего плейстоцена Афроевразии. Помимо вида неандертальского человека разные авторы предлагают выделить среди них еще несколько (1-3) дополнительных видов, как, например, раннеевропейского гейдельбергского человека (*H. heidelbergensis*), африканского родезийского человека (*H. rhodesiensis*); возможно и объединение в самостоятельный вид средневерхнеплейстоценовых гоминид Азии. Нельзя, однако, исключить и того, что все они представляют лишь локальные географические подвиды вида архаического сапиенса, который в зависимости от голотипа называют *H. heidelbergensis*, *H. rhodesiensis* и т.д.

Противники «ветвления» (кладизма), напротив, считают, что в каждую геологическую эпоху существовал лишь один вид гоминид. Это соответствует модели прямого филетического развития, при котором вообще трудно провести четкую границу между видами. Сторонники крайней объединительской позиции признают даже существование среди плейстоценовых гоминид лишь одного вида — *H. sapiens*, в который объединяются все гоминиды, начиная с эректусов.

Однако представление об антропогенезе только как о плавной эволюционной преемственности, подобной некоей «лестнице», начинающейся с австралопитеков и *H. habilis* и доходящей до *H. sapiens*, кажется ныне упрощенным и неточным. Эволюционный процесс имел, видимо, более сложный и разнообразный характер, сочетая как постепенные диахронные изменения в пределах одного вида (например, у *H. erectus*), так и более или менее выраженные «скачки», отмечающие появление нового вида.

Основная модель филогенеза человека еще не создана. Скорее всего, это комбинация ветвления филогенетических линий (кладогенез) с постепенно усиливающейся тенденцией к универсализации и «выравниванию» (канализирование) при частичном смешении популяций гоминид (сетевидный тип эволюции), отмирании отдельных ветвей и общем подъеме уровня организации (анагенез). Однако общая картина эволюции гоминид еще далеко не выяснена.

Основу таксономического диагноза вида в палеонтологии человека составляют краниологические материалы, позволяющие судить о преобразованиях черепа и мозга. Результаты разносторонних таксономических анализов свидетельствуют о существовании, по крайней мере, двух основных (*H. erectus* и *H. sapiens*) и, возможно, двух дополнительных (*H. neanderthalensis* и *H. heidelbergensis*) видов плейстоценового человека (Stringer, 1996). Ниже приводится их краткая характеристика.

***H. erectus* — человек прямостоящий (архантроп)** — политипический вид преимущественно из Африки и Азии. В его составе выделяют несколько

локальных вариантов (от 2 до 12). Типичные эректусы известны от 1,8—1,6 до 0,4–0,3 млн лет назад. Его предок — скорее всего прогрессивный хабилис вроде восточноафриканского раннего *Homo* (1470) с объемом мозга ок. 700–800 см³. По-видимому, первоначально *H. erectus*, как и *H. habilis*, появился в Африке, откуда началось его постепенное неравномерное распространение, сначала в зоны умеренного пояса. Параллельная эволюция *H. erectus* в Африке («западный ствол») и Азии («восточный ствол») прослеживается очень рано: свыше 1 млн лет назад. Основные находки сделаны в Восточной, Южной и Северной Африке, Юго-Восточной и Восточной Азии.

Классические представители *H. erectus* следующие.

А. П и т е к а н т р о п ы (от греч. «*pithekos*» — обезьяна, «*anthropos*» — человек) — группа архантропов Индонезии, впервые открытых голландским анатомом Э. Дюбуа в 1890–1893 гг. при раскопках на острове Ява. К настоящему времени известны остатки от нескольких десятков индивидов, датируемые преимущественно периодом 0,8–0,5 млн лет, максимальная древность существования человека на Яве — до 1,7 млн лет назад.

Б. С и н а н т р о п ы (от позднелат. «*Sina*» — Китай) — восточноазиатские архантропы в основном из Китая, описаны впервые американским антропологом Д. Блэком в 1927 г. по находке нескольких зубов близ г. Пекина (Северный Китай). Известны данные примерно о 40 индивидах, из которых 15 детей. Возраст стоянки: 0,46—0,22 млн лет назад. При общем сходстве с питекантропами в строении черепа они имели несколько более крупный мозг: его средняя емкость у питекантропов и синантропов соответственно 930 и 1050 см³. Более ранний синантроп лантьянский (1, 13–1, 15 млн лет) известен из Центрального Китая. Наибольшую же древность имел, видимо, синантроп из Данау (пров. Юньнань, Юго-Западный Китай), очень фрагментарные остатки которого датируются 1,6–1,8 млн лет назад.

В. В о с т о ч н о а ф р и к а н с к и е а р х а н т р о п ы. К этой группе принадлежат древнейшие представители африканских эректусов из Кении, Эфиопии и Танзании, начиная с 1,6 (возможно, до 2,0) млн лет назад. Некоторые антропологи выделяют самых ранних архантропов Африки в самостоятельный вид *H. ergaster*. Основные стоянки восточноафриканских архантропов открыты в районе озера Туркана (Кения), Олдувая (Танзания), долине р. Омо и некоторых других местах (Эфиопия). Видимо, *H. erectus* обитал и в Южной Африке.

Г. А т л а н т р о п ы (от греч. «*Атлас*» — горная страна в Африке) — группа североафриканских архантропов из Алжира и Марокко. Морфологически близки к питекантропам и синантропам, а также к некоторым древнейшим гоминидам Европы, куда, вероятно, могли мигрировать ранние эректусы этого региона. Возраст североафриканских гоминид по прямым и косвенным данным колеблется от 1—0,7 до 0,2 млн лет назад. Примитивный морфологический тип атлантропов прослеживается в Северной Африке и много позже — до 0,1 млн лет назад.

H. heidelbergensis (человек гейдельбергский) — вид, относимый некоторыми палеоантропологами к ранним архаическим сапиенсам Европы. Название дано по находке нижней челюсти гоминида близ деревни Мауэр

(недалеко от г. Гейдельберга) в Германии (1907). Датировка ок. 0,6 млн лет. К виду *H. heidelbergensis*, помимо самого гейдельбергского человека и близких к нему древнейших гоминид Европы (Араго — во Франции, Петралона — в Греции и др.), нередко причисляют и некоторых африканских среднеплейстоценовых гоминид.

H. neanderthalensis=*H. sapiens neanderthalensis* — более поздний вариант архаического сапиенса, вероятный потомок гейдельбергского человека. Известен преимущественно из Европы (свыше 200 остатков пренеандертальцев и неандертальцев) и Передней Азии. Основная масса находок приходится на первую половину вюрма (70—30 тыс. лет назад). Населяли главным образом приледниковую зону Европы и представляли собой специализированный палеолитический вариант арктического типа. Неандертальцы достаточно далеко продвинулись в интеллектуальном отношении, создав высокоразвитую культуру мустье. Поздние европейские неандертальцы представляют, скорее всего, боковую ветвь эволюции гоминид, которая, возможно, длительное время развивалась независимо от сапиенса.

H. sapiens=*H. sapiens sapiens* (неоантроп). Самые ранние находки известны ок. 0,1 млн лет, возможно, до 0,2—0,25 млн лет назад, и очень редки. Иногда различают раннего ископаемого сапиенса — неоантропа и более позднего, анатомически современного человека, появившегося в разных регионах Земли ок. 40—30 тыс. лет назад. Характерен череп с абсолютно и относительно крупным мозговым отделом, высоким округленным сводом, прямым широким лбом без сплошного надглазничного валика, типичного для большинства ископаемых гоминид, менее развитым, чем у них, лицом, выступающим подбородком. Наиболее известные представители европейского *H. sapiens* периода 40-10 тыс. лет назад — кроманьонцы. Сейчас мало кто считает предками кроманьонцев европейских неандертальцев. Более вероятной представляется миграция «протокроманьонцев» из Африки, где этот тип имел, видимо, очень древние корни, и/или Передней Азии в Европу. Типичны менее грубое и массивное телосложение, чем у неандертальцев, высокорослость, вытянутые («тропические») пропорции тела, удлинённая голень, низкое, очень широкое лицо, низкие угловатые глазницы, сильно выступающий нос и очень крупный мозг. Кроманьонцы создали богатую и разнообразную культуру позднего палеолита, усовершенствовали технологию изготовления орудий из камня и кости (свыше 100 типов). Они явились творцами замечательного европейского первобытного искусства, вершина которого была достигнута 19-15 тыс. лет назад.

Основные гипотезы происхождения *H. sapiens* (время, место, предок) можно подразделить на моноцентрические («миграционные») и полицентрические («эволюционные»). Наиболее распространенный современный вариант моноцентризма — гипотеза афро-европейской прародины сапиенса: возникновение примитивного *H. sapiens* около 0,2 млн лет назад в Африке, южнее Сахары и его миграция около 0,1 млн лет в Европу — прямая или через Переднюю Азию, с последующим расселением по земному шару. В дальнейшем возможно независимое локальное развитие рас или же при смешениях с более архаичным местным населением. Гипотеза африканской прародины сапиенса аргументируется главным

образом данными о распределении среди современных рас генов мтДНК, передающихся по женской линии. Существует, однако, значительный разброс дат, что обусловлено различиями в темпах эволюции разных локусов ДНК; возможно даже, что этот общий предок («митохондриальная Ева») был представителем не *H. sapiens*, а *H. erectus*, что вполне совместимо и с полицентризмом.

Традиционный полицентристский подход наиболее отчетливо воплощен в гипотезе «универсальной мультирегиональности», т.е. независимого возникновения *H. sapiens* и его рас на основе культурно-генетической преемственности в нескольких центрах. Предполагается происхождение сапиенса от локальных групп архантропов и палеоантропов в Афроевразии и их изолированное развитие в течение длительного времени — до 1 млн лет («глубокий полицентризм»). Сторонники двух центров («дицентризма») обычно допускают параллельное развитие сапиенса в Африке и Азии, но не в Европе, где произошла резкая смена неандертальцев людьми современного типа, проникшими сюда из Передней Азии. Неоднократно предпринимаемые попытки сопоставления древнего и современного населения не выявили, однако, сколько-нибудь четкой преемственности по комплексу признаков в ареалах современных рас. Лучше обоснованы, с точки зрения данных палеоантропологии и археологии, гипотезы «умеренного полицентризма», сторонники которого признают, как и моноцентристы, позднее происхождение современных больших рас от единого вида (или подвида) *H. sapiens*, сформировавшегося на основе частично смешанного дифференцирующегося генофонда, т.е. сетчатой эволюции целых популяций.

Дальнейшее распространение *H. sapiens* (Америка, Австралия) происходило, по-видимому, в конце верхнего плейстоцена. В Америку человек проник в среднем около 40—30 тыс. лет назад из Сибири через Берингию на Аляску и далее до Южной Америки, хотя по разным источникам даты колеблются от 70 до 12 тыс. лет назад. В Австралию люди мигрировали из Юго-Восточной и/или Восточной Азии не позднее 40 тыс. лет назад.

СОЦИАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Становление человека происходило в тесной связи с развитием общества — социогенезом. Основным биологическим механизмом формирования гоминид на ранних этапах антропогенеза был естественный отбор, однако «направление» его действию придавал общественный труд. В ходе эволюции в первую очередь закреплялись и усиливались именно те наследственные изменения биологической организации человека, которые вели к его социализации и наиболее благоприятствовали дальнейшему прогрессу трудовой деятельности и развитию общества. Но и общество со своей стороны возникло в силу необходимости, под влиянием преимуществ, которые давал общественный труд. Таким образом, в процессе историко-эволюционного развития человечества — антропосоциогенеза — биологическое и социальное выступали в диалектическом единстве. Вопрос об их соотношении на разных этапах антропосоциогенеза — один из наиболее сложных, он неотделим от самого понимания сущности человека, его интегральной природы и пока не имеет однозначного решения. Зародившись в недрах биологического, социальное вместе с тем несводимо к генотипу, а такие сложные специфически человеческие явления, как возникновение речи или сознания, во многом обязаны негенетическим факторам эволюции. В генах заложено лишь развитие биологических основ сознания, мышления, языка, для реализации же наследственной программы необходима определенная социальная среда. В ходе социализации человека одновременно происходило и постепенное «снятие», самоустранение формирующей роли естественного отбора. Антропогенез завершился появлением вида «человека разумного», само биологическое существование которого возможно только в условиях общественной среды.

§ 1. РАННИЕ ЭТАПЫ СОЦИОГЕНЕЗА

Сообщества как системы организации и биологической адаптации живых существ широко известны среди самых различных групп животных, начиная с губок, кишечнополостных, насекомых и кончая приматами. Особи многих видов образуют упорядоченные сообщества с достаточно сложной структурой. В таких биологических системах действия каждой особи, направленные на удовлетворение собственных биологических потребностей, одновременно являются полезными или даже необходимыми для всего объединения. По уровню организации и свойствам биологической адаптации сообщества стоят значительно выше отдельной особи. Характерные признаки сообществ животных: сложные системы коммуникаций, разделение функций, основанное на специализации, стремление держаться вместе, постоянство состава (Дьюсбери, 1981).

В разные геологические эпохи природа уже не раз и не на одном объекте использовала принцип общественной организации как способ

биологического прогресса. Но самого высокого развития форма общественной организации достигла в процессе историко-эволюционного становления человечества, поскольку благодаря появившемуся новому качеству — целенаправленной разумной деятельности — постепенно создавалась принципиально новая обстановка — социальная среда, фактически определившая весь дальнейший прогресс человечества.

Разумеется, формирование социальных качеств человека происходило, как уже говорилось, в ходе и на основе его биологического развития; оба этих свойства практически неразделимы. В процессе антропосоциогенеза человек сделал себя существом социальным, его личность в значительной степени определяется местом в социальной системе. В обществе человек является составляющим элементом таких социальных категорий, как коллектив, группа, класс, нация, государство и др., само существование которых поддерживается активной деятельностью людей.

Совокупное действие биологических и социальных факторов обусловило у человека развитие совершенно особой, свойственной только ему психики, благодаря которой он способен осознавать свои действия и социальное положение, условия и мотивы общественного поведения.

Сообщества животных являются формой коллективного приспособления к борьбе за существование. С появлением человека возникает общество как совокупность исторически сложившихся форм совместной деятельности людей, высшая ступень развития живых систем. В человеческом обществе уже на заре его зарождения основной силой выступали производственные потребности коллектива. Переход человека к целенаправленному и систематическому изготовлению орудий труда дал ему большую приспособленность для выживания. В отличие от животных человек создает такие жизненные средства, которые природа без него не произвела бы. Именно производство, направленное на удовлетворение жизненных потребностей человека, представляет собой его важнейшую историческую деятельность, создающую базу для других видов деятельности. Основной адаптацией в линии гоминид стало создание культуры, ее накопление и передача в поколениях.

Наибольшую сложность представляет реконструкция ранних этапов социогенеза, поскольку здесь фактически отсутствуют прямые данные. Обычно приходится использовать косвенную информацию из области палеоантропологии, первобытной археологии и этологии наиболее близких к человеку современных приматов. Чаще всего в качестве «моделей» сообществ понгидных предшественников человека рассматриваются стада павианов и макак разных видов, сообщества лесных и лесостепных шимпанзе; последние, видимо, экологически и генеалогически наиболее близки к предполагаемым предкам гоминид. Очевидно, однако, что исходного предка нельзя идентифицировать с каким-либо из современных видов. Речь может идти лишь о сходстве на филогенетическом уровне (Itani, 1977). По-видимому, в основу следует положить в первую очередь некоторые черты группового поведения понгид, особенно африканских человекообразных обезьян. По результатам многих этологических наблюдений, они уже обладали необходимым потенциалом интеллектуального развития для перехода к орудийной деятельности (Файнберг, 1993; Бутовская, 1994).

В эволюции гоминид биологической предпосылкой возникновения качественных сдвигов поведения была свойственная высшим приматам в целом возрастающая способность к обучению, повышение степени индивидуализации уровня коммуникаций. В то же время поиск биологических корней социального поведения человека и генетических детерминант его социально-культурной эволюции должен осознанно исключать подход с позиций редуccionизма, сведения сложных процессов развития человеческой культуры и общества к чисто биологическим (генетическим) факторам. Было бы принципиально неверно прямо экстраполировать черты поведения, присущие, например, современным шимпанзе, на сообщества понгидных предков человека и тем более ранних гоминид. В рамках своей биологической организации примат типа шимпанзе вряд ли был бы способен перейти к систематическому употреблению и изготовлению орудий. У шимпанзе слабо развита способность концентрировать свое внимание или способность к торможению посторонних импульсов, зато ему свойственна повышенная возбудимость. Между тем известно, что способность к обучению в значительной степени зависит от развития механизмов торможения в соответствующих отделах ЦНС. Элементарные формы обобщения возникают у обезьян вне связи с речевой функцией.

Таким образом, нужна осторожность при попытках распространения данных по поведению современных приматов на древнейшие коллективы человеческих предков: ведь начало процессу очеловечения положили как раз изменения в поведении, и складывающиеся в этих коллективах отношения уже с самого начала несли в себе зародыши нового, специфически человеческого качества. По косвенным данным предполагается, что основным типом объединений древнейших гоминид были относительно постоянные многосамцовые группы с развитой системой родственных связей, достаточно хорошо организованной помощью и взаимопомощью, доступностью добычи для всех их членов, обучением детенышей, передачей навыков и опыта, в целом мирными взаимоотношениями. Многие факты этологических наблюдений, как и палеоантропологические материалы, не позволяют приписывать выраженную агрессивность ранним объединениям гоминид. Показано, например, что у понгид более интенсивная предметная деятельность наблюдается в группах с пониженной агрессивностью особей (Дерягина, 1988).

Вероятно, одной из основных тенденций в развитии группового поведения был отбор на снижение внутригрупповой агрессии и предотвращение агрессивного поведения. Большое значение приобрело повышение социальной интеграции, которая стимулировала развитие мозга, систем общения (преимущественно жестовых и особенно акустических сигналов), их вариабельность. Предполагается, что уже у древнейших австралопитеков мог осуществляться переход информационного кода от жестов к акустическим сигналам (Васильев, 1993). Эти тенденции в эволюции социальных отношений были наиболее выражены в линии *Номо*: повышение интенсивности внутригрупповых социальных связей, терпимости к членам своего сообщества, развитие механизмов торможения агрессии, все более сложных форм кооперации и альтруизма. В эпоху своего начального становления человечество просто не смогло бы выжить и развиваться

далее, разрешая многочисленные задачи, порождаемые всей сложностью окружающей обстановки, если бы в этот период антропогенеза были широко распространены проявления агрессии. Из тяжелой борьбы с разнообразными неблагоприятными обстоятельствами человечество вышло победителем лишь благодаря коллективному труду.

Необходимо особо подчеркнуть, что первобытное сообщество древнейших гоминид уже не было чисто биологическим явлением. В. В. Бунак предложил назвать такой тип объединений «филэргоном» (от греч. «эргонь — работа»), что подчеркивает роль складывающихся производственных отношений в его формировании. Социальная среда играла решающую роль в развитии орудийных традиций, реализации интеллектуального потенциала членов сообщества.

Для реконструкции природных сред и образа жизни таких древнейших человеческих коллективов первостепенное значение имеют данные палеоэкологии, первобытной археологии и палеоантропологии. Основные местонахождения ранних гоминид (австралопитеков и ранних *Номо*): травяная саванна (Летоли); сухая колючая саванна с пойменным лесом и болотом (Омо); пресное озеро с галерейным лесом и колючая саванна (Кооби-Фора); соленое озеро с сухой травянистой саванной (Олдувай); мозаичные саванные биомы (Южная Африка). Самые ранние из известных ныне гоминид — афарские австралопитеки — жили, по-видимому, бродячими группами, разбросанными по обширной территории, и еще не полностью порвали связь с древесной средой. Пока у них не обнаружено следов «баз» или «лагерей». Ориентировочные подсчеты плотности гоминидного населения в олдувайскую и предшествующую ей эпохи дали почти символическую величину: 0,001–2,5 индивида/км² в долине р. Омо. Плотность популяции зависит и от характера питания. Так, для африканского австралопитека предполагаемые цифры плотности: 1,61–0,15–0,0009 при растительнойности, всеядности и питании мясом соответственно (Martin, 1981). Скорее всего это были малые изолированные популяции с относительно небольшой длительностью жизни одного поколения (в среднем 17–22 года, поданным для южноафриканских австралопитеков). На протяжении всего палеолита и мезолита длительность жизни равнялась в среднем примерно 20 годам. Темпы прироста населения в эти эпохи составляли 10–20% за 1000 лет.

Вероятно, раскалывание камней было вполне доступно для австралопитеков; переход же от использования камней к изготовлению каменных орудий, по мнению специалистов, мог осуществляться без особых затруднений. Этап перехода к изготовлению самых примитивных орудий, возможно, отражен в культурах типа «кварцевой» из Омо, где процент артефактов, имеющих признаки обработки и употребления, очень низок. Предполагается, что такие «предорудия» могли изготавливать австралопитеки из Афара и Омо.

Археолог А. Е. Матюхин считает, что у ранних австралопитеков существовали различные приемы разбивания камней и выбор пригодных обломков; при этом уже на древнейших этапах орудийной деятельности выявлялись элементы изготовления орудий, преднамеренного изменения первоначальной формы камня, хотя переход гоминид к систематическому изготовлению орудий на уровне всей популяции произошел позже.

Дальнейшее развитие социальной организации наблюдается у олдувайских хабилисов. В Олдувае уже найдены прототипы древнейших жилищ — так называемые «обитаемые горизонты». Всего открыто ок. 20 таких «домов-баз». Это скопления костей и каменных орудий, возможно, представляющие охотничьи стоянки. В нижней части 1 слоя описано искусственное сооружение в виде круга из свободно положенных базальтовых блоков диаметром 3,5-4,3 м. Некоторые исследователи полагают, что олдувайские гоминиды были не только собирателями, использовавшими также мясо жертв крупных хищников, но временами и настоящими охотниками. На трех черепаха антилоп из 1 слоя Олдувая обнаружены трещины, расположенные очень точно над правой глазницей. Удары, как полагают, были нанесены с близкого расстояния при прямом контакте, возможно дубинкой. На костях крупных животных, найденных в «разделочных», имеются насечки, сделанные краями каменных отщепов. Впрочем, высказывается и мнение о редкости следов расчленения туш каменными орудиями и преобладании использования падали у древнейших гоминид из Олдувая.

Несомненна роль охоты как средства кооперации, коммуникации и фактора дальнейшего развития социальной организации и социальных связей гоминид. Даже применительно к австралопитековым высказывается предположение, что они охотились группами, так как их жертвы — павианы — всегда держатся вместе. Возможно, что у олдувайских хабилисов уже существовало разделение труда между мужскими и женскими индивидами с преобладанием охоты и изготовления орудий у первых и собирательства у вторых. Важную роль в становлении социальности, в социализации гоминид, могла сыграть активная транспортировка охотничьей добычи к домам-базам. Быть может, сообщества, члены которых делились со своими сородичами, получали определенное селективное преимущество. Существенное значение мог иметь и индивидуальный, межгрупповой, а возможно, и групповой межвидовой (австралопитек и ранний человек) отбор на «умелость», интеллект как адаптивно полезные признаки (В. Грант, 1980). Весьма сложен и решается неоднозначно вопрос о происхождении альтруизма. Предполагается, что некоторые его формы (например, реципрокный альтруизм) могли быть результатом отбора (Красилов, 1986); в то же время возрастающая в ходе сапиентации продолжительность детства, необходимость совместных усилий в производственной деятельности, забота о старших членах сообщества как источнике опыта и другие проявления уменьшали роль борьбы за существование.

Древнейший достоверный этап становления трудовой деятельности человека отражен в характеристиках олдувайской культуры. Ее примитивными особенностями являются: малый процент орудий сравнительно с необработанными камнями, еще спорадический характер их использования, вероятное отсутствие «общих представлений» о роли частей орудия при его изготовлении, о свойствах и назначении отдельных орудий. Однако хабилисы, видимо, все же связывали различные процессы обработки камня в циклы производственных действий (С.А. Семенов). Даже в олдувайских оббитых гальках заметна последовательность ударов для образования рабочего края. Число этих ударов невелико (3-7), в дальнейшем (ашель) оно увеличивалось до 50-80; однако раннеашельские орудия,

которые были значительно (в 2-3 раза) крупнее чопперов, имели относительную протяженность рабочего края всего на 70% больше и по сложности не намного превосходили чопперы. В дальнейшем сокращалось число макроударов и увеличивалось количество микродвижений кисти и пальцев.

В ходе антропосоциогенеза постоянно возникало и разрешалось противоречие между относительным консерватизмом физической организации гоминид и необходимостью ее дальнейших преобразований на путях «социализации». При этом взаимоотношения физического типа человека и развития его материальной культуры были достаточно гибкими, отсутствовала жесткая взаимная приуроченность эпох палеолита и эволюционирующих морфотипов гоминид. В эпохи ашеля и мустье сосуществовали разные варианты гоминид, с различным соотношением архаических и сапиентных черт.

Очевидно, что более определенно связь морфотипа и культуры может проявиться при сопоставлении типологии орудий со структурными (и функциональными) особенностями системы мозг-рука. Трансформации формы и размера орудий ассоциировались с многократными изменениями рабочей позиции руки, способа захвата, положения пальцев, силового напряжения и т. д. (С. А. Семенов). Уже пропорции и особенности суставов кисти афарского австралопитека предполагают разнообразие варианты захвата, облегчающие использование необработанных камней как орудий, тогда как сапиентные черты строения кисти хабилиса свидетельствуют об усилении контроля за камнем (Marzke, Shackley, 1986). При изготовлении орудий нижнего палеолита основная нагрузка падала на ладонь и ногтевые фаланги; при большом весе ручных рубил это могло приводить в конечном итоге к возникновению селективного давления в направлении силовой адаптации кисти. Такие признаки прослеживаются и на руке неандертальского человека. Они могли «преувеличиваться» прижизненной функциональной («рабочей») гипертрофией. Техника верхнего палеолита потребовала перестройки кисти: повышения роли I пальца, усложнения его седловидного сустава и дифференциации мышц, возможно, тыльного прогибания фаланг, особенно I и V пальцев. У неантропов по сравнению с неандертальцами возрастают косые захваты, сравнительно с поперечными (Niewoehner et al., 1995).

Некоторые исследователи отмечают и связь между функцией руки и развитием определенных зон мозга. У австралопитеков по сравнению с обезьянами было уже более высокое развитие зоны мозга, связанной со стереоскопией, стереогнозией, зрительным и слуховым восприятием различных сигналов. У палеоантропов выделяются два эпицентра в нижней теменной доле, соответствующие надкраевой и угловой извилинам; наибольшего развития она достигает у неантропов. Для последних вообще характерно усиленное развитие участков коры мозга, ассоциирующихся со специфически человеческой деятельностью. Специалисты пытаются даже проследить параллелизм в развитии некоторых структур мозга (эндокрана) и технологических приемов, которые использовались этими гоминидами, хотя отсутствие строгого соответствия в изменениях макро-, микро- и субмикроструктуры мозга, по данным изучения современных приматов, придает этим заключениям лишь предположительный характер.

Возникшая в ходе общественного трудового процесса потребность в общении обусловила развитие звукового языка и мышления. С прогрессом производства и усложнением производственных отношений прежние формы общения в коллективе сделались недостаточными. Новая обстановка рождала новые мысли и понятия, нуждавшиеся и в новых способах выражения. Язык составляет фундаментальную основу человеческого поведения и культуры, он играл важную роль в стратегии выживания гоминид.

Возможно, что слово первоначально возникало у гоминид как средство коммуникации в совместной трудовой деятельности и лишь впоследствии приобрело и функцию субстрата обобщения. Высказывается предположение, что эволюция мозговых структур, связанных с речью, предшествовала развитию речевых функций (Varney, Vilensky, 1980) как результат восприятия звуков, развития коммуникации жестов гоминидных предков. Но нет прямой эволюционной связи между системами коммуникации обезьян и языком; сигнальные системы приматов не являются предшественниками языковых систем, так как они функционально ограничены. Сложная центральная нервная система (ЦНС) приматов обеспечивает прежде всего различие поз, запахов, мимики (Jonker, 1987). Предполагается, что развитие неврологического субстрата речи в значительной мере обязано негенетическим факторам эволюции на основе таких биологических предпосылок, как наследственно обусловленная сложность организации мозга и удлинение периода обучения в постнатальном онтогенезе гоминид (Walker, 1981).

Время возникновения членораздельной речи, пути и факторы ее формирования являются предметом дискуссии. Только по поводу древности этого важнейшего феномена гоминизации мнения расходятся очень резко: от эпохи австралопитековых, у которых признается существование зачатков речи, до постпалеолитической и даже неолитической эпох. Весьма вероятно, что речь развивалась постепенно и в своей примитивной форме существовала по крайней мере у эректуса. Но довольно широко распространена и точка зрения, по которой даже палеоантропы еще не имели вполне адекватного фонетического аппарата и не были способны к отчетливой артикуляции отдельных гласных звуков.

На каком-то этапе развития древнего общества возникает родовой строй. Чаще всего переход к родовому строю приурочивали к рубежу между средним и верхним палеолитом, которому, следовательно, придавалось особое значение в антропосоциогенезе. Основные аргументы в пользу этой гипотезы следующие: 1) совпадение двух важных событий — перехода к верхнему палеолиту и завершения формирования вида сапиенса; 2) ряд новых существенных явлений в развитии трудовой деятельности и культуры в верхнем палеолите. Это прежде всего появление множества самобытных археологических культур, развивавшихся на различных территориях ойкумены и, возможно, соответствовавших племенам или группам родственных племен; значительное разнообразие планировки и конструкции жилищ и даже целых стоянок-поселков и мастерских, население которых могло образовывать производственную организацию — род или общину; огромное многообразие (свыше 100 форм) специализированных орудий разного назначения, сделанных из различных материалов, использование

рукоятки, значительно повысившей энергетический эффект, причем фактор силы начал уступать место фактору точности и ловкости. Отмечается почти одновременное появление нескольких видов первобытного искусства: орнамент, многоцветная пещерная живопись, статуэтки, музыкальные инструменты и т.д. (рис. 38—41).

Возникновение сапиенса было связано, по всей видимости, и с необходимостью более развитого интеллекта, увеличением «интеллектуальной емкости» мозга, формированием самопознания. При этом важную роль мог сыграть межгрупповой отбор: преимущество получали те коллективы, в которых лучше разрешалось противоречие между необходимостью согласованных действий всех его членов и возникшей на определенном этапе развития производительных сил возможностью неравного присвоения (Я.Я. Рогинский). На эндокранах неантропов происходит перегруппировка в темпах развития отдельных участков коры: замедление роста отделов, связанных с чувственными формами восприятия, и усиление отделов, ответственных за формы рационального поведения (Е.И. Данилова, В.И. Кочеткова).



Рис. 38. Орудия верхнего палеолита

Переход к родовому строю мог способствовать ускорению процесса сапиентации, так как тесно связан с введением экзогамии. Экзогамия — запрет половых отношений между членами одного сообщества и разрешение их между разными сообществами (племенами) или разными частями одного большого сообщества — родами (дуально-экзогамная система). Тем самым предотвращались, возможно еще неосознанно, неблагоприятные генетические последствия близкородственных браков, возникало сходное с гетерозисом повышение жизнеспособности потомства.

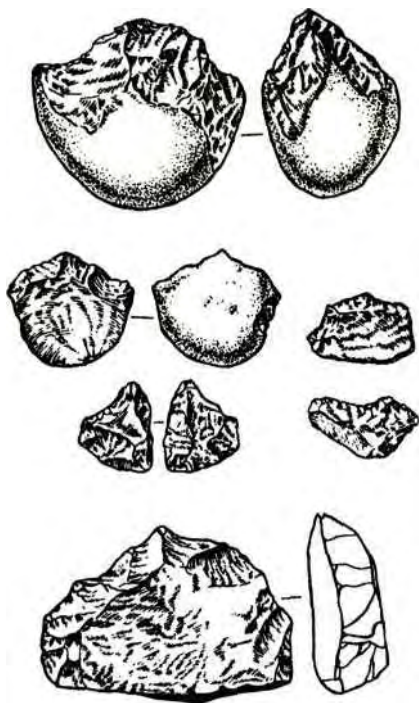


Рис. 38 (а). Орудия верхнего палеолита

В последние десятилетия появились новые данные, позволяющие говорить о большой древности таких признаков человеческого общества, как оседлость, жилище, охота и др. Многие технические приемы обработки орудий верхнего палеолита были известны уже в мустье, как, например, техника параллельных сколов, зародившаяся еще в нижнем палеолите. Нет принципиальных различий и в образе жизни, занятиях, материальной и духовной культуре мустьерских и верхнепалеолитических людей. Появление гетерозисных форм тоже, возможно, произошло еще

в мустье. Известны высокорослые кроманьонидные мустьерцы Передней Азии и, видимо, Юго-Восточной Европы. Это может свидетельствовать и о более раннем формировании института экзогамии. Поэтому было бы неверно представлять себе рубеж между мустье и верхним палеолитом в виде четкой демаркационной линии. Существует даже мнение, что более важна граница нижнего и среднего палеолита. Вместе с тем, конечно, нельзя недооценивать качественные новации верхнего палеолита и особенно возникновение верхнепалеолитического искусства. Появление примерно 0,1 млн лет назад анатомически современного человека было наиболее важным событием антропогенеза, который завершился формированием одного, но крайне полиморфного космополитического вида.

С философской точки зрения, формирование человека было перерывом постепенности, единым, длительным по времени качественным скачком на новый уровень развития, ознаменованным появлением новой социальной формы выделения материи. Конечно, это отнюдь не исключает существования дискретных стадий на протяжении периода гоминизации. Упомянем гипотезы «трех скачков» в эволюции мозга или «двух скачков» — в соответствии со сменой «системы опознания» брачных партнеров (Turner, Paterson, 1986).

С философской точки зрения, формирование человека было перерывом постепенности, единым, длительным по времени качественным скачком на новый уровень развития, ознаменованным появлением новой социальной формы выделения материи. Конечно, это отнюдь не исключает существования дискретных стадий на протяжении периода гоминизации. Упомянем гипотезы «трех скачков» в эволюции мозга или «двух скачков» — в соответствии со сменой «системы опознания» брачных партнеров (Turner, Paterson, 1986).

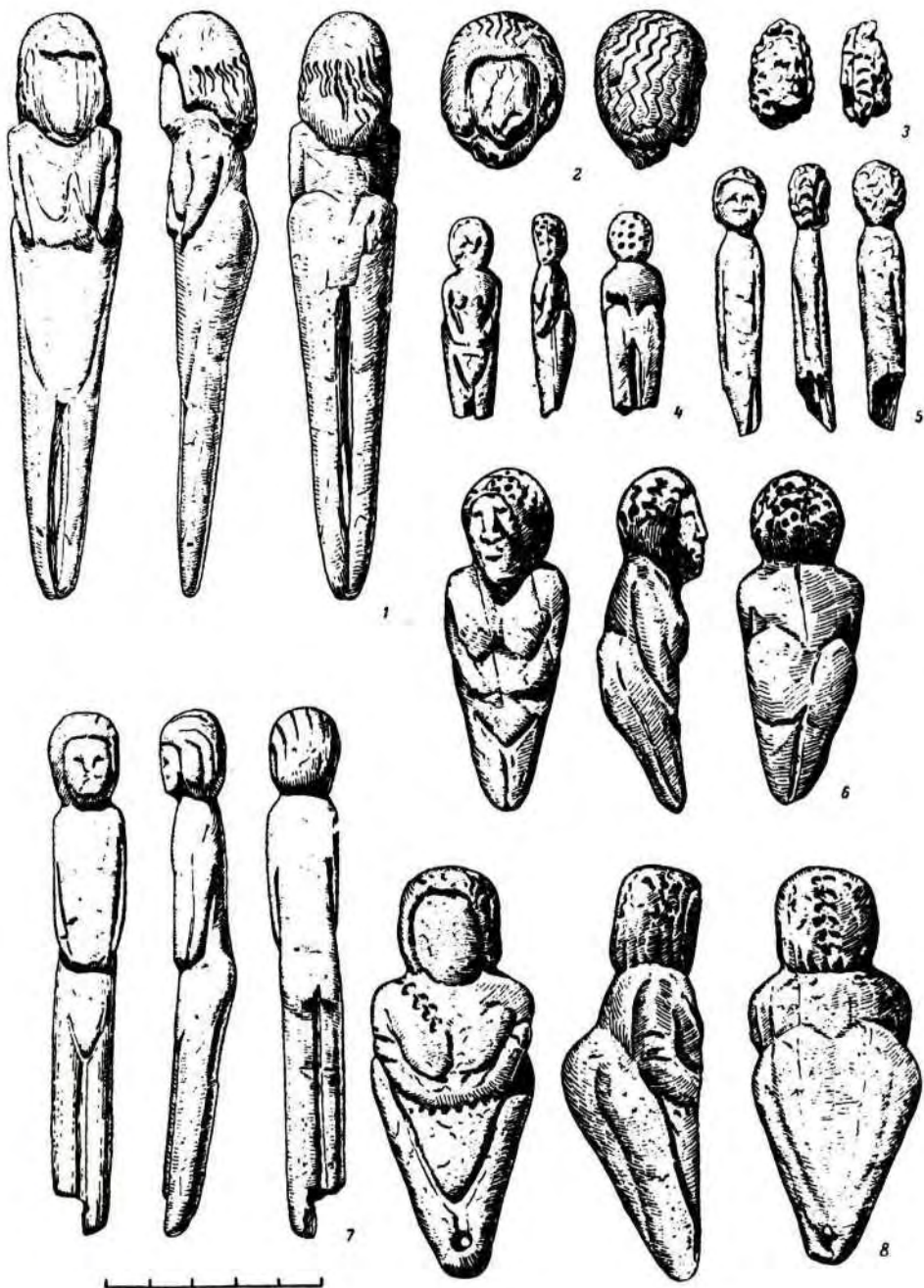


Рис. 39. Статуэтки, относящиеся к эпохе верхнего палеолита (цит. по М.Д. Гвоздовер)

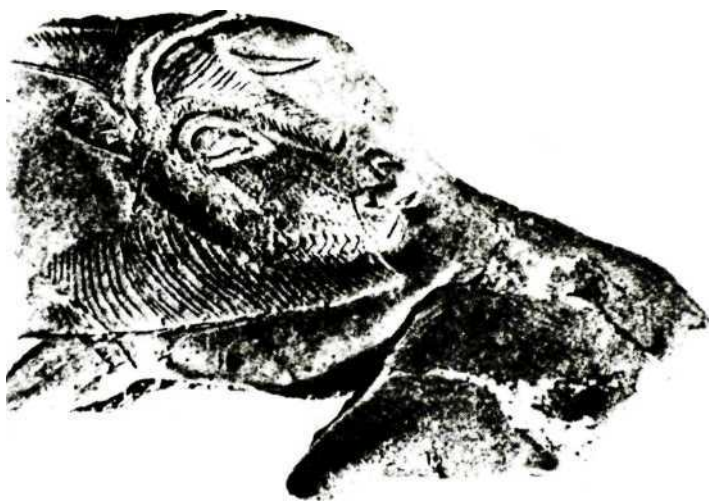


Рис. 40. Скульптура бизона

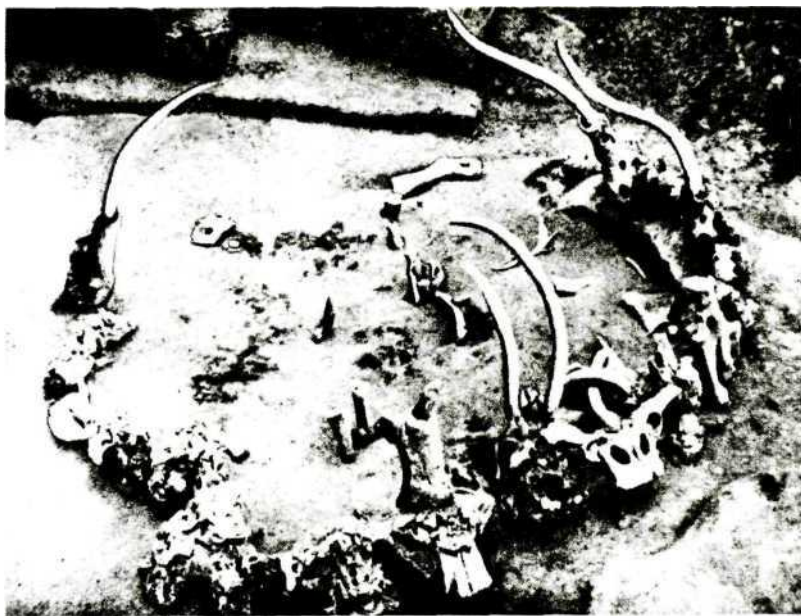


Рис. 41. Мезинские жилища

В процессе социализации человека происходит постепенное самоустранение формообразующей функции естественного отбора. Как принцип эволюции человека он прекратил свое действие около 40000 лет назад, когда сформировалась генетическая программа вида *H. sapiens*, которая не претерпела с тех пор существенных изменений. Огромное значение приобрело «социальное наследование» путем воспитания и формирования личности. «Парадокс человека» (Тейяр де Шарден) — в сравнительной

ничтожности морфологических изменений по отношению к величайшему скачку в психической сфере. Признаки культурной эволюции обладают значительно большей скоростью распространения по сравнению с генетическими, причем не только среди прямых потомков, но и других, в том числе неродственных членов популяции.

В ходе своей эволюции человек приобрел величайшее преимущество благодаря потенциальной возможности адаптироваться к любому ареалу Земли без изменения видовых структурных черт. Однако прекращение видообразующей функции естественного отбора совсем не равнозначно прекращению всякого развития, так как оно не исчерпывается видообразованием.

§ 2. СОВРЕМЕННЫЙ ЧЕЛОВЕК И ЭВОЛЮЦИЯ

Со времени завершения формирования вида *H. sapiens*, т.е. примерно с середины верхнего палеолита, он сохраняет стабильность. Но «эволюционная завершенность» человека относительна и, разумеется, не означает полного прекращения каких бы то ни было изменений его биологической организации. В голоцене и даже в еще более ранние эпохи можно констатировать разнообразные структурные сдвиги в морфологическом статусе человека («эволюция утрат», «эпохальные колебания» и др.).

Эволюция утрат охватывает редуциционные явления на скелете современного человека, как правило, совпадающие по своему направлению с эволюционными тенденциями, которые существовали в предшествовавшие периоды антропогенеза. К ним относятся ослабление общей массивности костяка, уменьшение массы компакты на единицу длины тела, грацилизация челюстного аппарата, уменьшение размеров зубов, редукция зубов мудрости, укорочение туловища, уменьшение латеральных пальцев стопы и т.д. На этих данных основывалась распространенная в прошлом сравнительноанатомическая концепция «человека будущего» — *H. futurus* — как существа с крупной головой, редуцированными лицом и зубами, с четырьмя пальцами на стопе и другими признаками, входящими в эту плеяду.

Высказывается предположение, что у современного человека многие регрессивные черты являются следствием случайных мутаций. Это может объяснить крайнюю замедленность редуциционных процессов и отсутствие скоррелированности отдельных их проявлений. Приведем примеры.

Согласно эмпирическому обобщению, выдвинутому Дж. Симпсоном, дегенерирующие структуры характеризуются повышенной изменчивостью. На стопе человека наружные пальцы — четвертый и пятый — имеют редуцированные средние фаланги с очень высокими коэффициентами вариации: 22-30% против обычных 2-10% для анатомических признаков. Преобладающая их форма — «бездиафизарная». Так, на средней фаланге мизинца выраженный диафиз отсутствует в 96-100%, и фаланга состоит как бы только из двух слившихся концов. Однако подобная форма фаланги существовала уже в глубокой древности — на стопе неандертальца из Крыма (Киик-Коба). Точно так же высокую изменчивость, типичную для регрессивных структур, имеет и XII пара ребер человека: коэффициент вариации их длины составляет 27%, что почти втрое больше, чем на

соседней XI паре ребер. Однако «типичная» для современных европейцев длина XII ребра (в среднем 100 мм) отмечается уже на скелете палеоантропа Схул IV, жившего несколько десятков тысяч лет назад. Редукция зубов мудрости — тоже очень древний признак: она имела место, например, уже на нижней челюсти лантьянского синантропа, возраст которого около 1 млн лет, но и в этом случае исчезновения зубов мудрости у сапиенса не произошло.

Признаки анатомической плеяды «человека будущего» не связаны между собой в единый комплекс. При выделении в современной популяции крайних вариантов по какому-либо компоненту плеяды в них не наблюдается одновременного повышения частоты остальных ее компонентов сравнительно с контрольной серией. Не выявлено даже тенденции к такому сдвигу. Аналогичный результат получается и при анализе частных систем скелета.

Так, вопреки довольно распространенному представлению сравнительноанатомической школы Розенберга, редукционные процессы на нижнем конце грудной клетки (редукция или даже отсутствие XII пары ребер) не сопровождаются соответствующими сдвигами на ее верхней границе. Напротив, есть даже компенсаторная тенденция к обратной связи длин ребер XII и I пары. К тому же отсутствие XII пары вообще встречается чрезвычайно редко (0,3–2,8%). Чаще в популяциях современного человека отмечается 13 пар ребер, что соответствует широкому распространению этого варианта у высших приматов. Наконец, несмотря на отмеченные выше редукционные тенденции в форме и размерах средней фаланги мизинца стопы, сам этот палец отнюдь не обнаруживает свойственного регрессивным структурам повышения вариабельности: коэффициент вариации длины всего мизинца стопы человека такой же, как и II–III пальцев (порядка 8–9%). Имеются сведения, что особо выраженное укорочение средних фаланг (брахимезофалангия) у современных людей может связываться с уменьшением размеров тела и, следовательно, никак не должно рассматриваться как проявление общего для *H. sapiens* редукционного процесса.

Другой пример изменений биологической организации современного человека — так называемые эпохальные сдвиги, т.е. разнонаправленные колебания биологических параметров, прежде всего структурных признаков, прослеживающиеся преимущественно по палеоантропологическим материалам. Они затрагивают общие размеры тела, массивность скелета, форму головы (черепа), темпы развития, вероятно, и многие другие признаки, о которых труднее судить по остеологическим данным. Обычно эти сдвиги имеют циклический характер и вполне укладываются в рамки видрового комплекса *H. sapiens*.

Так, например, колебания массы мозга сапиенса не обнаруживают однозначной тенденции в разные хронологические периоды. Емкость мозгового черепа была очень велика у кроманьонцев (в среднем около 1800 см³), уменьшилась в раннем неолите, в последующем в Европе вновь произошло ее увеличение. За последнее столетие (по данным одного из лондонских архивов) масса мозга возросла у мужчин и женщин соответственно на 66 и 28 г. Возможно, это находится в какой-то связи с процессом общего для многих стран мира увеличения длины тела, хотя во внутригрупповом

масштабе связь этих признаков слабая. К тому же систематических наблюдений динамики массы мозга у современного человека немного, да и имеющиеся не всегда согласуются по результатам. Все же очевидно, что величина мозга испытывала у сапиенса, по крайней мере в Европе, разнонаправленные колебания. Примеры таких эпохальных изменений достаточно многочисленны.

Сделаны попытки проследить циклы колебаний отдельных признаков, как, например, длины тела, массивности костей и т.д., в соответствии с изменениями интенсивности геомагнитного поля Земли; в одних случаях как будто прослеживается определенный параллелизм в вариациях этих показателей у человека и некоторых животных, в других — результаты неотчетливы. Видимо, эпохальные сдвиги могли протекать разными темпами на различных территориях и в разное время, т. е. причины этих изменений многообразны и не всегда совпадают в разных группах человечества: параллелизм проявляется в отдельные хронологические периоды, но в целом эти сдвиги не имеют глобального характера. Остается открытым вопрос: насколько подобные явления отражаются на генофонде человечества?

Очевидно, что изменчивость рассматриваемых признаков ограничена рамками стабилизирующего отбора. Это основная, хотя и не всегда легко распознаваемая форма отбора в популяциях современного человека, она предохраняет существующую организацию от дезинтеграции и распада посредством «канализирования» морфогенеза (К. Уоддингтон, 1957).

Проявление стабилизирующего отбора, о котором упоминал еще И. И. Шмальгаузен, состоит и в том, что оптимальный статус новорожденного человека наблюдается не при крайних, а при средних значениях массы тела. Ныне сходные наблюдения сделаны во многих группах человечества, хотя, разумеется, прогресс медицины в значительной степени снимает этот эффект отбора. В ряде стран (Чехия, Словакия, Норвегия и др.) отмечено значительное снижение перинатальной смертности новорожденных с низкой массой тела в последнее десятилетие: стабилизирующий эффект становится при этом менее действенным. В большей мере влияние отбора проявляется при грубых отклонениях от нормы. Так, по суммарным данным лабораторий разных стран мира, примерно 1/5 часть всех абортированных эмбрионов имеют хромосомные аномалии. При изучении антропометрических признаков с большой наследственной компонентой оказалось, что в браках, где оба партнера значительно отклоняются от средней «адаптивной нормы», патология беременности, например спонтанные аборты, встречаются наиболее часто по сравнению со случаями, когда эти признаки укладываются в «оптимальную» (Х.А. Каримов, 1984). По данным для США, мужчины среднего роста чаще вступают в брак и имеют в среднем больше детей, чем очень высоко- или низкорослые (Mitton, 1975).

Другая, также распространенная форма отбора у современного человека — дизруптивный («разрывающий») отбор. Это фактор внутривидового полиморфизма, способствующий его сохранению и усилению. Такие процессы в пределах вида *H. sapiens* как бы «направляют» уже существующие варианты по пути приспособления к определенным условиям среды.

Возможно, что и некоторые расовые признаки, как и так называемые «адаптивные типы» современного человечества, возникли в свое время в результате дизруптивного отбора. Вероятно селективное значение ряда физиологических и биохимических особенностей в отдельных человеческих популяциях. С другой стороны, само вмешательство человека в структуру окружающей среды может изменять адаптивное значение генов в его популяциях и обусловить посредством этих изменений среды отбор некоторых генотипов.

Рассмотренные выше примеры в целом показывают, что пока нет достаточных оснований говорить о сколько-нибудь существенных изменениях структурного видового комплекса *H. sapiens* на протяжении изученного отрезка голоцена. Значительная часть наблюдающихся сдвигов — одновременные и разнонаправленные колебания структурных характеристик, вполне укладывающиеся в пределы видового комплекса и представляющие собой не звено эволюционного процесса, а лишь фазу колебаний (В. В. Бунак). У современного человека несомненно влияние на эти процессы как биологических, так и социальных факторов в их сложном взаимодействии.

Ослабление естественного отбора иногда оценивается как угроза генетической дегенерации человечества из-за накопления (в гетерозиготном состоянии) вредных мутаций. Но все усиливающаяся панмиксия и значительный рост народонаселения Земли препятствуют проявлениям мутационного процесса. С другой стороны, и сама популяция как бы «стремится» сохранить равновесие генных частот, генетический гомеостаз, если не вмешиваются такие способные нарушить его факторы, как мутация, миграция, изоляция.

Таким образом, хотя возможность изменений частот генов в последовательных поколениях существует и в принципе может составить основу эволюционных изменений, их было бы трудно прогнозировать из-за сложного комплекса самых разнообразных, в первую очередь антропогенных, воздействий.

С середины XX в. вопрос о взаимоотношениях человека и природы при все возрастающей роли антропогенного фактора и загрязнения среды приобрел большую остроту и актуальность, что привело к созданию комплексной науки — экологии человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Социальность (от лат. «*socialis*» — общественный) в ее широком понимании — весьма распространенная адаптация к среде в мире животных. Общественный образ жизни многих приматов повышает выживаемость детенышей, увеличивает продолжительность жизни, способствует стабильности популяций, их проникновению в новые адаптивные ниши. Человеческое общество качественно отличается от сообществ животных любой сложности, представляя собой совокупность исторически сложившихся форм совместной целенаправленной и разумной деятельности людей, прежде всего в производственной сфере. Истоки человеческой социальности, тем не менее, следует искать в сложном общественном поведении и в какой-то степени — структуре сообществ высокоразвитых понгид — «модельных предков» гоминид.

Поведение и социальная организация приматов имеют большое значение в стратегии выживания и подвержены естественному отбору, но у гоминид типы поведения вряд ли находились под простым и прямым генетическим контролем. Вопрос о роли естественного отбора в развитии социальности человека достаточно сложен и решается неоднозначно. Несомненно, что этот процесс нельзя свести лишь к случайной изменчивости, направляемой естественным отбором, хотя многие адаптивные изменения в эволюции гоминид являлись поведенческими: стратегия размножения, социальные связи, поиск пищи и др. (Фоули, 1990).

Вместе с тем и такие специфически человеческие признаки, как высокоразвитый мозг и интеллект, речь, адаптивно полезны для отдельных индивидов и их сообществ. Некоторые ученые предполагают, что в развитии интеллекта играл роль индивидуальный и, возможно, групповой отбор. Способность к обучению у приматов зависит и от длительности этапов индивидуального развития, и их соотношений, между тем темпы развития — наследственно обусловленный признак, в значительной степени контролируемый отбором. Длительный групповой отбор, основанный на преимуществе сообществ ранних гоминид с наиболее развитыми интеллектом и технологией изготовления орудий, мог в дальнейшем привести к распространению в пределах вида их наследственно обусловленных способностей и вызвать постепенное повышение интеллекта, а также технологических навыков — «отбор на интеллект и умелость» как адаптивно полезные признаки (Грант, 1980).

Высказывается также предположение, что первоначальное увеличение мозга — важнейший показатель эволюционного уровня в линии человека — в какой-то мере было побочным следствием укрупнения размеров тела, обусловленного отбором на те или иные эколого-поведенческие адаптации, прежде всего в связи с употреблением орудий или внутривидовой конкуренцией. Несомненно, однако, что эволюционное увеличение массы мозга и степени церебрализации имело более сложный и непрямолинейный характер, причем наиболее отчетливы «скачки» от афарского австралопитека к хабилису и от эректуса к архаическому и, далее, современному сапиенсу, т.е. при мало различающихся размерах тела.

В течение первого миллиона лет существования *H. erectus* емкость мозгового черепа менялась мало. Она начинает возрастать около 0,7 млн лет назад, но особенно заметна прогрессивная церебрализация в среднем плейстоцене, т.е. в эпоху архаических сапиенсов и перехода к современному человеку. Причины этого явления многообразны: расширение экологической ниши, становление и дальнейшее развитие речи, прогресс технологии и материальной культуры и др. Увеличение мозга в основном прекратилось около 0,2–0,1 млн лет назад, что могло быть результатом завоевания человеком новых условий обитания, когда смертность от давления среды превысила влияние внутривидовой конкуренции.

Считается, что гены определяли развитие только биологических основ сознания, мышления, языка: наследственно обусловленную сложность мозга, удлинение периода обучения, анатомию гортани и ротовой полости и др. В то же время в развитии речи решающее значение имеют негенетические факторы, так как она не сформируется у человека в «асоциальных» условиях («дети Маугли»).

Реконструкция ранних этапов социогенеза может осуществляться только на комплексной основе. Она опирается на: а) данные по этологии (поведению) приматов, наиболее близких к человеку — африканских понгид, а также на общие закономерности и механизмы поведения обезьян; б) археологические подходы (изучение типологии и описание различных культур и особенно функциональная интерпретация орудий в связи с их предполагаемым использованием; в) палеонтологические и палеоантропологические материалы, которые позволяют судить о размерах тела, величине и отчасти структуре мозга, локомоции, образе жизни и т.д. Так, укрупнение тела в ряду гоминид сопровождалось изменением их пищевого поиска, расширением пищевой ниши и территории обитания, что облегчало адаптацию к умеренному и холодному климату. По различиям в размерах тела мужских и женских индивидов можно косвенно судить об особенностях репродуктивного поведения и самой структуре сообществ ранних гоминид; г) данные палеоэкологических реконструкций, позволяющих восстанавливать характер окружающей среды конкретных человеческих сообществ.

На ранних этапах антропогенеза роль экологии видна достаточно отчетливо. К началу плиоцена предок человека, по-видимому, уже обладал умственным потенциалом для дальнейшей социализации. На рубеже плиоцена и плейстоцена у австралопитеков и *Homo* выработалась альтернативная стратегия выживания: специализация или универсализация соответственно, хотя общая схема эволюции скорее представляла картину радиации на многие, нередко параллельные ветви, т.е. была сложнее, чем простое раздвоение (Фоули, 1990). Предполагается, что свойственное этой эпохе видовое разнообразие гоминид сочеталось с видовым разнообразием сообществ крупных млекопитающих, куда они входили. Возможно, сходным был и характер эволюции. Дальнейшая стратегия выживания гоминид была связана с их постепенным расселением в пределах тропической саванны и далее, в среды с умеренным и более холодным климатом.

Все же роль изменений природной среды, особенно на более поздних этапах сапиентации, не следует преувеличивать. Вероятно, этот фактор был далеко не единственным и даже не решающим в развитии человека и общества.

Эволюция социальных отношений в линии человека была однозначно направлена в сторону повышения интенсивности внутригрупповых социальных связей и развития все более сложных форм кооперации. Социальная среда играла решающую роль в усовершенствовании технологии изготовления орудий. Переход к охоте явился дальнейшим стимулом развития социальных связей и коммуникаций (язык).

Наиболее сложен вопрос о взаимоотношениях генетических и культурных изменений на этапах сапиентации. Возникнув как качественно новое явление, не сводимое к биологическим процессам и развивающееся по своим законам, культура может быть достаточно универсальной при очевидных различиях в социальных системах и генофонде. Так, на любом этапе антропогенеза можно найти примеры сочетания однотипной культуры с разными морфотипами гоминид и наоборот, т.е. универсальность культуры может проявляться при генетических и морфофункциональных

различиях. В результате расселения человека за последний миллион лет мутантные гены и культурные инновации распространялись далеко за пределы своего возникновения. Вероятно, гены влияли на культурный выбор, а их взаимодействие с культурой определяло приспособленность, но эти культурные и генные «волны» могли быть как синхронными (в случае их взаимозависимости), так и асинхронными (Reynolds, 1984).

Древнейшим информационным полем было искусство. Оно ознаменовало четкий рубеж появления современного человека — неантропа.

На протяжении палеолита основными занятиями человека были охота и собирательство, хозяйство присваивающего типа, коллективный труд, общая собственность. Это черты формирующегося первобытно-общинного строя, который стал важным социологическим рубежом в становлении человечества. Первый социальный организм — родовой строй (родоплеменные образования) с естественным разделением труда, охотой, собирательством, рыболовством; постепенно сложился групповой брак.

Наличие «коллективного мозга» позволяло в сравнительно короткие сроки перейти к производящему хозяйству. Это произошло около 8–7 тыс. лет назад, в неолите, когда появились земледелие и скотоводство и стала формироваться парная семья.

Начиная примерно с 40 тыс. лет, устанавливается относительная стабильность физического типа человека. Напротив, весьма медленная эволюция культуры до появления *H. sapiens* сменилась на развитие все ускоряющимися темпами, т.е. эволюция убыстрялась, но в коллективной и духовной сферах.

Вместе с тем эволюционная завершенность человека относительна. В рамках вида *H. sapiens* происходили и происходят различные биологические изменения. В их числе редуциционные процессы. — «эволюция утрат», прослеживаемая на скелете и особенно в зубной системе, или эпохальные колебания таких признаков, как размеры тела, массивность скелета, форма головы и лица (черепа), темпы развития и др. Остается пока открытым вопрос, насколько эти процессы могут затронуть генофонд человека, поскольку на них влияют многие общие и более локальные биологические и социальные факторы в их сложном взаимодействии. Со своей стороны, сама природа человека многообразна, изменчива, подвижна и дает возможность адаптироваться к очень разным условиям среды (приспособительный полиморфизм). Во второй половине XX в. проблема взаимодействия человека со средой значительно обострилась. Все усиливающиеся в условиях современной цивилизации «возмущающие влияния» собственной деятельности человека на биоту и на самого человека как ее составляющую часть при снижении возможности их компенсации могут стать в конечном итоге, если ситуация останется неизменной, фактором деградации человеческих популяций.

Формирование человека происходило под определяющим воздействием социальных факторов. Поэтому как объект естественнонаучного исследования он представляет собой уникальное явление. Существующие в науке подходы к проблеме соотношения биологического и социального в индивидуальном развитии человека неоднозначны, однако очевидно, что социальная сущность человека отнюдь не отменяет биологических законов, в соответствии с которыми развивается его организм. Вместе с тем биология человека специфична, и эта специфика состоит в ее «социализированности». Сама наследственная программа *H. sapiens* социально детерминирована, в ней записаны итоги его историко-эволюционного развития, и поэтому полная ее реализация возможна только в условиях социальной среды. Даже такие кардинальные признаки, как прямохождение или речь, не сформируются у ребенка в «асоциальных» условиях, если в силу случайности он попадает в стаю волков или обезьянье стадо («дети Маугли»). В то же время генотип человека обеспечивает возможность восприятия им социальной программы любой сложности.

Часть II

ВОЗРАСТНАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

Глава 6

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ЧЕЛОВЕКА

§ 1. Специфика и периодизация постнатального онтогенеза человека. § 2. Перипубертатный период.

Глава 7

ФАКТОРЫ И КРИТЕРИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

§ 1. Факторы роста и развития. § 2. Биологический возраст. Основные критерии биологического возраста.

Глава 8

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ЧЕЛОВЕКА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ЕГО БИОСОЦИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

§ 1. Акселерация. Эпохальные колебания темпов развития. § 2. Старение и продолжительность жизни.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ЧЕЛОВЕКА

§ 1. СПЕЦИФИКА И ПЕРИОДИЗАЦИЯ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА* ЧЕЛОВЕКА

Под онтогенезом обычно подразумевается весь комплекс последовательных преобразований организма, начиная от стадии оплодотворенной яйцеклетки и до окончания жизненного цикла.

В процессе историко-эволюционного формирования человека менялся и его онтогенез. Основные изменения индивидуального развития: удлинение утробного периода, возрастание продолжительности детства, отсрочка времени полового созревания, выделение особого периода, переходного от половой зрелости к пожилому возрасту (климакса), увеличение общей длительности жизни. Эти черты онтогенеза в более слабой степени свойственны и узконосым обезьянам. Продолжительность детства увеличивается от 6 мес у тупай до 6—12 лет у понгид, длительность жизни возрастает от 3—4 (максимально 5,5 лет) у первых до 45—50 и более лет у вторых. У шимпанзе, а также павиана гамадрила, макака резуса и некоторых других обезьян, как и у человека, климакс заканчивается менопаузой, на которую у них приходится примерно треть всей длительности жизни. Рост у крупных человекообразных обезьян завершается к 11 годам, а у человека обычно к 18—20 годам.

Процесс роста и развития организма характеризуется следующими закономерностями.

1. «Канализирование» онтогенеза, обеспечивающееся генотипом и выражающееся в устойчивой к внешним факторам последовательности основных фаз роста и развития.

2. Диалектическое единство непрерывного и прерывистого, постепенность и цикличность. Типичное для человека постепенное замедление роста после рождения и последующее скачкообразное его ускорение («пубертатный спурт») свойственны, видимо, и некоторым другим антропоидам, например шимпанзе (рис. 42—43). На кривой роста человека можно выделить три основных цикла в постнатальном развитии: 1) от рождения до 10—13 лет при постоянном снижении скорости; 2) пубертатный спурт и 3) падение скорости ниже уровня допубертатного периода и прекращение роста. Наиболее близкая выровненная кривая, описывающая циклический характер роста, — парабола 4-го порядка, хотя для детальной характеристики всего периода постнатального роста одной кривой, видимо, недостаточно. Сочетание периодов ускоренного развития и относительной стабилизации можно выявить даже на коротких отрезках онтогенеза, например при долговременном наблюдении с недельными интервалами детей от рождения до 2 лет (Lampl, 1983); нелинейность роста («мини-скачки») прослеживается примерно у 70% детей и подростков при еженедельном обследовании в течение 6-10 мес (Hermanussen et al., 1988).

* От лат. «natalis» — относящийся к рождению, греч. «ontos» — сущее.

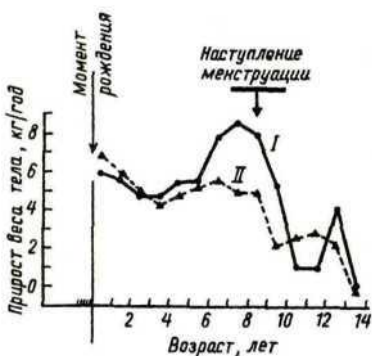


Рис. 42. Кривая скорости роста массы тела шимпанзе (I — самцы, II — самки) (по Дж. Тэннеру, 1979)

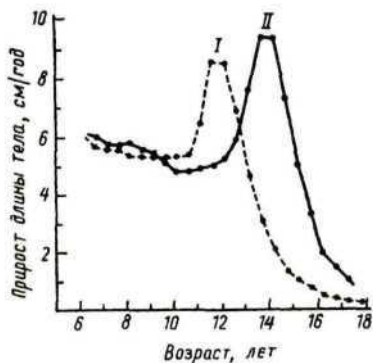


Рис. 43. Кривая скорости роста длины тела человека (I — женщины, II — мужчины) (по Дж. Тэннеру, 1979)

3. Гетерохрония (разновременность) в созревании разных систем организма (или тканей) и разных признаков в пределах одной системы; согласно концепции системогенеза (П. К. Анохин), опережающими темпами созревают жизненно важные функции, обеспечивающие первоочередное формирование комплексных адаптивных реакций, специфических для каждого конкретного этапа взаимоотношений организма с внешней средой.

4. Значительное индивидуальное разнообразие возрастной динамики в пределах выделенных этапов онтогенеза, в определенной мере зависящее от уникальности наследственной программы.

Сложность создания единой периодизации постнатального онтогенеза человека заключается в необходимости учета многих факторов, которые в свою очередь обладают разной информативностью в различные возрастные фазы. Такая схема должна отражать биологические (морфологические, физиолого-биохимические, молекулярные, иммунологические и др.), а также психологические и социологические аспекты развития и старения организма. До сих пор еще нет общепризнанной периодизации онтогенеза, хотя предложено уже немало вариантов схем, в зависимости от концепции автора и целей классификации. Приведем примеры.

Древнейшие периодизации принадлежат греческому философу Пифагору (VI в. до н.э.) и знаменитому греческому врачу Гиппократу (V—IV вв. до н.э.). Первый выделял четыре периода человеческой жизни: весну (до 20 лет), лето (20—40 лет), осень (40—60 лет) и зиму (60—80 лет), которые соответствовали становлению, молодости, расцвету сил и угасанию. Гиппократ подразделил весь постнатальный онтогенез на десять семилетних циклов. Русский статистик и демограф первой половины XIX в. А. П. Рославский-Петровский предлагал выделять категории малолетних (до 5 лет) и детей (до 15 лет), которые составляли подрастающее поколение; далее — молодых (16—30 лет), возмужалых (30—45 лет) и пожилых (45—60 лет), объединяющихся в цветущее поколение, и, наконец, увядающее поколение, представленное старыми (61—75 лет) и долговечными (75—100 лет и старше). Немецкий физиолог М. Рубнер (1854—1932) также придерживался семичленной схемы: младенчество (до 9 мес), раннее детство (до 7 лет),

позднее детство (до 13—14 лет), юношеский возраст (до 19—21 года), зрелость (до 41-50 лет), старость (от 50 лет) и почтенная старость (от 70 лет). Как пример крайних тенденций и подходов к этой проблеме можно назвать дробление постнатального онтогенеза на 24 стадии (В. В. Бунак) или, напротив, выделение всего лишь трех основных периодов: роста, зрелости и старости (А. В. Нагорный).

В отечественных медико-биологических исследованиях наиболее часто используется схема возрастной периодизации, принятая на VII Всесоюзной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии (Москва, 1965 г):

Период	Границы
Новорожденность	1-10 дней
Грудной возраст	10 дней— 1 год
Раннее детство	1-3 года
Первое детство	4—7 лет
Второе детство	8-12 лет (мальчики) 8—11 (девочки)
Подростковый возраст	13—16 лет (мальчики) 12—15 (девочки)
Юношеский возраст	17—21 год (юноши) 16—20 лет (девушки)
Зрелый возраст I	22—35 лет (мужчины) 21-35 лет (женщины)
Зрелый возраст II	36-60 лет (мужчины) 36-55 лет (женщины)
Пожилой возраст	61-74 года (мужчины) 56-74 года (женщины)
Старческий возраст	75—90 лет
Долгожители	90 лет и старше

В педагогике для периода 0—17/18 лет применяется следующая схема: младенческий период — до одного года; преддошкольный возраст — 1—3 года; дошкольный возраст — 3—7 лет; младший школьный возраст — 7—11/12 лет; средний школьный возраст — 11/12-15 лет; старший школьный возраст — 15—17/18 лет.

Рост означает увеличение размеров развивающегося организма, прежде всего его активных частей; он не бывает строго пропорциональным и связан с формообразованием. Процесс роста и формообразования наиболее интенсивен в утробном периоде. В это время значительно меняется состав тела: содержание общей воды снижается от 93—95% у эмбриона с массой тела 0,5 г до 75% у новорожденного; клеточная масса возрастает: количество клеток у 7-недельного зародыша составляет $1,3 \times 10^9$, а у новорожденного — 2×10^{12} ; жиротложение быстро увеличивается к рождению. Примерно на 2-м месяце утробного развития эмбрион уже приобретает типичные признаки человека, хотя интенсивное формообразование (морфогенез) продолжается вплоть до зрелого состояния. Рост максимально ускорен также в эмбриональном и раннем утробном периодах, его скорость снижается к моменту рождения.

Сразу же после рождения интенсивность ростового процесса резко возрастает: к 4—5 мес у современных детей уже достигается удвоение массы тела при рождении. В период от 0 до 5 лет годовая прибавка в целом снижается в 3—4 раза. От 1 года до 7 лет вторичные половые признаки мало выражены, преобладает «тип малого ребенка» с относительно крупной головой и туловищем, сравнительно короткими конечностями, слабой мускулатурой, не способной к сильным и длительным сокращениям, хорошо развитым подкожным жиротложением, отсутствием отчетливого подразделения туловища на грудной и брюшной отделы, еще не сформировавшимися окончательно изгибами позвоночника, большой подвижностью суставов, слабо развитым челюстным аппаратом, округлым лицом и т.д. Этот период нередко обозначают как «нейтральное детство», однако уже довольно рано проявляются черты полового диморфизма в пропорциях конечностей, а к концу периода намечаются половые различия в развитии жиротложения (выше у девочек) и начинается изменение формы тела.

§ 2. ПЕРИПУБЕРТАТНЫЙ ПЕРИОД

Наиболее ответственным этапом в развитии человека является время полового созревания, включающее второе детство, подростковый и отчасти юношеский возраст схемы. В течение перипубертатного* периода обычно выделяют раннюю (препубертатную) и зрелую (собственно пубертатную) фазы.

Некоторые исследователи отмечают ускорение роста («полуростовой», или 1-й ростовой сдвиг) к концу нейтрального детства, в 6—7 лет. Предполагается, что он обусловлен главным образом усилением активности коры надпочечников.

Препубертатный период (adrenarche). В онтогенезе человека стадии собственно пубертаса на 3—4 года предшествует стадия «адренархе» (*glandulae suprarenales = adrenales* — надпочечники), начинающаяся в среднем в 6—7 лет у женщин и в 7—8 лет у мужчин. Наиболее существенное явление этого периода — созревание андрогенной (продуцирующей мужские половые гормоны — андрогены) зоны коры надпочечников с возрастанием уровня секреции ДЭА и ДЭА-сульфата, а также 17-КС в целом. 17-КС-продукты обмена андрогенов — показатель содержания в биологических жидкостях организма преимущественно надпочечниковых андрогенов, включающий, кроме ДЭА, также андростерон, этиохоланолон и фракцию ИОН-17-КС. Помимо некоторой интенсификации роста надпочечниковые андрогены стимулируют также скелетное и начальное половое созревание.

Особенно велико их значение во всем ходе препубертатного развития женщин. В рассматриваемый период существует прямая связь 17-КС с показателями соматического (физического), скелетного и полового развития (рис. 44). Так, у 9-11-летних русских девочек разница между крайними по уровню андрогенизации вариантами составляет: для длины тела 10—11 см, для массы тела — 6,5—9 кг; около 40—50% от общего влияния

* От лат. «*pubertas*» — возмужалость.

всей совокупности факторов на скелетный возраст зависят от андрогенов. Сходные результаты известны и для других популяций, например для английских детей (Дж. Тэннер, Д. Гапта, 1968).

В отличие от универсальной для человека и животных фазы развития, называемой «гонадархе», которая обусловлена преимущественно повышением активности половых желез, фаза «адренархе» видоспецифична для человека и среди приматов встречается еще, может быть, только у шимпанзе. Высказывается гипотеза, что адренархе и гонадархе являются независимыми процессами созревания, которые регулируются разными механизмами (Counts et al., 1987).

Собственно пубертатный период (gonadarche). Изучение пубертатного периода и его механизмов имеет особое значение в возрастной биологии человека, антропологии и педиатрии. Именно в пубертасе происходят наиболее значительные сдвиги морфофункциональных параметров, а следовательно, существует и большая вероятность отклонений показателей здоровья, так как частота крайних физиологических вариантов возрастает. Последние имеют ту же направленность, что и патологические сдвиги. Поэтому ускоренное или замедленное развитие рассматривается как фактор риска в ходе нормального онтогенеза (Матвеева, 1981). В пубертасе значительно увеличивается «расслоение» групп, уменьшается число детей со средними темпами развития и возрастает число акселератов и ретардантов.

Главным событием пубертатного периода является созревание системы репродуктивного гомеостата (гипоталамус-гипофиз-гонады), звенья которой функционируют по принципу «плюс-минус взаимодействия» (рис. 45, 46).

Весь цикл изменений в репродуктивной системе связан с гипоталамусом — основным органом, регулирующим вегетативные функции и биологические ритмы организма, в том числе и половое созревание. Многие исследователи считают, что в основе комплекса пубертатного периода лежат два

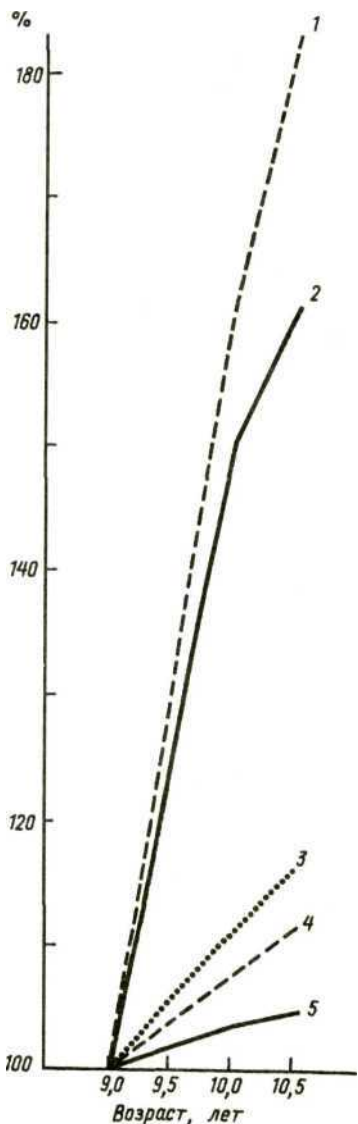


Рис. 44. Сравнительная динамика 17-КС (1), индекса оссификации кисти (2), поверхности (3), веса (4) и длины тела (5) в период адренархе у женщин (исходная величина признака принята за 100%)

главных феномена: 1) возрастное понижение чувствительности центров гипоталамуса к тормозящему влиянию половых гормонов (андрогенов и

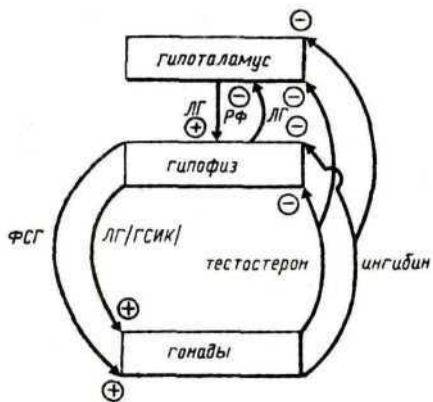


Рис. 45. Схема регуляции секреции половых гормонов у мужчин (по Думиду, 1978)

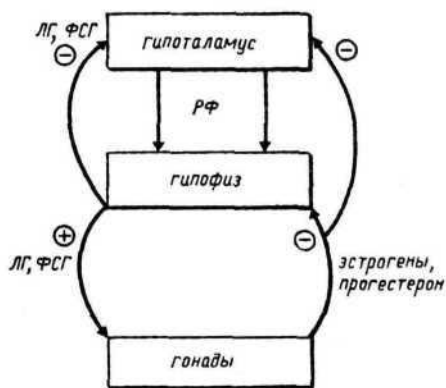


Рис. 46. Схема регуляции тонической секреции половых гормонов у женщин (по Вундери, 1980)

эстрогенов), циркулирующих в организме; 2) повышение чувствительности гонад к гонадотропным гормонам гипофиза. К началу пубертатного периода значительно увеличивается секреция релизинг-факторов (РФ) — особых пептидных гипоталамических гормонов, поступающих через портальную систему гипофиза в его переднюю долю и стимулирующих выделение гонадотропных гормонов — фоллитропина (ФСГ) и лютропина (ЛГ) или (у мужчин) гормона, стимулирующего интерстициальные клетки (ГСИК). Предполагается, что такое «растормаживание» нейросекреторных гипоталамических центров происходит вследствие возрастного повышения порога их чувствительности к воздействию половых гормонов, количество которых оказывается уже недостаточным, чтобы затормозить (по принципу отрицательной обратной связи) секрецию РФ. По-видимому, может играть роль и усиление реактивности гипофиза к действию ЛГ/ФСГ—РФ (Spratt, Crowley, 1988). В свою очередь резкое повышение уровня гонадотропинов гипофиза имеет следствием увеличение секреции «рабочих гормонов» гонад—андроенов (тестостерона) и эстрогенов (эстрадиола). Существуют данные, что увеличение чувствительности гонад к гонадотропинам имеет многокомпонентный характер: в начале пубертаса оно связано с повышением уровня этих гормонов в крови и усилением рецепторной активности гонад, а на поздних его этапах значительную роль может играть и увеличение эффективности воздействия цАМФ на активацию биосинтеза андроенов. Кроме того, в пубертасе значительно возрастает и биологическая активность ЛГ, которая, в отличие от иммунологической активности этого гормона, еще неопределима в препубертатное время.

Кроме тестостерона, секретируемого интерстициальными клетками (клетками Лейдига), в семенниках (клетках Сертоли) вырабатывается еще гормон ингибин, обуславливающий вместе с тестостероном ингибирование синтеза ФСГ и ЛГ. В итоге вновь устанавливается равновесие системы, но на более высоком уровне. Возможно, что такое повышение уровня гомеостата происходит в течение периода несколько раз. Действительно,

количественная секреция тестостерона неоднократно ступенеобразно изменяется: она начинает постепенно увеличиваться с 13 лет, особенно большой скачок отмечается в 14—15 лет, но даже в 17 лет еще не достигнут статус зрелого организма. После периода относительной стабилизации тестостерон начинает снижаться, но с большими индивидуальными вариациями. Примерно у 50% мужчин наблюдается так называемая «андропауза» в возрасте старше 50 лет — уменьшение тестостерона с компенсаторным повышением секреции ЛГ.

Репродуктивный гомеостат у женщин регулируется по тому же принципу, однако наряду с общим для обоих полов типом тонической секреции гонадотропинов, связанных с гормонами гонад по принципу «плюс-минус взаимодействия», у них существует еще и циклическая секреция, обуславливающая наступление овуляции: периодически происходящее быстрое выделение гипофизарных гормонов, ассоциирующееся с изменениями уровня эстрогенов и прогестинов. Половые различия в характере секреции гормонов определяются ранней половой дифференцировкой гипоталамуса, «выключением» циклического центра, происходящим под влиянием кратковременной выработки большого количества андрогенов у мужских эмбрионов. У женщин тоже наблюдается несколько «пиков» секреции эстрогенов в перипубертатном периоде: незначительное их повышение в 9-11 лет, более выраженный подъем к 12 и особенно к 14-15 годам. Но увеличение продукции эстрогенов происходит, как показывают продольные наблюдения, и на третьем десятилетии жизни.

В механизмах гипоталамического контроля полового развития важное значение придается нейромедиаторам; высказывается предположение о возможном влиянии различных интра- и экстрацептивных раздражений. Хотя роль среды не вполне ясна, есть данные, что в перипубертатное время гипоталамус чрезвычайно чувствителен к различным повреждающим факторам; функциональная активность (как и морфологическая зрелость) нейросекреторных структур гипоталамуса во многом определяет процесс полового созревания. Следовательно, значение нейроэндокринной стимуляции может оказаться весьма существенным, особенно в условиях разнообразных воздействий современной урбанизированной среды. Причиной повышения тонической секреции гонадотропинов может быть и возрастное усиление способности печени инактивировать половые гормоны (П.А. Вундер). Ингибирующее влияние на половое созревание мелатонина остается у человека (в отличие от некоторых животных) пока предположительным, хотя отмечена обратная связь между содержанием мелатонина и гонадотропинов (и половых гормонов) в течение пубертаса (Waldhauser, Steger, 1986). Определенную роль в половом созревании играют состояние гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной систем, а также особенности секреции соматотропного гормона (СТГ) и инсулина, а у мужчин, возможно, и пролактина.

Половые гормоны наряду с другими факторами, например СТГ, вызывают многие важные сдвиги в морфофункциональной организации подростка. Они регулируют развитие первичных и вторичных половых признаков, влияют на половое поведение, обмен веществ и морфогенез. В пубертасе происходит быстрое увеличение размеров тела, изменения в

его пропорциях и составе, усиленное развитие мускулатуры у мужчин и жиросотложения у женщин. Увеличение мускульного компонента и повышение количества эритроцитов и гемоглобина у мужчин, по-видимому, прямо связаны с эффектами андрогенов. Известно, что последние оказывают выраженное анаболическое влияние на синтез белка в костной ткани и актомиозиновый комплекс. Андрогены обуславливают возрастную инволюцию тимуса, влияют на мышечную работоспособность и силовые показатели, как, например, динамометрию кисти. Установлено также, что тестостерон усиливает андроморфную, а эстрогены — гинекоморфную тенденцию в топографии подкожного жиросотложения. Первый повышает объем адипоцитов в области плеч и понижает его в области бедер, вторые — наоборот (Vague et al., 1984). Обе группы половых гормонов стимулируют созревание скелета. Возможное влияние половых стероидов на мозг в значительной степени сводится к воздействию эстрогенов, в которые частично превращаются андрогены, на синтез белков и/или нуклеиновых кислот; другой возможный путь — превращение тестостерона в дигидротестостерон, взаимодействующий с рецепторами андрогенов в мозге.

Гормональные воздействия, существующие еще в раннем эмбриональном периоде, имеют значение для последующего не только биологического, но и интеллектуального развития. Во внутриутробном развитии мужчин тестостерон вызывает глубокие изменения в нервной системе, которые будут формировать личность взрослого человека; в онтогенезе женщин тестостерон влияет на половое поведение, эмоции, настроение (de Pablo, Roth, 1990; Gastellet, 1995; Sand, Studd, 1995).

Важным событием перипубертатного периода является спурт — скачкообразное увеличение роста, наблюдающееся у мужчин в среднем в 13—15, а у женщин — в 11—13 лет. В течение этого времени абсолютная скорость роста непостоянна и постепенно снижается: у мужчин — от 12 до 7 см/год, у женщин — от 11 до 6 см/год. В осуществлении ростового спурта участвуют многие факторы, в первую очередь половые гормоны и гормон роста — СТГ, оказывающий свое воздействие при посредстве соматомединов — пептидов, синтезируемых в печени. Из них наибольшее значение придается ИФРІ: показано, что конституциональные индивидуальные различия роста в значительной степени связаны с вариациями уровня инсулиноподобного фактора роста I у детей и подростков (Merimee et al., 1987; Binoux, Gourmelen, 1987, Landin-Wilheimsen et al., 1994).

СТГ, как и половые гормоны, влияет на ростовые и анаболические процессы, общие размеры тела, массу отдельных органов, эритропоэз, иммуногенез и особенно на линейный рост. Обычно принимается, что повышение соматотропина примерно на 1 год предшествует пубертатному спурту роста и на 2 года — пику тестостерона. Индивидуально скачок СТГ приходится на период от 9—10 до 13-14 лет, а тестостерона — на 12-15 лет; максимум соматомединов также совпадает с возрастом 13 лет у женщин и 14 лет — у мужчин. В позднем пубертасе СТГ стабилизируется или даже несколько снижается, интенсивность линейного роста падает. Это происходит примерно с 14-15 лет, причем у женщин — несколько раньше, чем у мужчин. В этом возрасте, а при акселерации даже раньше, система регуляции

роста уже перестраивается. Первоначальный синергизм СТГ и тестостерона — двух главных факторов линейного и нелинейного роста в пубертасе мужчин — сменяется к этому времени на антагонистические отношения, поскольку на ранних стадиях пубертатного развития анаболические стероиды стимулируют рост, а на более поздних — оказывают на него тормозящее действие, обуславливая срастание метаэпифизарных пластинок. К этому времени прибавки СТГ и тестостерона у мужчин обнаруживают достоверную отрицательную связь. В еще большей мере ингибирующее влияние на линейный рост в зрелом пубертасе оказывают эстрогены.

Общепризнанная роль СТГ как важнейшего ростового фактора первой половины пубертатного периода, имеющего первостепенное значение в осуществлении ростового спурта у мужчин и особенно у женщин, однако, далеко не во всех наблюдениях в пределах нормальных популяций подтверждается статистически. Расхождения зависят от разных причин: периода онтогенеза (обратная связь эффективности СТГ с возрастом), качественных и количественных вариаций соматомединов, сложности регуляции СТГ-функции и ростовых процессов в целом и др. Воздействие соматотропина более заметно в первой половине пубертаса и в фазы быстрого роста; в клинике и крайних вариантах нормы связь отчетливее. Например, у 15-летних подростков Москвы контрастные варианты по уровню СТГ ($><M\pm\sigma$) достоверно различаются по длине тела ($P < 0,01$).

Антагонистом соматотропина и тестостерона в некоторых их ростовых и метаболических эффектах является кортизол — основной глюкокортикоидный гормон человека. Повышение уровня тестостерона в пубертасе мужчин снижает активность кортизола; с другой стороны, глюкокортикоиды непосредственно угнетают биосинтез андрогенов в клетках Лейдига, уменьшая образование цАМФ и активность 17- α -гидроксиллазы (Welsh et al., 1982). Антагонизм с СТГ может, видимо, осуществляться на разных уровнях (адреноректорикотропный гормон, ингибирование кортизолом продукции соматомединов в печени и действие на клеточном уровне на ростковый хрящ); влияние кортизола сводится к торможению синтеза белка в костной и мышечной тканях. В итоге у подростков с ускоренными темпами пубертатного созревания обнаруживается повышение индексов тестостерон/СТГ и тестостерон/кортизол (рис. 47). Абсолютный уровень кортизола более стабилен: известно, что нормальное состояние глюкокортикоидной функции и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы играет важную роль в обеспечении устойчивости организма к стрессу и формировании адаптивного поведения.

Существенное значение в регуляции белкового и жирового обмена и липогенеза, а возможно, и в инициации пубертаса в целом имеет универсальный анаболический гормон инсулин. Гормоны щитовидной железы — тироксин и более активный трийодтиронин — тоже необходимы для нормального развития организма, особенно на его более ранних этапах: они влияют на рост и дифференцировку тканей, повышение интенсивности основного обмена и теплопродукцию. В пубертасе, по-видимому, наблюдается тенденция к снижению тироксина (рис. 48). Это соответствует возрастной тенденции к понижению основного обмена. Вопрос о возможном кратковременном повышении активности щитовидной железы

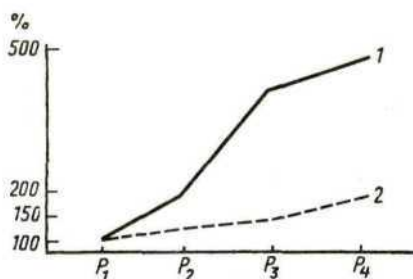


Рис. 47. Соотношение тестостерона, СТГ и кортизола крови при разном уровне полового развития у 15-летних юношей (Москва); значения индексов у P11 приняты за 100%
1 — тестостерон/кортизол; 2 — СТГ/кортизол

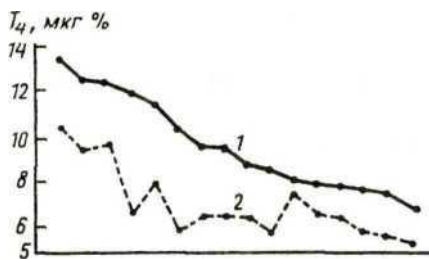


Рис. 48. Индивидуальное исследование уровня тироксина крови в группе девочек с интервалом в год (по Епископосяну, 1978)

в некоторые фазы пубертатного периода остается открытым. Тиреоидные гормоны оказывают существенное влияние на развитие мозга. Тироксин стимулирует созревание нейронов, образование синапсов и установление межнейрональных связей; при гипотиреозидизме обнаруживаются: недостаточная дифференциация нейронов, уменьшение числа аксосоматических синапсов, остановка роста ширины коры, дезорганизация цитоархитектоники, замедленная дифференциация нейронов и глии, подавление миелогенеза и др.

Выше рассмотрен комплекс чисто биологических явлений, обозначаемых как «пубертас». Он охватывает изменения морфофункционального статуса под воздействием гормональных и нейрофизиологических факторов. Однако в этот период происходят и важнейшие процессы психологического и культурного (познавательного) созревания на основе биологических изменений, развитие социально-психологических особенностей личности.

Созревание репродуктивной функции завершается к 18-20 годам. К этому времени уже окончательно устанавливаются овуляторные циклы у женщин, циркадные ритмы секреции тестостерона и выработка зрелой спермы у мужчин; завершение линейного роста у современных юношей и девушек (по материалам динамических наблюдений) констатируется обычно к 16—20 годам и раньше у женщин. Впрочем, в некоторых популяциях рост может продолжаться до 30-35 лет, как, например, у высокорослых тутси из Восточной Африки или в высокогорных группах Индии. Но и после прекращения роста продолжается морфофункциональное развитие, прежде всего у мужчин: увеличение массы тела, обхвата грудной клетки, ее экскурсий, жизненной емкости легких, динамометрии кисти и т.д. Оптимальный статус («физиологическая норма») связывается обычно с возрастом 20—25 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Происходившая в ходе филогенетического становления человечества социализация была связана со значительной перестройкой онтогенеза и способствовала прежде всего увеличению периода развития (обучение и

усвоение социальной программы) и старения (хранение и передача социального опыта).

Индивидуальное развитие — онтогенез — разделяется на пренатальный (стадии эмбриона и плода) и постнатальный. В последнем наиболее четко разграничиваются рост и развитие, зрелость и старение, однако в пределах каждой из этих крупных фаз выделяются более дробные, так что их общее число может варьировать от 3 до 24. В основе таких периодизаций обычно лежат комплексные критерии (морфофункциональные, психологические и социологические).

Ниже приводится краткая характеристика основных этапов периода развития, выделяемых в соответствии с возрастной периодизацией, принятой для медико-биологических исследований в нашей стране.

Новорожденность (0—10 дней). Время вскармливания ребенка молозивом. Новорожденный человек в целом менее «зрелый» и более беспомощный, чем новорожденный шимпанзе, который соответствует примерно 4-5-месячному ребенку. Однако вес ребенка (по отношению к весу взрослого) относительно больше, чем у шимпанзе. В абсолютных цифрах вес мальчика составляет в среднем 3400-3500 г, девочки — 3250-3400 г.

Грудной возраст (10 дней — 1 год) — от перехода к питанию «зрелым» молоком до прорезывания первых молочных зубов. Наиболее интенсивный рост: за год длина тела увеличивается примерно в полтора раза, удвоение веса происходит к 4-5 месяцам. Начало выпрямления тела (непосредственное или через стадию «четвероногости»), а также познавательного развития и еще «детской» речи.

Раннее детство (1-3 года). Завершение прорезывания молочных зубов, резкое падение интенсивности роста. Замена «детской» речи «взрослой», зарождение самосознания. Ведущая деятельность — предметно-манипулятивная.

Первое детство (4-7 лет). У многих детей наблюдается небольшое ускорение роста («первый ростовой скачок»), появление первых постоянных зубов и к концу периода — еще слабых признаков полового диморфизма. Ведущая деятельность — сюжетно-ролевая игра. Начало формирования самосознания, половой идентификации (осознание пола), завершение в основном освоения речи, первоначальное становление личности.

Второе детство (8—11 лет у женщин и 8—12 лет у мужчин). Завершение прорезывания постоянных зубов, кроме «зубов мудрости». Начало полового созревания и усиленного роста тела в длину, прежде всего у женщин. В психологическом плане — переход от наглядно-образного к словесно-логическому мышлению, осознание места в системе общественных отношений, развитие внимания и произвольной памяти.

Подростковый период (12-15 лет у женщин и 13-16 лет у мужчин). Период интенсивного полового созревания (пубертатный). Характерен пубертатный скачок роста («второй ростовой скачок»), раньше у женщин. Бурные морфофункциональные сдвиги, затрагивающие все основные системы организма. В психологическом плане — интенсивное интеллектуальное развитие (самоанализ, самовоспитание), личностная и эмоциональная нестабильность, более высокая половая идентификация.

Юношеский возраст (16—20 лет у женщин и 17—21 год у мужчин). Окончание роста и формирования организма. Период стабилизации личности и самоопределения. Формирование мировоззрения.

Важнейшее значение в биологическом и социальном созревании человека имеют «критические периоды» онтогенеза — раннее детство, на которое приходится начало формирования речи и сознания; препубертас, совпадающий с началом школьного обучения, и пубертас, включающий время наиболее значительных изменений в морфофункциональном и психологическом статусе растущего человека. Препубертатная и пубертатная стадии вместе составляют самый длительный и ответственный период восходящей фазы онтогенеза — перипубертатный. Его границы до некоторой степени условны; обычно они охватывают второе детство и подростковый период, частично — первое детство и юношеский период.

Специфика этого этапа онтогенеза человека — выделение особой препубертатной стадии — «адренархе», видимо, отсутствующей у других приматов. В основе адреналовой фазы — созревание сетчатой зоны надпочечных (адреналовых) желез, вырабатывающей мужские половые гормоны — андрогены, и прежде всего дегидроэпиандростерон (ДЭА). Механизм этого явления пока еще не вполне ясен. Начало адренархе индивидуально приходится на 5—8 лет (раньше у женщин) и выражается небольшим ускорением роста и значительной интенсификацией созревания скелета, появлением первых стадий развития некоторых вторичных половых признаков. Особенно велика роль ранней андрогенизации во всем ходе полового созревания женщин. Адреналовая фаза и ее проявления описаны у разных этносов и рас, например у английских, русских, китайских детей. Видимо, существует эколого-популяционная специфика: так, вариабельность андрогенного статуса у русских девочек значительно выше в урбанизированной среде, сравнительно с сельской; границы популяционной нормы андрогенных показателей существенно расширены в условиях такого мегаполиса, как Москва.

Центральным событием собственно пубертатного периода («гонадархе») является созревание системы репродуктивного гомеостата: гипоталамус-гипофиз-гонады. Эта система слабо функционирует и до начала полового созревания, т.е. времени, когда ее «запускают» какие-то факторы. Согласно существующим гипотезам, таким фактором может быть, например, механизм «гипоталамических часов», т.е. наследственно запрограммированное изменение чувствительности нейронов аркуатной зоны гипоталамуса, вырабатывающих так называемые рилизинг-факторы (РФ) и ответственных за постоянную (тоническую) секрецию гонадотропных гормонов гипофиза — ЛГ и ФСГ. Другая возможная причина — периодические изменения электрической активности нейронов аркуатной зоны по принципу резонансного усиления со стороны супрахиазматического ядра гипоталамуса, являющегося генератором биоритмов. В обоих случаях следствием может быть выброс РФ с последующей активизацией всех звеньев гипофизарно-гонадной системы и повышением секреции гонадотропных гормонов гипофиза и половых гормонов гонад — мужских (тестостерона) и женских (эстрадиола).

Кроме аркуатного центра тонической секреции гонадотропинов, существующего у лиц обоего пола, имеется еще и специфический для женщин (и выключающийся у мужчин в период внутриутробного развития) циклический центр. Он локализуется в преоптической зоне гипоталамуса и ответствен за циклическую секрецию гонадотропных и половых гормонов в овариально-менструальном цикле.

В перипубертатном периоде происходит интенсивное созревание основных регуляторов жизненных функций организма, прежде всего нейро-эндокринной системы. К началу адренархе масса мозга составляет около 80% от окончательной, рисунок и расположение борозд и извилин, а также клеточное строение мозга уже приближаются к взрослому типу, хотя морфологическое созревание лобной коры достигается только к 12 годам, а окончательное формирование полушарий конечного мозга завершается в 20—22 года. Для собственно пубертатного периода считаются характерными усиление подкорковых влияний и ослабление деятельности коры, нарушения вегетативной сферы, повышенная возбудимость и эмоциональность, особенно у женщин.

Наиболее существенные морфофункциональные сдвиги организма подростка происходят под воздействием половых гормонов, а также соматотропина (и ИФР1), инсулина, кортизола, тиреоидных гормонов, которые существенно влияют на рост, развитие вторичных половых признаков, обмен веществ, состав тела, пропорции, показатели крови, силовые характеристики, мозг и поведение.

ФАКТОРЫ И КРИТЕРИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

§ 1. ФАКТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ

На процессы роста и развития оказывает влияние большое число самых разнообразных эндо- и экзогенных факторов. Среди первых основное значение придается наследственности, среди вторых — для человека исключительно велика роль социально-экономических воздействий, осуществляющихся по разным каналам. Следует, впрочем, подчеркнуть, что разграничение основных причин индивидуальных различий в темпах онтогенеза на генетические и средовые до некоторой степени относительно, так как все параметры развития есть результат не только действия, но и взаимодействия наследственных и средовых факторов, причем в принципе потенциальные возможности генов проявятся тем скорее, чем ближе условия среды к оптимальным (Дж. Тэннер).

Одной из наиболее насущных задач возрастной биологии является создание универсальной теории индивидуального развития: до сих пор еще неизвестно, как именно в ходе индивидуального развития реализуется генотип. В возрастной антропологии генетическая регуляция скорости роста и развития обычно исследуется с помощью близнецовых, внутрисемейных (генеалогических) наблюдений, а также по ассоциациям темпов развития с системами генетических маркеров — признаков, имеющих четкую наследственную детерминацию.

Близнецовый метод является основным при оценке сравнительной роли наследственных и средовых факторов в процессах роста и развития человека. Он основан на сопоставлении внутрисемейных корреляций, дисперсий или дисперсий у одно- и двойцовых близнецов (моно- и дизигот); первые генетически идентичны, вторые походят друг на друга, как обычные братья и сестры (сисбсы). Коэффициент наследуемости условно оценивает долю генетической компоненты в суммарном воздействии всех факторов. Наибольшее распространение в антропологических исследованиях получил показатель Хольцингера (1929), вычисляющийся по формуле

$$H = \frac{r_{MZ} - r_{DZ}}{1 - r_{DZ}}$$

или

$$H = \frac{V_{DZ} - V_{MZ}}{V_{DZ}},$$

где r_{MZ} и r_{DZ} — коэффициенты корреляции для популяций пар моно- и дизигот, V_{MZ} и V_{DZ} — дисперсии, т.е. средние квадраты внутрисемейных различий для моно- и дизигот.

Теоретически возможные границы значений показателя Хольцингера: 0-1 (признак считается четко наследственно обусловленным при 0,7 и

выше). При использовании качественных признаков сопоставляются проценты конкордантности (K), т.е. совпадения признака в парах моно- и дизигот, по формуле

$$H = \frac{K_{MZ} - K_{DZ}}{100 - K_{DZ}}.$$

Сам по себе близнецовый метод, конечно, не свободен от недостатков и допущений. В их числе упрощенное представление о суммировании влияния наследственных и средовых факторов, тогда как на самом деле в онтогенезе происходит их сложное взаимодействие; допущение об одинаковой реакции на средовые воздействия моно- и дизигот, хотя реально она более сходна в первом случае; редкость близнецов обоих типов (обычно 1—1,5% в популяции); возможность ошибок в определении зиготности и т.д. Кроме того, полученные результаты нельзя безоговорочно распространять на другие популяции, с отличиями генетического состава или характера среды; невозможна и экстраполяция данных внутрипопуляционных определений на межпопуляционные различия, поскольку последние даже при высоком уровне внутрипопуляционных показателей наследования все же могут определяться преимущественно экзогенными факторами. Значения H зависят также от возраста и пола.

В перипубертатном периоде показана достаточно четкая наследственная обусловленность скорости созревания скелета, прорезывания зубов, полового развития. Особенно велика роль наследственного фактора в окостенении запястья, а также последовательности и времени слияния эпифизов трубчатых костей с диафизами, в меньшей степени наследственно детерминирована степень кортикализации. Для числа очагов окостенения кисти значения показателей Хольцингера составляют 0,7–0,9. Влияние генетического фактора прослеживается по отношению не только к абсолютным величинам, но и к скорости прироста длины и массы тела, что позволяет считать темпы увеличения тотальных размеров тела также генетически запрограммированными, хотя и в меньшей степени, чем абсолютные значения признака. Установлено влияние наследственности и на время и последовательность прорезывания зубов, а также на их кальцификацию. Для критериев развития зубной системы в среднем $H=0,6-0,9$, самые высокие значения у I_1 и M_1 , самые низкие — у P_2 . Для признаков полового развития H составляют в среднем 0,6–0,8. Совпадение у монозиготных девочек по развитию лобкового (пубального) обволошения достигает 94,7% (Sklad, 1977). Возраст наступления менструаций (менархе) Me тоже в значительной степени определяется наследственным фактором: разница в этом показателе в группах моно- и дизигот, по данным разных авторов, от 8 до 13 мес. Полагают, что наследование этого показателя происходит и по материнской, и по отцовской линиям, оно связано со многими генами, из которых каждый обладает лишь незначительным влиянием. Такой характер наследования считается типичным для количественных признаков, в том числе длины и массы тела.

Отчетливо генетически детерминированы также сроки начала некоторых важных моторных реакций — прямохождения и моторной речи, время

пубертатного скачка роста, скоростные свойства мышц, динамическая (не содержательная) сторона психической деятельности, количественная секреция ряда гормонов и др. Очень высокие показатели наследуемости (порядка 0,7-0,9) обнаружены для андрогенов и эстрогенов (эстрадиола) на протяжении всего перипубертатного периода.

Гормоны — канал реализации наследственной программы и ведущий фактор регуляции темпов индивидуального развития. Особое значение по своему влиянию на рост и развитие человека имеют половые гормоны, тироксин и трийодтиронин, СТГ, соматомедины, инсулин, глюкокортикоиды, регуляторы обмена кальция — кальцитонин и паратгормон. Однако в регуляции одной только ростовой функции участвуют и многие другие гормоны и факторы: эндорфины, простагландины, холин-, адрен-, серотонин- и пептидергические нейромедиаторы, ЛГ-РФ, пролактин, соматолиберин и соматостатин, АКТГ, глюкагон, вазопрессин, а также содержание в крови глюкозы, аминокислот, жирных кислот, некоторые витамины, физический и психический стресс, сон, качественные и количественные особенности рецепторов в клетках хряща и др.

По-видимому, к генетическим различиям восходит и половой диморфизм в темпах развития, прослеживающийся по многим признакам. По созреванию скелета, половому развитию, состоянию зубной системы женщины обычно опережают мужчин на 1-2 года. Высказываются предположения, что эти различия могут быть прямо или косвенно обусловлены действием генов, локализованных в половых хромосомах, например генов Y-хромосомы, влияющих на реализацию генетической программы развития, или же они связываются с генами X-хромосом, от которых зависит периодический рост, проявляющийся по-разному у мужчин и женщин (в отличие от фундаментального роста).

К числу эндогенных факторов, влияющих на темпы развития, относится и конституциональный. Различия в скорости развития детей и подростков, принадлежащих к разным конституциональным типам, отмечены для многих популяций. Расхождения темпов касаются скелетного, полового, отчасти соматического созревания и др. В пубертатном периоде «запаздывающим» обычно является у обоих полов астеноморфный вариант, «опережающим» — пикноморфный у женщин и мезоморфный (мускульный) у мужчин.

Однако в раннем постнатальном онтогенезе ситуация менее отчетлива и имеющиеся данные неоднозначны. Возможно, что в периоде нейтрального детства (3—6 лет) опережающим по показателям соматического развития является пикноморфный (дигестивный) тип, что объясняется калоригенной ролью жировой ткани, развитие которой повышено при пикноморфии. На чистых линиях млекопитающих (мышей) было показано более раннее созревание при повышенном жиротложении (Никитюк, 1975). В еще более раннем детстве (2-4 года) некоторыми исследователями отмечалось ускоренное развитие астеноморфных детей. Таким образом, существуют свои специфические соотношения темпов роста и развития на разных этапах онтогенеза у лиц с различной конституциональной принадлежностью.

Влияние социального фактора является многогранным. Оно реализуется различными путями: труд, питание, семейно-бытовые условия, урбанизация, факторы физического и психического стресса, иммунизация, заболеваемость и др. Так, по результатам 20-летних наблюдений чешских ученых (М. Прокопец), существует положительная связь длины тела детей со средним доходом в семье, числом взрослых, уровнем образования родителей и т.д. Недоедание и голод оказывают тормозящее влияние на рост и половое развитие; показана достоверная связь скорости роста и созревания скелета с потреблением белковых калорий. Она отчетливо проявляется в периоды войн или в тех районах ойкумены, где особенно остра проблема белковой недостаточности. Наблюдается адаптивное снижение кривых роста и массы тела, нарушается скелетное и половое развитие. По устранении неблагоприятных воздействий генетически обусловленный рост может восстанавливаться довольно быстро. В ряде случаев отмечена большая чувствительность к внешним факторам (экосенситивность) мужчин, хотя есть и исключения. Имеются данные, что общий (холодовой, аудиогенный) стресс может тормозить полное генетическое выражение потенциала роста. При повышении суточной двигательной активности в пубертасе отмечались задержка в развитии половой сферы и увеличение гетерогенности роста и развития отдельных органов и систем (Сухарев, 1984). Отмечен более поздний возраст менархе у девочек-спортсменок; у мужчин наблюдается большая чувствительность к фактору двигательной активности при запаздывании развития (Хохлов, 1984).

Много раз отмечалась связь более быстрого созревания с урбанизацией; усиливающаяся «социализация» жизни при относительной гиподинамии сказывается на скорости онтогенетических процессов, ускорении психического развития в детском и подростковом возрасте. Однако при большой загрязненности среды, например задымленности атмосферы, повышении концентрации ядовитых отходов химических производств, темпы развития могут замедляться, как это было показано на примере созревания скелета и полового развития. Этот процесс, по некоторым наблюдениям, также более выражен у мальчиков.

Специфика биологического развития человека состоит в том, что социально-экономический фактор как бы опосредует воздействие других факторов экзо- и эндогенной природы. Так, генетический по своей сути фактор экзогамии и гетерозиса выступает у человека в прямой связи с социальным. Неоднократно отмечалось повышенное развитие детей при экзогамных (гетеролокальных) браках, т.е. в группах смешанного состава. Такие наблюдения были сделаны при разрушении изолятов, например во Франции, на Кавказе и в других местах. Однако размеры тела детей, видимо, увеличиваются с удлинением дистанции между местами рождения родителей лишь до определенного предела; высказывается гипотеза о среднем уровне гетерозиготности популяции (и экзогамии) как оптимальном условии активизации развития и выявления генетического потенциала роста (Б.А. Никитюк). По-видимому, фактор экзогамии в большей мере сказывается на развитии мужчин (Chamla, 1982).

Имеются и некоторые данные о зависимости темпов роста и развития от экологических факторов, например температуры и влажности климата,

географического положения региона, высоты над уровнем моря и др. В то же время многие экзогенные факторы среды, как, например, климатогеографический, сезонный, геохимический, влияют на темпы развития индивидов и популяций не в «чистом» виде, но при значительном участии социально-экономического фактора. Материалы исследования высокогорных популяций во многих районах Земли (в Андах, Гималаях, на Тянь-Шане, Памире, Эфиопском нагорье и др.) демонстрируют свойственное высокогорью некоторое замедление ростовых процессов, скелетного и полового развития, отсрочку спурта; однако ретардация может и не проявиться, если условия жизни оказываются там лучше, чем на равнине. При попытках интерпретации этнотерриториальных и популяционных различий в темпах роста далеко не во всех случаях можно разграничить влияние генетических, климатогеографических и социально-экономических воздействий. Видимо, у популяций, ведущих более «естественный» образ жизни, эти зависимости выступают отчетливее: так, в некоторых группах Центральной Америки (Гватемала) и Западной Африки (Гамбия) скорость роста в сухом сезоне оказалась вдвое выше, чем в дождливом. Высказывается предположение, что эти различия связаны со стимулирующим воздействием инсоляции на синтез витамина Д, ускоряющего линейный рост, и ингибирующим — на синтез мелатонина, возможно, замедляющего рост.

Видимо, степень генетического контроля темпов роста и созревания зависит от характера взаимодействия генотипа и среды с преимущественным влиянием экологии (Епископосян, Акоюн, 1988).

Наиболее выраженное влияние ряда факторов на рост и развитие наблюдается в патологии. В норме ростовые процессы обладают большими потенциальными возможностями ввиду способности организма к сохранению постоянства в развивающихся системах, к самостабилизации ростовых процессов. Очевидна наследственная основа этих регуляторных сил, четко выступающая при грубых нарушениях генетического равновесия, в случаях аномалий развития. Значительные отклонения в темпах развития описаны в постнатальном онтогенезе лиц с численными аномалиями половых хромосом (*XO*, *XXY*, *XXX*, *XYY*).

При синдроме Шершевского-Тернера (*XO*) у лиц с женским фенотипом резко снижено соматическое и половое развитие, особенно затрагиваются линейные размеры тела, отсутствует пубертатный скачок роста. При обследовании 57 лиц с моносомией в возрасте 8—16 лет в 93% случаев длина тела уменьшена более чем на три средних квадратических отклонения (σ) от средней возрастной нормы, в отдельных случаях сдвиг превышает даже 6σ . Половое развитие резко снижено, характерны инфантильность, отсутствие менархе и развития грудных желез, лишь в единичных случаях отмечается слабое пубальное и подмышечное (аксиллярное) обволосение (Т.А. Благовещенская).

В табл. 6 приведены сведения о соматическом развитии (длине тела) лиц с разным числом половых хромосом. Обнаруживается прямая связь соматических размеров и числа гетерохроматизированных добавочных (или недостающей) половых хромосом.

Соматическое развитие при различном числе (N) гетерохроматизированных половых хромосом (Полани, 1970; Благовещенская, 1975)

Кариотип	N	Длина тела, см	Кариотип	N	Длина тела, см
45, X	O	140,0–141,8	46, XY	Y	171,2–175,7
46, XX	X	158,1–162,2	47, XXY	XY	175,7–178,3
47, XXX	XX	158–163	47, XYY	YY	183,0–184,8

Значительно эффективнее, чем в норме, влияют на процессы роста и развития и эндокринные функции при их расстройствах центрального или периферического происхождения: преждевременное половое развитие, в том числе «конституциональное», аденогенитальный синдром, карликовость (нанизм) гипофизарного или гипоталамического этногенеза, гигантизм, гипотиреоз и др. На рис. 49 представлена картина ускоренного созревания скелета при повышенном уровне андрогенизации в патологии (преждевременное половое развитие, аденогенитальный синдром). Величина кортикального индекса II пястной кости (соотношение толщины компакты и поперечного диаметра диафиза), как правило, выше контрольных значений в соответствующих по хронологическому возрасту группах здоровых детей.

§ 2. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ

Темпы развития являются фундаментальной биологической характеристикой индивида. Познать закономерности развития и судить об их индивидуальной специфике можно только на основе длительных динамических наблюдений одних и тех же лиц (продольные, или лонгитудинальные, исследования), тогда как генерализующий подход, т.е. одномоментное изучение разнокачественных контингентов в последовательных возрастных интервалах (поперечные наблюдения), позволяет установить лишь

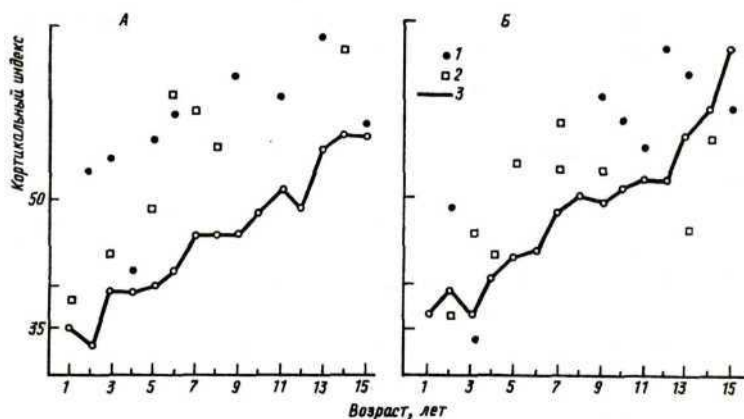


Рис. 49. Скелетное созревание при преждевременном половом развитии (по кортикальному индексу II пястной кости) у мальчиков (А) и девочек (Б): 1 — аденогенитальный синдром; 2 — преждевременное половое развитие; 3 — контроль

общую тенденцию возрастной динамики признака, распределение различных его вариантов в популяции, построить популяционные стандарты. Такая усредненная картина возрастных преобразований не отражает характера индивидуальных изменений признака. Дж. Тэннером показано, что при усреднении пяти индивидуальных кривых скоростей роста, различающихся по времени наступления пубертатного спурта, во всех случаях четко выраженного, суммарная кривая искажает картину, сглаживает и продлевает во времени ростовой скачок. Характерные для человека индивидуальные различия ростовых процессов отмечены и у негоминидных приматов (шимпанзе, макака-резуса). И темп, и сочетания скоростей роста и развития на разных этапах постнатального онтогенеза могут существенно варьировать у разных индивидов.

Действительно, при изучении любой группы развивающихся организмов обращает на себя внимание дифференциация их морфофункционального статуса, которая в значительной мере определяется различиями темпов индивидуального развития. Для их оценки используется категория биологического возраста. Например, десятилетние девочки по своему биологическому развитию могут более или менее соответствовать «типичному», т.е. близкому к среднему варианту, составляющему обычно около 50% группы, или отклоняться от него в сторону ускорения или замедления, как правило, в пределах 1-2 лет. Биологический возраст в первом случае будет совпадать с хронологическим, т.е. равен 10 годам, во втором он оценивается соответственно в 11-12 или 8-9 лет. Следовательно, биологический возраст индивида определяется как достигнутый уровень морфофункционального созревания организма; он может соответствовать своему возрастному стандарту, но может и отклоняться от него в ту или иную сторону.

Разработка интегрального критерия биологического возраста сталкивается примерно с теми же трудностями, что и создание универсальной периодизации онтогенеза, возможно даже, что эта задача вообще нерешальна. Мерой приближения к такому критерию на практике является комплекс показателей, оценивающих уровень развития ведущих систем организма. Информативность подобного комплекса выше, чем любого единичного критерия, особенно в силу гетерохронности развития различных систем в онтогенезе. Со своей стороны информативность каждого конкретного критерия биологического возраста зависит от многих причин. Среди них: сила и направление связи с хронологическим (паспортным) возрастом на данном этапе онтогенеза, скоррелированность с другими показателями биологического возраста, тождество дефинитивного статуса, т.е. состояния по данному критерию по окончании периода развития, а также разработка и использование показателя применительно к максимально однородному в «качественном» отношении контингенту обследуемых (возраст, пол, популяция, экология и др.).

Ниже приводится несколько примеров для иллюстрации этих основных принципов выделения критериев биологического возраста.

Комплексность. В науке нет единого мнения, какие критерии — физиологические или морфологические — следует положить в основу концепции биологического возраста. С позиции целостности биологического

статуса человека на любом этапе онтогенеза желательна оценка биологического возраста на комплексной основе. Даже по отношению к тесно скоррелированным признакам, например уровню секреции (и биологической активности) андрогенов и развитию признаков половой формулы в пубертате мужчин, возможны индивидуальные «расхождения», когда опережающий вариант половой формулы встречается у лиц со сравнительно низким уровнем тестостерона или наоборот (индивидуальные вариации зрелости рецепторов).

Связь с хронологическим возрастом. Связь между показателями развития основных систем организма и хронологическим возрастом выражается корреляциями разной силы, величина которых зависит и от этапа онтогенеза. Дифференцирующее влияние зубной системы, например, больше в периоды прорезывания обеих генераций зубов, а вторичных половых признаков — в пубертате и т.д. Но не следует и абсолютизировать значение этой связи. Очень высокая скоррелированность признака с хронологическим возрастом свидетельствует о его меньшем внутригрупповом разнообразии и, следовательно, о слабом дифференцирующем значении. Например, состояние развития зубной системы как относительно стабильный показатель в одновозрастной группе более пригодно для установления паспортного возраста, тогда как уровень секреции тестостерона теснее связан с биологическим, чем с паспортным возрастом.

Тождество дефинитивного статуса. Это очень существенное условие, которому удовлетворяют лишь немногие, меняющиеся с возрастом признаки. Наиболее пригодны с этой точки зрения критерии костного и зубного возраста и отчасти полового развития; в значительно меньшей степени — соматического развития (длина тела и др.), сильно варьирующие внутри популяции и между популяциями.

Ведущее значение показателя на данном этапе онтогенеза, его скоррелированность с другими критериями биологического возраста. Хорошим примером ведущего критерия для пубертатного периода является состояние гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы, параметры которой скоррелированы с большим числом различных морфологических и функциональных признаков, в той или иной мере гормонально зависимых. Среди них половое, скелетное, отчасти общее соматическое развитие, состав тела, гемоглобин, число эритроцитов, мышечная сила и работоспособность, сила сердечных сокращений и др.

Качественная однородность группы, на фоне которой определяется индивидуальный биологический возраст. Половой диморфизм в темпах развития существует для многих показателей: по большинству из них женщины обычно опережают мужчин на 1-2 года. Точность определения биологического возраста повышается при максимально суженном хронологическом интервале, так как при этом уменьшается общая «разнокачественность» биологического статуса группы, связанная с вариациями хронологического возраста. Необходимо соблюдать также популяционно-экологический подход,

поскольку при одинаковом для современного человечества типе биоморфоза темпы развития в отдельные фазы онтогенеза могут варьировать в разных этнотерриториальных и экологических группах. Определение биологического возраста производится при помощи региональных (популяционных) стандартов, которые должны периодически (раз в 5-10 лет) обновляться; даже в пределах одного этноса обычно выражен экологический градиент: город — село. Но предпринимаются и попытки универсализации стандартов для облегчения межгрупповых сравнений с использованием одной из шкал в качестве «эталоны». Для определения скелетной зрелости, например, обычно применяется метод Тэннера—Уайтхауза (см. ниже).

Основные критерии биологического возраста

Морфологическая зрелость. К числу наиболее распространенных морфологических критериев биологического возраста относятся: скелетный (костный) возраст, зубной возраст, половое развитие, общее соматическое развитие.

Наиболее универсальным из них является *скелетный возраст*, поскольку он может определяться фактически на протяжении всего онтогенеза, начиная с утробного периода и кончая периодом старения, отвечает условию тождества дефинитивного статуса у всех людей и обнаруживает достаточно тесную связь с другими показателями темпов развития — половым и отчасти общим соматическим, уровнем секреции ряда гормонов и т.д. В принципе скелетный возраст можно определять по любой части скелета — одной или несколькими, однако на практике обычно избирается кисть ввиду наличия здесь большого количества развивающихся костей, минимальной поверхности облучения и удобства рентгенографирования. Информативность этого критерия, разумеется, относительна, так как корреляция времени появления очагов оссификации на всем скелете слишком незначительна, чтобы какая-либо его часть могла адекватно представлять целое. В то же время между зрелостью отдельных костей кисти связи довольно высокие, и можно применять сокращенные методы оценки без реальных потерь информации, например по компонентам III луча, головчатой кости, IV пястной кости и др. Основной методический прием — определение времени появления, последовательности и степени развития очагов окостенения по атласам стандартных рентгенограмм, соответствующих различным возрастам (например, Грейлих, Пайл, 1959). Ниже приводятся данные (табл. 7) о сроках окостенения правой кисти и лучезапястного сустава для русских г. Мурманска, дающие представление об индивидуальной изменчивости скелетного статуса (по В.Я. Белогорскому, 1972/1973).

В дополнение к такому «качественному» подходу применяется и метод количественной (балльной) оценки скелетной зрелости каждой из костей в отдельности на основе выделенных стадий созревания, а в дальнейшем — суммирование баллов и сопоставление с процентным распределением суммарных баллов в стандартной группе соответствующего возраста (метод, подробно разработанный Тэннером и Уайтхаузом, 1959, 1962,

Индивидуальная изменчивость скелетного возраста (по кисти)

Очаг окостенения и синостозы	Возраст			
	мужчины		женщины	
	средний	пределы	средний	пределы
Головчатая, крюч- коватая кости	2 мес	20 дн — 4 мес	1 мес	16 дн — 3 мес
Дистальный эпи- физ луча	7—11 мес	6 мес — 1,5 года	6-10 мес	5 мес — 1 год
Эпифизы основ- ных фаланг и пя- стных костей	8 мес	8 мес — 2,5 года	1 год	7 мес — 2 года
Эпифизы средних и дистальных фа- ланг	2 года	9 мес — 3,5 года	1,5 года	8 мес — 3 года
Трехгранная кость	3 года	11 мес — 4,5 года	2 года	10 мес — 4 года
Полулунная кость	4 года	1 год — 6 лет	3 года	1 год — 5 лет
Трапеция и ладье- видная кость	5,5 лет	3 года — 7 лет	4 года	2 года — 6 лет
Дистальный эпи- физ локтевой кости	7 лет	5-10 лет	5 лет	3,5 года — 8 лет
Шиловидный от- росток локтевой кости	9 лет	6-12 лет	7 лет	5-10 лет
Гороховидная кость	11 лет	9-14 лет	9 лет	6-11 лет
Сесамоид I пальца	13,5 года	11-16 лет	10,5 лет	9-14 лет
Синостоз I пяст- ной кости	15 лет	13-17,5 года	13 лет	11-15,5 лет
Синостозы в дис- тальных фалангах	15,5 года	14-17,5 года	13,5 лет	11-16 лет
Синостозы в ос- новных фалангах	16 лет	14-18 лет	14 лет	12-16,5 лет
Синостозы в сред- них фалангах	16,5 года	15-18,5 года	14,5 лет	12-17 лет
Синостозы во II- V пястных костях	17 лет	15-19 лет	15 лет	13-17 лет
Синостоз дисталь- ного эпифиза лок- тевой кости	17,5 года	16-19,5 года	16 лет	14-17,5 лет
Синостоз дисталь- ного эпифиза луча	18 лет	16-20 лет	16,5 лет	14-18 лет

1975). Иной количественный прием состоит в определении различных индексов запястья и трубчатых костей кисти. Планиметрический индекс оссификации запястья (Штуковски, 1966, 1967) вычисляется как процентное отношение площади, покрытой рентгеновскими тенями ядер окостенения, к условной величине — наибольшей поверхности оссификации; в возрасте 6-15 лет этот указатель достоверно коррелирует с числом очагов окостенения. Другой, тоже распространенный индекс — кортикальный — определяется как относительная ширина компакты в процентах ширины диафиза (обычно II пястной кости); возрастная динамика этого показателя прослеживается от рождения до зрелости и даже старости. Отмечена в периоде развития очень тесная (порядка 0,9) связь с возрастом минеральной насыщенности скелета с более ранней ее стабилизацией у женщин — в 15-16 лет (Saggese et al., 1986). В периоде старения как критерии биологического возраста используются также проявления остеопороза (особенно на верхнем эпифизе плечевой кости, позвонках) и остеосклероза, остеофиты (разрастания костной ткани в области фаланг кисти и стопы и на позвонках), различные деформации в области суставов, изменения микроструктуры.

Зубной возраст. Как и скелетный, этот возраст определяется на основе числа и последовательности прорезывающихся зубов и последующего сопоставления этих данных со стандартами. Но временные границы применения зубного возраста сравнительно узки: наиболее информативен он в периоды прорезывания молочной (в среднем 6 мес — 2 года) и постоянной (5-6 — 13-14 лет) генераций зубов. Формула прорезывания молочных зубов человека: $i_1^1 i_2^2 m_1^1 m_2^2$. Обычная последовательность появления постоянных зубов следующая: $\frac{M^1 I^1 I^2 P^1 P^2 CM^2 M^3}{M_1 I_1 I_2 CP_1 P_2 M_2 M_3}$ *.

Другой вариант последовательности первых зубов: $I_1^1 M_1^1$ или даже $I_2^2 M_1^1$; есть наблюдения об учащении этого «эволюционно прогрессивного» варианта в современных популяциях, что связывается с филогенетической редукцией лицевого скелета и функциональным акцентрированием передних зубов (Докладал и др., 1986). Наиболее стабилен по зубному возрасту клык, наименее — P_2^2 . Зубы мудрости (M_3^3) прорезаются в разные сроки: от 7,5-8 до 15-16 лет и позже, и как варьирующая регрессивная структура обычно не используются при оценке зубного возраста. Сейчас некоторые авторы отмечают ретардацию прорезывания M_3^3 до 18-20 лет, а их полное отсутствие в 22 года — примерно у трети мужчин и половины женщин.

Индивидуальная изменчивость зубного возраста, видимо, меньше, чем скелетного; обнаружены параллелизм и сходство индивидуальных кривых общего количества прорезавшихся зубов. Более совершенным методом оценки зубного возраста является рентгенографический — по стадиям окостенения зубов; определяются также их кальцификация, количество вторичного дентина и цемента, производится подсчет числа ежегодных кольцевых отложений цемента, предложено использовать и некоторые признаки тонкого рельефа зубной эмали (одонтоглифики).

* Соответствующая формула шимпанзе: $M_1^1 I_1^1 I_2^2 M_2^2 P_1^1 P_2^2 CM_3^3$.

У взрослых лиц определяется «индекс стертости» всех постоянных зубов как отношение площади обнаженного дентина к площади коронки.

Наиболее распространенным в перипубертатном периоде — примерно от 7-8 до 17-18 лет — является критерий *полового развития*. Определяется время появления, последовательность и степень развития вторичных половых признаков. Обычные компоненты «половой формулы» женщин: *MaPAxMe*, где *Ma*, *P* и *Ax* — показатели в баллах, характеризующие развитие грудных желез, лобкового и аксиллярного обволащивания, *Me* — возраст первой менструации. В некоторых схемах добавляются: расширение таза, округление бедер, размеры крестцового ромба; значительно реже учитывается и развитие (размеры, структурные особенности) внутренних органов репродуктивной системы. У мужчин основными компонентами, общими с женщинами, являются *P* и *Ax*, кроме того, оценивается пубертатное набухание сосков (*C*), обволащивание лица и остальных частей тела, развитие гениталий (*G*), перелом голоса и изменение конфигурации гортани (*L*).

Информативность компонентов половой формулы неодинакова: у женщин она наибольшая для *Me* и *Ma*, у мужчин — для *P* и обволащивания лица. Время появления отдельных признаков индивидуально наиболее варьирует в пубертасе, когда существует максимальная дифференциация по половому развитию, но их последовательность в норме значительно более консервативна (отклонения у женщин менее 1%). Последовательность появления признаков полового развития у женщин: расширение таза — округление бедер — *Ma—P—Ax—Me*, у мужчин: гениталии — *C—P—Ax—L* — волосы на лице — волосы на груди. Последовательность развития признаков половой формулы у мужчин может несколько различаться в разных популяциях, прежде всего в зависимости от степени выраженности третичного волосяного покрова. Первые признаки полового развития могут появляться в 8 (иногда даже 7) лет у женщин и в 10 лет у мужчин; у последних до этого возраста, видимо, не обнаруживается вторая генерация клеток Лейдига. В большинстве современных популяций появление *Me* до 8 лет расценивается как преждевременное половое развитие, а отсутствие *Me* в 15—16 лет — как задержка полового развития; у мужчин преждевременным половым развитием считается созревание до 10 лет.

Наиболее традиционным, хотя и недостаточно корректным критерием морфологической зрелости являются *общее соматическое развитие и «зрелость по форме»*, выражающиеся весоростовыми соотношениями и изменениями пропорций тела. Однако их информативность невысока ввиду широкой вариабельности дефинитивного статуса по всем этим показателям в пределах популяции и между популяциями, а также отсутствия однозначных соотношений между ними и хронологическим возрастом на протяжении периода развития. При опережающем типе развития первоначально существуют более крупные соматические размеры, но интенсивный рост акселерированных детей длится до 14—15 (у девочек до 12) лет, а далее его темп снижается до нормы и даже ниже нормы. Что касается **массы** тела, то у человека, как и других приматов, она пропорциональна

длине тела в степени, большей 1, но меньшей 3; в пубертасе наблюдаются возрастание весоростового отношения и изменения состава тела, у женщин такие изменения могут быть маркером наступления менархе. Однако значительные индивидуальные колебания весоростового индекса, на который влияет большое число разнообразных факторов, помимо хронологического, не позволяют считать его достаточно безупречным маркером биологического возраста. В большей мере в таком качестве могут выступать пропорции тела, возрастные сдвиги которых связаны с дифференциальным ростом, хотя до сих пор еще не разработаны методические приемы, которые позволили бы абстрагироваться от индивидуальных вариаций формы тела, не связанных с возрастом.

Определенное значение имеют и изменения градиентов роста, т.е. являющееся возрастнопосредованным сравнительное распределение скоростей на различных участках тела. На протяжении ростового периода градиенты неоднократно сменяют друг друга: на ранних стадиях развития скорость роста увеличивается в краниокаудальном направлении, так как у новорожденного размеры головного конца тела более «зрелые», чем каудального; линейный рост конечностей достигает максимума примерно к 10-11 годам, однако впоследствии градиент меняется, и в фазе завершения пубертатного спурта туловище растет быстрее, чем конечности. Подобные изменения свойственны и другим частям тела. Так, в период нейтрального детства обхват головы и высота головы и шеи в процентах длины тела снижаются к моменту достижения «школьной зрелости», а удлинение рук («филиппинский тест»)* возрастает. Маркерами ростовой активности могут быть и такие признаки, как топография подкожного жираотложения. Показана для некоторых популяций связь центрипетальности (преобладание жираотложения на туловище по сравнению с конечностями) с ускоренным созреванием.

Многие морфологические критерии биологического возраста, например скелетное и половое развитие, достаточно тесно взаимосвязаны и в некоторые периоды взаимозаменяемы. Слабее выражена связь скелетного и соматического развития, она мала в утробном периоде и расторгается к моменту окончания полового созревания. Зубной возраст, видимо, менее скоррелирован с другими показателями морфологической зрелости, прежде всего с костным возрастом; высказывается предположение об их разном гормональном контроле.

Физиологические и биохимические критерии биологического возраста. В основе онтогенетических изменений лежат возрастные преобразования метаболизма и основной системы его регуляции — нейроэндокринной. Возрастное снижение основного обмена прослеживается с года — полутора лет до 18-20 лет (с некоторым повышением в пубертасе) и связывается прежде всего с уменьшением относительной массы активно метаболизирующих тканей (сердце, печень, мозг) и увеличением аппарата скелета и мышц с их более низким метаболизмом в условиях основного обмена.

* Правая рука поперек темени достигает левого уха.

К числу наиболее распространенных физиологических и биохимических критериев биологического возраста относятся показатели основного, углеводного и липидного обмена, некоторые ферменты (например, констатируется связь фосфатазной активности с уровнем ростовых процессов) и зависящие в основном от возраста нейрофизиологические и нейродинамические характеристики — уменьшение интенсивности биоэлектрической активности мозга, повышение подвижности нервных процессов, силы двигательных реакций, ускорение выработки условного торможения. Важную информацию о биологическом возрасте несут многие гормоны, особенно их соотношения — гормональные индексы. Информативность гормональных показателей по-

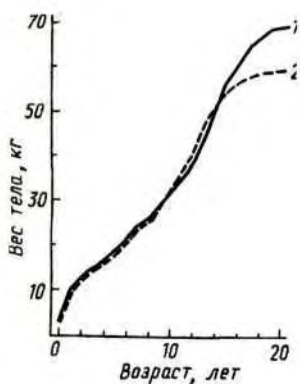


Рис. 50. Возрастная динамика веса тела мужчин (1) и женщин (2) Москвы (по Властовскому, 1983)

вышается и за счет тесных связей с другими критериями, в том числе морфологической зрелости. Так, например, кривые возрастной динамики надпочечниковых андрогенов (17-КС) очень сходны с общеростовыми: опережение женщинами мужчин в 11 — 13 лет и мужчинами женщин — в 13-14 лет (рис. 50-51).

При оценке биологического возраста используются также возрастные особенности сердечно-сосудистой и дыхательной функций, как, например, ЭКГ, систолическое АД, частота сердечных сокращений, минимальный и ударный объем крови, артериальная осциллография, спирометрия, относительная ЖЕЛ, частота дыханий, индекс кровоснабжения и индекс периферического сопротивления; показатели крови и мочи: число эритроцитов, гемоглобин, содержание альбуминов и глобулинов, креатинин, оксипролин; состояние опорно-двигательного аппарата: ЭМГ, эргография, мышечная сила (например, динамометрия кисти, показатели статической выносливости, частота движений).

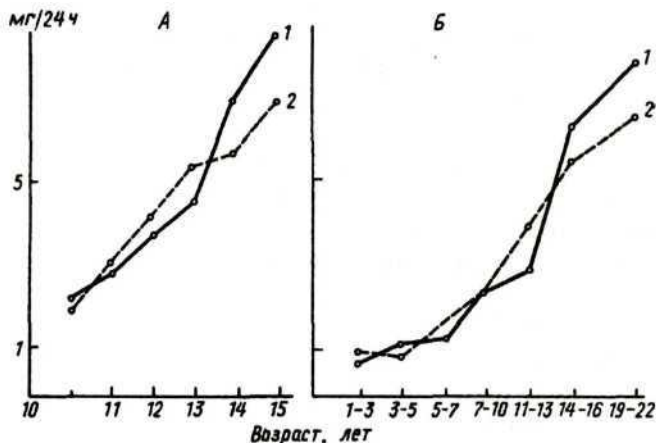


Рис. 51. Возрастная динамика экскреции 17-КС у мужчин (1) и женщин (2); А — общие; Б — индивидуальные 17-КС

С теоретической и практической точек зрения существенно важно, что, по данным ряда исследований, оптимальный физиологический статус в периоде развития нередко сочетается со «средними» его темпами. Это положение согласуется с концепцией стабилизирующего отбора, который создает внутренние регуляторные механизмы, обеспечивающие развитие устойчивой нормы — онтогенетический гомеорезис (Шмальгаузен, 1969). Гетерозиготность дает более устойчивое развитие из-за большего разнообразия регуляторных элементов, обеспечивающих своевременное включение генов (Красилов, 1986).

На примере взаимоотношений между темпами скелетного созревания и гормональными факторами его стимуляции в периоде адренархе у женщин можно продемонстрировать «затухание» морфогенетической реакции и тем самым предотвращение невыгодного для организма слишком быстрого развития.

На рис. 52 видно, что более отчетливая картина связей существует лишь в зоне пониженных значений андрогенов, однако по достижении определенного их уровня дальнейшее повышение гормонов не влечет за собой ускорения скелетного созревания, т.е. происходит его относительная стабилизация в пределах возрастной нормы.

Психическое развитие и биологический возраст. Проблема соотношения темпов психического (эмоционального, умственного) и физического развития представляет особый интерес для возрастной биологии человека, антропологии и педагогики в связи с акселерацией развития и изучением особенностей становления психической (и социальной) зрелости современного человека.

Поиск критериев созревания субстрата психических процессов — ЦНС — основан на изучении возрастной динамики важнейших ее структурных и биохимических параметров. Развитие мозга и нервной системы в целом имеет системную направленность, начиная уже с очень ранних этапов онтогенеза. Типичны: опережение по сравнению с тотальными размерами тела, гетерохрония, четкие возрастные градиенты созревания как всего мозга, так и коры, приуроченность наиболее интенсивного развития цитоархитектоники корковых формаций (в том числе гипоталамуса, лимбической коры) ко времени после рождения. У новорожденных мальчиков и девочек масса мозга составляет в среднем 353 и 347 г, она примерно удваивается к 6 мес (600 и 534 г) и утраивается к 3 годам (1076 и 1012 г). «Взрослые» значения достигаются уже в 7—8 лет. Признание в качестве критериев определенных стадий зрелости и, следовательно, биологического возраста получили многие показатели: величина и плотность расположения нейронов, длина аксонов, степень миелинизации, синаптогенез, возможно, стадиоспецифичные антигенные факторы, активность АХЭ, содержание

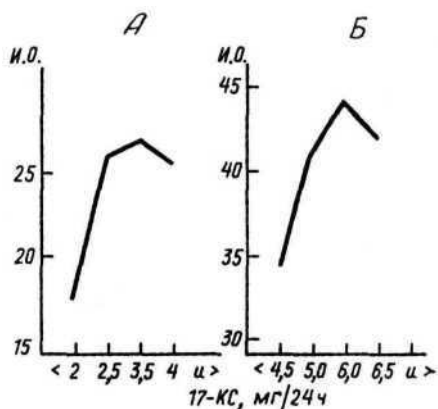


Рис. 52. Индекс оссификации кисти при разном уровне андрогенов в период адренархе у женщин: А — 9 лет; Б — 10, 5 лет (по данным Г. М. Эльгурт)

ДНК; при старении — липофусцин в перикарионах нейронов, сенильные бляшки в нейропиле, атрофия дендритного дерева, исчезновение дендритных шипиков, уменьшение размеров и потеря нейронов.

Проблема взаимоотношений биологического возраста с эмоциональным и умственным развитием достаточно сложна и решается пока неоднозначно. Существуют лишь немногие данные о связи созревания ЦНС и эндокринного аппарата с возрастными изменениями свойств нервной системы, лежащих в основе темперамента (энергетический уровень, скорость, устойчивость, темп, подвижность реакций и др.). Обычно при характеристике темперамента в первую очередь подразумеваются индивидуальные особенности эмоционально-волевой сферы, обнаруживающие определенную устойчивость к воздействиям внешней среды. В настоящее время считается установленным, что темперамент испытывает возрастные изменения, определяющиеся анатомическим и физиологическим созреванием нейроэндокринной системы. О перспективности подобных хронологических исследований свидетельствуют ассоциации между степенью миелинизации (по содержанию специфических липидов миелина в биологических жидкостях организма) и психоэмоциональным статусом детей (Гусев и др., 1975). Выделение зависящих от времени параметров темперамента является основной задачей в разработке психологических критериев биологического возраста.

Что касается умственного развития, то многими исследователями определены небольшие, но постоянные различия в связи с биологическим возрастом, по данным интеллектуальных тестов; обычно они исчезают при его выравнивании. Но полученные результаты все же не вполне однозначны: например, в ряде наблюдений не выявилось (в норме) сколько-нибудь выраженной связи между биологическим возрастом и так называемой «школьной зрелостью», под которой понимается стадия созревания ребенка, необходимая для успешного начала обучения в школе. Возможно, это объясняется как сравнительно небольшим уровнем различий (корреляции биологического возраста с «умственными тестами» обычно порядка 0,1—0,4), так и отсутствием вполне корректных и адекватных тестов для определения уровня интеллектуального развития. Наиболее распространены стандартные психологические тесты типа «коэффициента интеллекта» (*IQ*), зависящие от понятий интеллекта, преобладающих в той культуре, для которой они разработаны; между тем каждая культура или субкультура (национальная, социальная, профессиональная и т.д.) создает условия для развития специфических для нее особенностей и личностных черт. Поэтому такие тесты обычно непригодны для межгрупповых сопоставлений. В пределах же однородной группы развивающихся индивидов тесты могут помочь установить темп и индивидуальные особенности процесса развития определенных психических функций или качеств. Но и в этом случае уровень психического, в первую очередь умственного развития может быть использован как дополнительный критерий биологического возраста только при учете конкретных условий жизни и воспитания ребенка, и, разумеется, интеллектуальные тесты никак не могут оценить весь интеллектуальный потенциал человека (Я. Стреляу). В большей мере они отражают все же не природные различия, а наличный уровень знаний и умений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В норме процессы роста и развития имеют четкую направленность и способность к самостабилизации, сохранению постоянства в развивающихся системах (гомеорезис). Наследственная основа этих регулирующих механизмов особенно отчетливо выявляется в случаях грубых нарушений генетического равновесия, например при аномалиях хромосом. Вместе с тем, происходящая в ходе индивидуального развития реализация наследственной программы в значительной степени зависит от конкретных условий среды, прежде всего социально-экономических и экологических факторов. В принципе, чем шире зона нормальной реактивности различных систем организма, тем оптимальнее протекает его развитие, так как он лучше защищен от повреждающих внешних воздействий. Для человека характерна выраженная индивидуализация темпов развития. В ходе онтогенеза выявляются последовательные этапы созревания, каждый из которых имеет свою возрастную норму. По существу онтогенез можно представить как смену возрастных норм, однако в пределах каждой «нормы», наряду с «типичным», имеются и отклоняющиеся варианты развития. Принцип смены возрастных норм лежит в основе концепции биологического возраста.

Биологический возраст — фундаментальная характеристика индивидуальных темпов развития. Он отражает уровень морфофункционального созревания организма на фоне популяционного стандарта. По этому критерию индивид может соответствовать популяционной норме своего хронологического (паспортного) возраста, опережать его в той или иной степени или, напротив, отставать.

Хотя любой признак, закономерно меняющийся с возрастом, может рассматриваться как критерий биологического возраста, существуют определенные дополнительные условия, которым должен удовлетворять такой показатель. Поскольку различные системы и органы созревают неравномерно, основное значение приобретает выбор наиболее информативного, «ведущего» для данного этапа (этапов) онтогенеза критерия; очень важна его скоррелированность с другими параметрами морфофункционального статуса и одинаковость (тождество) состояния признака по завершении процессов развития.

Основные критерии биологического возраста могут быть морфологическими, физиологическими, биохимическими, психофизиологическими, отчасти психологическими. Основное значение на практике имеют критерии «морфологической зрелости» (скелетный и зубной возраст, половое развитие), которые в наибольшей степени соответствуют приведенному выше условию. Из числа физиолого-биохимических критериев следует выделить показатели метаболизма (основной обмен), созревания ЦНС (особенно, нейрофизиологические и нейродинамические характеристики) и эндокринного статуса (гормональные индексы). Так, например, в пубертасе мужчин весьма информативными показателями являются отношения тестостерон: кортизол, тестостерон: эстрадиол и тестостерон: СТГ; все они повышены при опережающих и понижены при запаздывающих темпах созревания.

Среди возможных психологических критериев определенное значение имеют характеристики темперамента, отчасти и интеллектуального развития, однако их взаимоотношения с биологическим возрастом представляют достаточно сложную и неоднозначную картину, хотя объективная основа для выделения возрастной компоненты темперамента имеется (морфофункциональное созревание нейроэндокринной системы). Что касается интеллектуального развития, то здесь определяющей в еще большей степени является среда, наследуются лишь задатки умственных способностей. Например, по некоторым литературным данным, разница в оценках тестов у монозиготных близнецов, выросших вместе, примерно вдвое меньше, чем у монозигот, выросших раздельно, однако у дизигот она все же в полтора раза больше, чем у последних, и почти в три раза по сравнению с первыми.

Очевидно, что и в теоретическом, и в практическом отношении исключительно важна сравнительная оценка влияния различных внутренних и внешних факторов на биологический возраст индивида. Это касается прежде всего наследственного фактора, роль которого обычно определяется с помощью близнецового и генеалогического (посемейного) анализов. Установлена значимая генетическая компонента для основных критериев морфологической зрелости (показатель наследуемости порядка 0,6-0,9 при максимальном теоретически возможном значении — 1,0); то же отмечается для количественных характеристик половых гормонов (0,7-0,9) и ряда других признаков. Полученные результаты соответствуют представлению о наследственной запрограммированности темпов индивидуального развития. В наименьшей степени роль наследственного фактора, по-видимому, проявляется применительно к психологическим параметрам, используемым при определении биологического возраста. Последний зависит также от пола (девочки большей частью развиваются быстрее) и конституции; некоторую роль может играть популяционная и этническая принадлежность индивида. Поэтому оценка биологического возраста всегда производится на фоне популяционных стандартов, которые должны периодически обновляться.

Из числа внешних факторов наиболее значимы социально-экономические, влияние которых многогранно и осуществляется по многим каналам. Роль собственно экологических (природных) воздействий выступает отчетливее в экстремальных условиях среды и у популяций, ведущих более «естественный» образ жизни. Значительно чаще, однако, на передний план выдвигаются те влияния окружающей среды, которые создаются деятельностью самого человека (антропогенные факторы). Они непосредственно связаны со все усиливающейся «социализацией» жизни и оказывают разнообразные, зачастую неблагоприятные воздействия на процессы развития.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ЧЕЛОВЕКА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ЕГО БИОСОЦИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

В современную эпоху во многих странах мира отмечаются существенные демографические сдвиги, которые затрагивают онтогенез человека. Из их числа особое значение имеют такие явления, как ускорение темпов развития и повышение продолжительности жизни.

§ 1. АКСЕЛЕРАЦИЯ. ЭПОХАЛЬНЫЕ КОЛЕБАНИЯ ТЕМПОВ РАЗВИТИЯ

Концепция биологического возраста отражает внутригрупповую (в меньшей степени межгрупповую), т.е. «горизонтальную» дифференциацию темпов развития. Однако изменения темпов могут наблюдаться и в «вертикальном» аспекте при сравнении между собой различных поколений. В последнее столетие во многих странах отмечается ускорение соматического, полового и психического развития, обозначаемое термином «акселерация» = «акселерация» (от лат. *«acceleration»* — ускорение)*.

Прямые сопоставления возможны для немногих, преимущественно морфологических признаков. Так, по данным за 1759–1915 гг. для России, США и ряда стран Европы (Австрия, Англия, Бельгия, Германия, Франция, Швеция), показано, что до 1900 г. ростовые процессы у детей и подростков протекали более медленными темпами, чем в последующие десятилетия. По основным критериям морфологической зрелости — скелетному и зубному возрасту, соматическому и половому развитию — опережение за последние 100 лет достигает от одного до трех лет. Видимо, затрагиваются все периоды постнатального онтогенеза, но в неодинаковой степени. Длина тела у новорожденных возросла в среднем на 0,5–1 см, у дошкольников — на 10–12 см, школьников — на 10–15 см. Половое развитие стало завершаться примерно на 2 года быстрее, смена зубов сейчас происходит на 1–2 года раньше. По единичным наблюдениям, в эти изменения может вовлекаться и утробный период (снижение продолжительности внутриутробного развития и более раннее достижение «критического веса»). Раньше происходит пубертатный скачок роста, но раньше, и заканчивается, что можно истолковать как тенденцию к укорочению периода детства. Анализ данных для различных популяций Европы, Азии, Австралии и Северной Америки показал, что акселерация длины тела происходит прежде всего в детском и подростковом возрастах. Стабилизация длины и пропорций тела сейчас обычно наступает уже к 16–17 годам у женщин и 18–19 годам у мужчин, тогда как ранее это отмечалось в 20–22 и 22–25 лет соответственно.

Из числа тех немногих признаков, по которым можно судить о сдвигах в темпах физиологического созревания, наблюдается ускорение развития по показателям силы мышц, состояния сердечно-сосудистой системы,

* Этот термин впервые предложен немецким педиатром Э. Кохом (1935).

двигательной активности, по формированию речевых функций и, по-видимому, интеллектуальному развитию (но социальное развитие в целом, по мнению ряда исследователей, такого ускорения не обнаруживает). Тенденция к «омоложению» возраста формирования зрительных, слуховых и эмоциональных реакций прослеживается уже у детей первых месяцев жизни.

По-видимому, акселерация может проявляться не в одинаковой степени в зависимости от пола и конституционального типа. В некоторых наблюдениях отмечена большая ее выраженность у мужчин. Эта тенденция согласуется с гипотезой о мужской части популяции как ее «эволюционном авангарде» (В.А. Геодакян). Отмечены и конституциональные различия, например более отчетливое ускорение темпов у детей брахиморфного типа, у дигестивных девочек и т.д. Существуют также этнотерриториальные и популяционные различия. Действительно, наряду с группами, в которых констатируются значительные акселерационные сдвиги (большинство европейских популяций; многие монголоидные группы, в том числе эскимосы, индейцы Канады и особенно японцы; негры США, по-видимому, бушмены Южной Африки, папуа Новой Гвинеи и др.), отмечены и более «консервативные», без заметных проявлений такого ускорения (сельские общины некоторых стран Центральной Америки, полинезийцы). Но и в пределах европейских популяций выраженность акселерационных изменений варьирует: на севере и западе они, видимо, проявлялись раньше, чем на юге, для стран Западной Европы среднее увеличение длины тела у молодых мужчин за столетие колеблется от 15 см (Нидерланды) до 3,7 см (Португалия).

В ряде случаев описаны экологические различия в пределах одного этноса: обычно темпы акселерации выше у городского населения по сравнению с сельским, хотя имеются и противоположные тенденции, ведущие к уменьшению различий между этими группами.

Поскольку все эти явления констатируются преимущественно на протяжении последнего столетия, они в совокупности получили наименование «вековой тенденции» («secular trend»). Кроме интенсификации биологического созревания к секулярному тренду относят удлинение репродуктивного периода, увеличение продолжительности жизни, перестройку структуры заболеваемости и некоторые другие проявления, в числе которых и укрупнение размеров тела на всех этапах развития, включая дефинитивный. Строго говоря, такая макросоматическая (от «сома» — тело) тенденция у взрослых лиц не является облигатным следствием акселерации, так как дети с опережением развития в пубертасе, особенно при резко выраженных и клинических его формах (преждевременное половое развитие, аденогенитальный синдром), имеют скорее пониженную окончательную длину тела, хотя у некоторых млекопитающих ускоренные темпы развития свойственны генетически более крупным линиям. Макросоматическая тенденция может, видимо, распространяться и на отдельные компоненты и органы, наиболее скоррелированные с тотальными размерами. Так, например, у подростков Москвы к началу 70-х годов, по сравнению с 30-ми годами, вертикальный размер сердца увеличился примерно на 2 см. В некоторых случаях помимо акселерации

проявляется значительное усиление неравномерности роста и развития, что может сопровождаться функциональными расстройствами, качественными изменениями в системах реактивности (И. М. Воронцов). Эпохальные сдвиги могут выражаться и изменениями дисперсий признаков (А. Волянский, Ю. С. Куршакова).

Колебания темпов развития свойственны не только нашей эпохе; они имели место и прежде и могли носить разнонаправленный характер. В исторические времена в древней и средневековой Европе отмечены сроки полового созревания по показателю менархе от 12 до 15 лет, т. е. они фактически воспроизводят его обычные современные колебания в европейских популяциях. В дальнейшем возраст менархе, по-видимому, повышался во многих районах (до 17,5-18 лет в Северной Европе), и лишь в XIX в. начинается его выраженное снижение. По данным для 53 стран, современные вариации менархе: от 12-12,5 лет (Турция, Сингапур, Аргентина, Мексика, Греция и другие страны) до 18-18,2 года (Непал, высокогорные племена Новой Гвинеи). В большей части европейских стран средний возраст менархе составляет сейчас 12,5-13,5 года. Возможно, что дальнейшее снижение показателя приостановилось вследствие достижения нижнего физиологически возможного предела; в будущем он может повыситься в связи с проявлениями общего колебательного процесса изменения биоритмов человека (Wanderwez, 1984). По-видимому, и увеличение размеров тела не выйдет за пределы физиологической структурной нормы. Затухание акселерации прослеживается уже в ряде экономически развитых стран. В 70—80-х годах в Москве отмечается тенденция к стабилизации соматических параметров во всех возрастах ростового периода при некоторой даже ретардации полового развития.

По палеоантропологическим материалам, у древнеславянского населения IX в. пубертатный спурт происходил на два года позже, чем у современного населения (для Чехии и Словакии). У детей германского племени англов в I-VI в. спурт предположительно приходился на 14-16 лет (Wahl, 1983), что несколько позднее, чем в среднем у современных европейских подростков, однако в мировом масштабе такие же или близкие цифры встречаются и ныне, например у 15—16-летних юношей некоторых высокогорных групп в Гималаях. Имеются основания считать, что у предшественников современного человека — неандертальцев — темпы скелетного созревания были даже более интенсивными, чем у сапиенса. Показатели зубного возраста, видимо, тоже довольно сходны в современных и неандертальских популяциях: например, у ребенка из Крапины зубы мудрости прорезались в 15 лет; не обнаруживается особых различий и в очередности прорезывания первых постоянных зубов у мустьерского ребенка Шатонэф 2 из Франции (Wolpoff, 1978; Tillier, 1979).

Можно было бы привести и другие примеры, свидетельствующие о колебательном характере эпохальных изменений темпов развития и на более узких и близких к современности этапах биосоциального развития человека.

Как достаточно сложное комплексное явление акселерация, естественно, не может сводиться к действию какого-то одного фактора. В многочисленных гипотезах, предложенных для объяснения этого феномена, по

существом фигурируют почти все биологические и социальные факторы, которые вообще могут влиять на онтогенез, и прежде всего весь комплекс условий среды как главный фактор реализации генетического потенциала. Он включает: питание, урбанизацию с сопутствующей ей нейроэндокринной стимуляцией (возможно, путем активизации тропных функций ЦНС), прогресс медицины, способствующий выживанию крайних вариантов, в том числе и наиболее крупных детей, систематическую иммунизацию, ослабление физической нагрузки в ростовом периоде и др. На примере армянской популяции Л. М. Епископосяном было показано, что вклад средовых факторов в изменчивость показателя менархе представлен в основном компонентой «принадлежность к одному поколению»; речь может идти об изменении характера воздействия систематических средовых факторов, общих для индивидов одного поколения. Предполагается, в частности, что созревание репродуктивной системы женщины является функцией метаболической системы, зависящей от качественных изменений диеты (Presl, 1988).

Могут иметь значение и микроэволюционные процессы, протекающие в современных популяциях: изменение частот генов, явление, сходное с гетерозисом, при продолжающемся смешении населения планеты. Все эти факторы могут действовать как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях.

По всей видимости, причины акселерации, как, впрочем, и ее отсутствия, могут быть различными для разных групп человечества. Например, у полинезийцев, не показывающих за последнее столетие ускорения развития и сдвигов в размерах тела, генетический потенциал роста мог реализоваться уже на предшествовавших этапах их биосоциального развития, протекавшего в благоприятных условиях среды; отсутствие акселерационных сдвигов у сельских популяций индейцев майя в Центральной Америке объясняется традиционным образом жизни. Пример конкретной локальной причины «эпидемии» ускоренного полового созревания детей в Пуэрто-Рико — употребление некоторых продуктов питания с высоким содержанием эстрогеноподобных веществ (Saenz et al., 1985). Выше уже говорилось о возможном существовании и более глобальных причин изменений темпов развития. Это гипотеза о приспособительном значении цикличности процессов роста и развития как адаптации к земным проявлениям циклов солнечной активности. Предполагается, что при ее ослаблении происходили «всплески» акселерации, увеличение размеров тела; напротив, максимум солнечной активности вызывал замедление ростовых процессов. Геомагнитное поле выступало как посредник между солнечной активностью и организмом человека (Василик, 1972; Никитюк, Алпатов, 1979). Некоторые материалы как будто свидетельствуют в пользу этой концепции, однако и она не предоставляет исчерпывающего объяснения всех имеющихся фактов.

Таким образом, акселерация — гетерогенный по этиологии и не вполне однозначный по своим проявлениям процесс, имеющий как положительные, так и некоторые отрицательные стороны, в числе которых и сложности становления личности из-за несоответствия темпов биологического и общественного развития. Пока еще трудно в полной мере оценить ее

возможное влияние на здоровье человека: наблюдающиеся изменения в структуре заболеваемости могут и не находиться в причинной связи с акселерацией, но развиваться параллельно в силу общности ряда породивших эти явления факторов. С другой стороны, несомненно, что акселерация отражает какие-то весьма существенные аспекты взаимоотношений организма со средой, особенно влияние собственно антропогенного фактора; сопоставление детей с разным биологическим возрастом в пределах единой популяции позволяет предположить, что некоторые из констатируемых различий в частоте заболеваемости акселерированных детей по сравнению с контролем могут связываться с «синдромом напряжения», обусловленным значительными отклонениями в темпах развития и выраженной «дисгармоничностью» в становлении разных систем.

§ 2. СТАРЕНИЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

К числу наиболее значимых явлений в индивидуальном развитии современного человечества относится также удлинение во многих развитых странах средней продолжительности жизни и связанное с ним перераспределение возрастного состава популяций. Это демографическое постарение выражается в прогрессивном возрастании числа людей пожилого и старческого возраста. Показатель уровня «демографической старости», т.е. доля лиц старше 60 лет, почти во всех экономически развитых странах превышает ныне 12%. Этот феномен представляет важную биологическую, медицинскую и социально-экономическую проблему. Изучение процессов старения является необходимой предпосылкой и для познания природы самой длительности жизни, механизмы которой пока еще недостаточно ясны.

Старение — универсальный и закономерный биологический процесс, характеризующийся постепенностью, разновременностью и неуклонным прогрессирующим, ведущий к понижению адаптационных возможностей, жизнеспособности индивида и в конечном итоге определяющий продолжительность жизни.

Проявления старения многообразны и затрагивают все уровни организации: от молекулярного до систем саморегуляции целостного организма. К числу его внешних манифестаций относятся: уменьшение роста (в среднем на 0,5-1 см за 5-летие после 60 лет), изменение формы и состава тела, сглаживание контуров, усиление кифоза, эндоморфизация, т.е. ускоренное уменьшение мускульного компонента сравнительно с жировым, перераспределение жирового компонента, снижение амплитуды движений грудной клетки, уменьшение размеров лица в связи с потерей зубов и редукцией альвеолярных отростков челюстей, увеличение объема мозговой части черепа, ширины носа и рта, утончение губ, разнообразные изменения эктодермальных органов (уменьшение количества сальных желез, толщины эпидермиса и сосочкового слоя кожи, поседение) и др.

Особое значение имеют нарушения функционирования важнейших систем регуляции на уровне целостного организма, на клеточном и молекулярном уровнях.

Возрастные изменения ЦНС прослеживаются как в структурных (уменьшение массы мозга, величины и плотности нейронов, отложение липофусцина и др.), так и в ее функциональных параметрах (падение работоспособности нервной клетки, изменения в ЭЭГ, снижение уровней биоэлектрической активности и т.д.); характерно, далее, уменьшение остроты зрения и силы аккомодационной способности глаза, снижение функции слухового анализатора, возможно, также вкусовой и некоторых видов кожной чувствительности. Уменьшается масса, изменяются другие морфометрические характеристики и снижается гормонообразование в ряде эндокринных желез, например в щитовидной и половых. В целом обнаруживается, правда с большими индивидуальными колебаниями, и тенденция к снижению основного обмена: к 100 годам его уровень составляет всего 50% от уровня в 30 лет. Происходит замедление и уменьшение биосинтеза белка, повышается содержание жира в различных тканях и в крови, изменяется соотношение липидных фракций, нарастает частота снижения толерантности к углеводам и инсулиновой обеспеченности организма. Значительные сдвиги наблюдаются в структурных и функциональных характеристиках и других важнейших систем организма, таких, как пищеварительная (например, снижение секреторной активности пищеварительных органов), дыхательная (уменьшение ЖЕЛ), выделительная (снижение основных почечных функций), сердечно-сосудистая (уменьшение сократительной способности миокарда, повышение систолического АД, замедление ритмической деятельности сердца), система крови (сдвиги в протеинограмме, снижение числа тромбоцитов, интенсивности гемопоэза, гемоглобина), иммунологическая (нарушения клеточного и гуморального иммунитета, особенно тимус-зависимых функций, способности организма к адаптации, аутоиммунные расстройства).

Обнаруживаются изменения на клеточном и молекулярном уровнях, а также в системе самого генетического аппарата (угасание функциональной активности клеток и генов, изменения проницаемости мембран, уменьшение уровня метилирования ДНК, увеличение доли неактивного хроматина, повышение частоты хромосомных нарушений и др.).

Однако процесс старения внутренне противоречив, так как в ходе его не только возникают деградация, дезинтеграция, снижение функций, но и мобилизуются важные приспособительные механизмы, т.е. разворачиваются компенсаторно-старческие процессы — витаукт, по В. В. Фролькису (от лат. «*vita*» — жизнь, «*auctum*» — увеличивать). Так, снижение уровня секреции некоторых гормонов компенсируется повышением чувствительности клеток к их действию; в условиях гибели одних клеточных элементов функция других усиливается.

Особенно проявляют себя такие компенсаторные процессы в характеристиках интеллекта, социальной и психологической сферах.

Как и процессы роста и развития, старение протекает гетерохронно. Геронтологами отмечено, что атрофия ключевого органа иммунологической защиты организма — тимуса — начинается в 13—15 лет, а гонад у женщин — в 48-52 года; в костной системе отдельные сдвиги могут проявляться очень рано, но развиваться медленно, тогда как в некоторых структурах ЦНС они долго не улавливаются, но впоследствии развиваются

очень быстро. Таким образом, единичные проявления «старческой» инволюции наблюдаются уже на 3-м и даже на 2-м десятилетиях жизни. Нужно, следовательно, разграничивать старение как длительный гетерохронный процесс и старость как его заключительную фазу, характер и время наступления которой определяется темпами и интенсивностью физиологического старения, зависящими в свою очередь от многих причин.

Старость — биопсихологическое и социально-историческое понятие с условными и меняющимися границами на разных этапах историко-эволюционного развития человечества и в различных эколого-популяционных и социальных группах.

Определение биологического возраста при старении необходимо для решения социально-гигиенических, клинических, экспериментально-геронтологических задач, при оценке эффективности мероприятий по продлению активного долголетия. Однако, в отличие от периода развития, для которого существует четкий эталон дефинитивного статуса — состояния по завершении полового созревания, в периоде старения нельзя выделить однозначный «эталон старости». Предлагается принять за точку отсчета состояние организма в период 20—25 лет как «оптимальную норму»; при этом отрицается существование четкой грани между проявлениями старения и возрастной патологией (В. М. Дильман).

Согласно другой точке зрения (В. В. Фролькис), не существует единой «идеальной нормы» для всех возрастов; каждый этап развития, в том числе и нисходящий, должен характеризоваться собственной возрастной нормой.

В качестве критериев биологического возраста могут быть использованы различные морфологические, физиолого-биохимические, иммунологические, в меньшей степени психологические показатели, отражающие общую и профессиональную работоспособность, здоровье и возможности адаптации; указывается и на перспективность применения для этой цели данных о возрастных изменениях на молекулярном уровне — «молекулярного профиля» старения (В. П. Войтенко). Предложено также использовать для определения биологического возраста в периоде старения внутриклеточный микроэлектрофорез: отношение между числом электроотрицательных и электронейтральных клеточных ядер эпителия, которое снижается к 80-85 годам по сравнению с 20-29 годами примерно в 8 раз (В. Шахбазов и др., 1986).

Чаще всего в батарею тестов, используемых геронтологами при определении биологического возраста, включаются: масса тела, АД, содержание в крови холестерина и глюкозы, а также аккомодация глаза, острота зрения и слуха, динамометрия кисти, подвижность суставов, некоторые психомоторные тесты.

Старение и длительность жизни зависят от воздействия многих экзо- и эндогенных факторов. У человека, как и любого другого вида, продолжительность жизни имеет свои характерные пределы. При межвидовых сопоставлениях оказались положительно связанными с продолжительностью жизни: масса тела и мозга, коэффициент церебрализации, поверхность коры мозга, масса надпочечников, возраст полового созревания, длительность зрелого периода, а отрицательно — метаболизм, частота хромосомных aberrаций, содержание свободных радикалов в тканях,

скорость перекисного окисления липидов и др., т.е. существует прямая связь видовой продолжительности жизни с мощностью систем жизнеобеспечения и обратная — с массивом повреждающих факторов (Гаврилов, Гаврилова, 1986).

Видовая продолжительность жизни у приматов тесно коррелирует с темпами старения: это можно показать на примере сопоставления макака и человека; в первом случае старение костно-мышечной системы протекает почти втрое быстрее, чем у человека (DeRousseau, 1985).

Не существует однозначного определения видовой продолжительности жизни. Условно под ней иногда понимается тот возраст, к которому умирают примерно 80% представителей вида, или же возраст, до которого доживает лишь некоторая небольшая часть популяции. В этом понимании она близка к наибольшей продолжительности жизни. По-видимому, видовая продолжительность жизни — это не какой-то один возраст, а диапазон колебаний нормальной продолжительности жизни с ее крайними вариантами — скоротечностью и долгожительством. Определение ее с достаточной точностью крайне трудно, тем более у человека, поскольку на индивидуальную продолжительность жизни влияет большое число разнообразных факторов.

Как известно, французский натуралист XVIII в. Ж. Бюффон считал, что продолжительность жизни должна примерно в 6-7 раз превышать длительность ростового периода, что дает для человека по крайней мере 90-100 лет. В этот весьма приблизительный интервал тем не менее укладывается значительная часть приводимых разными авторами оценок. При всей относительности предложенных расчетов этот срок, видимо, близок к границе долголетия. Максимальная продолжительность жизни человека около 115-120, возможно, до 130—140 лет.

Данные геронтологической генетики свидетельствуют, что в рамках видовой продолжительности жизни *H. sapiens* индивидуальная длительность жизненного цикла может зависеть от конкретного генотипа.

Генеалогическим методом показана невысокая положительная связь длительности жизни родителей и потомков. Наибольшей она оказывалась, если оба родителя являлись долгожителями. С помощью близнецового метода установлено, что среди лиц, умерших в возрасте около 60 лет, внутриспарная разница в продолжительности жизни дизигот была выше, чем у монозигот (соответствующие цифры составляют 69,5 и 40,7 мес у мужчин и 79,6 и 31,6 мес у женщин).

Известную роль в изучении наследственно-конституциональных основ долголетия играют и наблюдения с помощью различных систем генетических маркеров. По материалам, относящимся к некоторым западноевропейским странам, высказана гипотеза о «несколько большей приспособленности» в условиях современной цивилизации лиц с фенотипом «0» сравнительно с другими фенотипами системы групп крови *ABO*, прежде всего «A» (Jorgensen, 1977). В возрасте старше 75 лет частота фактора «0» была достоверно выше, чем в контрольных группах молодых лиц.

В ряде исследований показана неодинаковая резистентность фенотипов этой системы по отношению не только к некоторым инфекционным агентам, но и к тем хроническим и наследственным заболеваниям, которые

выходят сейчас на одно из первых мест по своему значению в определении длительности жизни. Отсутствие наследственной предрасположенности к подобным недугам (сердечно-сосудистые заболевания, сахарный диабет и др.) может явиться важной слагаемой долголетия. Однако в разных популяциях сила и даже знак связи факторов *ABO* с резистентностью к различным болезням и повреждающим факторам может варьировать. Так, например, в панмиксной московской популяции имеется лишь статистически недостоверная тенденция к возрастанию у геронтов и долгожителей отношения частот фенотипов «*O*» и «*A*». Необходим конкретно-исторический подход к популяциям человека при таких исследованиях; в разных условиях преимущество могут получать различные генотипы. К тому же, хотя в отдельных случаях и нельзя исключить значение одного «большого гена», все же наследственная компонента продолжительности жизни представлена, как полагают, большим числом малых генов, эффект которых трудно уловить. Есть сведения, что роль наследственного фактора может сказываться неоднозначно в различных условиях существования: по-видимому, она значительнее в районах с менее благоприятными экологическими условиями.

Половые различия в длительности жизни в определенной мере тоже восходят к генетическому фактору: большая надежность работы генетического аппарата у женских индивидуумов (*XX*); однако это предположение подтверждается не для всех видов животных. В соответствии с уже упоминавшейся гипотезой о мужской части популяции как ее эволюционном авангарде потенциальная тенденция к удлинению жизни генотипически должна быть лучше выражена у мужчин; с этой точки зрения объясняется, что «чемпионы» долгожительства чаще встречаются среди них. Однако и в этом случае речь не может идти об универсальной закономерности.

Разностороннее изучение долгожителей как людей с оптимальным состоянием важнейших физиологических функций представляет особый интерес для проблемы старения и продолжительности жизни. Долгожителями считаются популяции, в которых отношение числа лиц старше 90 лет к числу людей старше 60 лет составляет 50-60% (промилле) и выше.

Основные центры долгожительства — Северный Кавказ и Закавказье, Якутия; некоторые районы Южной и Центральной Америки, Индии, Пакистана, США и др.

Комплексное (антропологическое, медико-биологическое, этнографическое, социодемографическое) изучение групп долгожителей в Абхазии показало, что их биологический статус характеризуется некоторыми особенностями: замедленными (примерно на 1,5 года) темпами соматического и полового развития, скелетного созревания, меньшей интенсивностью возрастной инволюции скелета, пониженным уровнем обменных процессов в периоде зрелости и др. В женской части долгожителей преобладает «средний вариант» соматического развития. Вообще роль конституционального фактора тоже нельзя сбрасывать со счетов: астеноморфный акцент телосложения при меньшей интенсивности старения отмечался рядом авторов.

Огромное значение в определении длительности жизни, особенно максимальной, как и процессов старения, имеют у человека психологическая, медицинская, экономическая, экологическая сферы. Так, например, возрастное ожирение не выражено во многих «естественных популяциях»; старение скелета происходит быстрее у коренного населения высоких широт. Ионизирующая радиация, химические мутагены и другие повреждающие факторы могут вести к снижению длительности жизни. В ускоренном старении очень велика роль стресса. Таким образом, можно сказать, что существует большое число разнообразных независимых механизмов — и генетически запрограммированных, и стохастических, которые участвуют в процессах старения (Эйтнер, 1979).

Индивидуальная продолжительность жизни является результирующей сложного взаимодействия множества факторов. Можно думать, что свойственная современному человеку длительность жизни потенциально была достигнута уже в верхнем палеолите, однако в ту эпоху и даже много позже еще отсутствовали условия, необходимые для реализации наследственного потенциала. В среднем и верхнем палеолите, мезолите и неолите возрастной рубеж в 50 лет переходило, видимо, не более 2,5—4,5% населения. В эпоху позднего железа (раннеримское время) старческого возраста достигало примерно 10—11% населения.

Множественность факторов и проявлений процесса старения обусловили существование большого числа — свыше 200 — гипотез о природе и причинах этого явления. Среди них можно выделить две основные группы концепций: 1) группирующиеся вокруг общемолекулярной «гипотезы ошибок», рассматривающей процесс старения как результат накопления в организме поврежденных молекул, происходящего случайно и даже хаотично; с возрастом доля поврежденной биомассы непрерывно возрастает, что приводит к снижению функциональных возможностей организма, и в тем большей мере, чем интенсивнее обмен; 2) другая часть гипотез определяет старение как закономерный, в значительной мере генетически запрограммированный процесс, логическое следствие дифференцированного роста и созревания. Вероятно, было бы неверно абсолютно противопоставлять эти две позиции: представление о старении как следствии развития и дифференциации не только не исключает, но, напротив, предполагает и влияние разнообразных стохастических молекулярных повреждений, которые могут порождать дальнейшие ошибки. Вообще большая часть существующих гипотез о механизмах старения объясняет их первичными изменениями генетического аппарата клетки, будь то запрограммированный процесс снижения активности генома или накопление ошибок в системе хранения и передачи наследственной информации. Из числа концепций, рассматривающих процессы старения на организменном уровне, следует упомянуть гипотезы о ведущей роли нейроэндокринной системы, например гипотезу «гипоталамических часов», объясняющую старение первичными изменениями в гипоталамусе (В. М. Дильман и др.).

Комплексный подход к проблеме предложен в адаптационно-регуляторной теории (В. В. Фролькис), признающей ведущую роль в механизмах старения на уровне целостного организма нейрогуморальной регуляции;

на молекулярном уровне основное значение имеют сдвиги в регуляторных генах как активной и подвижной части генетического аппарата.

Свойственное человеку, как и многим видам животных вообще (например, хищным, копытным, приматам), эволюционное возрастание наибольшей продолжительности жизни, согласно предположению Р. Катлера, обязано параллельному снижению скорости всего спектра процессов старения, выраженного у современных приматов, повышению эффективности защитных и репаративных процессов и ретардации развития, причем главным ключевым механизмом могли быть регуляторные гены.

Таким образом, старение — результат естественного отбора, сдвигающего все неблагоприятные генетические эффекты к возрасту, до которого всегда доживают лишь немногие особи. По расчетам Катлера, максимальная длительность жизни за последние 100 000 лет сапиентации возросла в среднем на 14 лет, скорость старения снизилась на 20%. Возможно, что определенную роль сыграло здесь повышение гетерозиготности.

В современную эпоху наибольшее значение приобретает проблема «отодвигания» развития основных заболеваний, влияющих на старение и длительность жизни, замедление процессов биологической, психологической и социальной инволюции, т.е. продление активного долголетия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На протяжении XX столетия в биосоциальном развитии человечества происходили важные события, затронувшие обе основные и наиболее ответственные фазы онтогенеза. В первую очередь речь идет об ускорении темпов развития и увеличении продолжительности жизни, которые в конечном итоге привели к перераспределению возрастного состава популяций и их демографическому постарению в большинстве развитых стран мира.

Акселерация — термин, введенный немецким педиатром Э. Кохом (1935) для обозначения ускорения физического, полового, отчасти и психического развития, которое стало проявляться с начала XX в. в ряде стран Европы и в Северной Америке. Впоследствии это явление распространилось широко, охватив в разной степени все континенты. опережение (обычно на 1-3 года) касается в первую очередь критериев морфологической зрелости — созревания скелета, прорезывания зубов, полового и соматического развития и др., но оно затрагивает и некоторые физиологические функции, а также, по-видимому, и интеллектуальное развитие. Вероятно, ускорение проявляется на всех этапах постнатального онтогенеза, но в наибольшей степени — в детском и подростковом возрастах: оно может сказываться по-разному в зависимости от пола (чаще лучше выражено у мужчин) и конституционального статуса. Существуют также этнотерриториальные и эколого-популяционные различия; в некоторых группах населения сколько-нибудь выраженная акселерация может отсутствовать.

Акселерация относится к числу важнейших проявлений так называемого «секулярного тренда» («вековой тенденции»), который охватывает целый комплекс морфофункциональных сдвигов в биологическом статусе человека, характерных для последнего столетия: удлинение продолжительности

жизни, увеличение размеров тела взрослых мужчин и женщин, перестройку структуры заболеваемости и др.

В свою очередь, «вековая тенденция» представляет лишь фазу общего колебательного процесса изменений биоритмов человека. Подобные хронологические сдвиги, видимо, были свойственны не только современной эпохе, но проявлялись и прежде, вплоть до верхнего палеолита; они могли иметь разнонаправленный характер. К концу XX в. в ряде стран и этносов уже отмечается тенденция к стабилизации основных показателей развития во всех возрастах ростового периода. В целом отмеченные эпохальные колебания не выходят за рамки видового морфофункционального комплекса современного человека.

Как достаточно сложное явление акселерация не может сводиться к действию какой-либо одной причины. Предложенные многочисленные гипотезы по сути охватывают почти все биологические и социальные факторы, которые вообще могут влиять на онтогенез. В первую очередь это весь комплекс условий среды как основной фактор реализации генетического потенциала (питание, урбанизация, образ жизни, гиподинамия, прогресс медицины и др.), а также продолжающиеся смещения населения планеты и гетерозис. Особняком стоит роль циклов солнечной активности, с которыми пытаются связать цикличность изменений темпов развития и некоторых других биологических параметров, как, например, эпохальные колебания размеров тела, прослеживающиеся у человека и некоторых видов млекопитающих.

Таким образом, акселерация имеет в целом многофакториальный генезис, причем в разное время и/или в различных условиях ее причины могут не совпадать. Несомненно, однако, что она отражает какие-то очень важные аспекты взаимоотношений организма со средой и особенно влияние собственно антропогенного фактора. Пока трудно дать однозначную оценку этому явлению, имеющему как положительные (например, ускорение интеллектуального развития), так и негативные стороны («дисгармоничность» развития, напряжение в системах адаптации).

Проявления секулярного тренда затрагивают и другой важнейший этап онтогенеза — старение, от длительности и характера протекания которого в значительной степени зависит и сама продолжительность жизни. Старение выражается в замедлении процессов адаптации и снижении жизненных сил организма. Оно охватывает всю нисходящую фазу онтогенеза и включает переходный пожилой возраст (61–74 года — у мужчин и 56–74 года — у женщин) и старческий возраст (75 лет и старше у обоих полов). Однако первые признаки старения появляются уже в фазе зрелости (22–60 лет — у мужчин и 21–55 лет — у женщин) или даже еще раньше. Исторически (и индивидуально) границы пожилого возраста варьируют при общем увеличении его продолжительности в условиях современной цивилизации.

Индивидуальные темпы старения, как и развития, могут существенно различаться у людей одинакового хронологического возраста. Определение биологического возраста при старении очень важно для биологии человека и возрастной антропологии, а также в клинической геронтологии и для решения задач социально-гигиенического и экономического

характера. В зависимости от конкретных целей исследования состав тестов может меняться. К числу достаточно часто используемых критериев биологического возраста относятся, например, систолическое артериальное давление, жизненная емкость легких, артериальное парциальное давление кислорода, острота зрения, слуха, способность к переключению внимания, эластические свойства сухожилий, состояние зубной системы и многие другие.

Спецификой этого периода является отсутствие абсолютного эталона старости в отличие от периода развития, по окончании которого устанавливается «оптимальная физиологическая норма» (20-25 лет). Вопрос же о «норме старения» решается неоднозначно. Наряду с точкой зрения, что темпы старения, как и развития, наследственно запрограммированы, и каждому периоду онтогенеза соответствует своя возрастная норма, указывается и на редкость случаев естественного (физиологического) старения и невозможность его четкого разграничения с патологическими проявлениями и «болезнями компенсации». В этом случае признается существование лишь одной единой идеализированной «нормы» индивидуума в 20-25 лет, которая и служит основой для оценки темпов старения. Однако патологические проявления разного характера присущи самой природе жизни как варианты биологического статуса организма, т.е. компенсации осуществляются непрерывно, на протяжении всего онтогенеза, а не только в старости, когда эти процессы резко усиливаются и получают особое обозначение как «компенсаторно старческие».

Старение — неуклонно, хотя и неравномерно прогрессирующий процесс, затрагивающий все системы организма: морфологическую, функциональную и психологическую сферы. Большая часть гипотез о механизмах старения объясняет его первичными изменениями генетического аппарата клетки: запрограммированным снижением активности генома или следствием накопления ошибок в системе хранения и реализации генетической информации. Появились новые сведения о роли в процессах старения некоторых участков ДНК (В. Райт и др.). О роли наследственного фактора свидетельствует и связь старения с продолжительностью жизни, возрастом менопаузы, конституцией.

На клеточном уровне ведущие механизмы старения — деградация и гибель части клеток, снижение их способности к делению. На организменном уровне — это ослабление функций основных физиологических систем организма, снижение нервного контроля за их деятельностью, изменение реактивности к гормонам и т.д. На темпы старения значительно влияют многие гормоны, особенно гонадотропные и половые гормоны, мелатонин, соматотропин, гормоны надпочечников и др., а также витамин Е и другие антиоксиданты, противодействующие повреждающим окислительным процессам.

Весьма существенна роль и многих внешних факторов, прежде всего социальных и социально опосредованных (питание, ионизирующая радиация, химические мутагены, стресс, а также психологическая и медицинская сферы). У человека существуют и специальные приспособительные механизмы торможения старения, например высокий уровень социально-трудовой активности и сохранение умственной и физической работоспособности до глубокой старости (Фролькис).

Старение тесно связано с изменением продолжительности жизни: ее постепенное возрастание свойственно многим группам млекопитающих, в том числе и приматам. Согласно гипотезе Р. Катлера (1978, 1979), при этом происходит непрерывный отбор генетической информации для параллельного снижения скорости старения большинства физиологических функций и повышения эффективности защитных и восстановительных процессов.

Продолжительность жизни человека, как и у любого другого вида, имеет свои характерные пределы. При этом видовая продолжительность жизни зависит только от генотипа, она не может отождествляться ни с максимальной продолжительностью жизни, которая зависит не только от наследственного фактора, но и от условий жизни, ни со средней продолжительностью жизни, которая также не является неизменной в пределах вида и в историческом аспекте. Пока видовая продолжительность жизни человека точно не определена; наиболее вероятна ее близость к границе долголетия, т.е. к 90-95 годам, тогда как самые достоверные цифры максимальной продолжительности жизни редко превышают 120 лет (возможно, и 130-140 лет). Все же, видимо, правильнее считать видовую продолжительность жизни не каким-то одним сроком, но диапазоном колебаний нормальной продолжительности жизни с вариантами коротко- и долгожителей.

Долгожители, т.е. лица от 90 лет и старше, представляют особый интерес для возрастной биологии человека, так как в них в наибольшей степени реализуется эволюционное возрастание наибольшей продолжительности жизни, а с другой стороны, эта группа наиболее подходящая модель для изучения «естественного» старения.

По-видимому, долгожителиские генотипы встречаются в самых разных популяциях, в том числе и в неблагоприятных экологических условиях, где роль наследственной компоненты продолжительности жизни более отчетлива. Существуют и так называемые «долгожителиские популяции», в которых доля лиц старше 90 лет по отношению ко всему возрастному контингенту от 60 лет и больше (индекс долгожительства) составляет 50-60% и выше. Такие долгожителиские популяции и центры долгожительства встречаются в разных странах и этносах, нередко в горных районах.

Биологический статус долгожителиских популяций характеризуется несколько замедленными темпами развития и старения, а также невысоким уровнем обмена, значительной сохранностью сердечно-сосудистой системы, жизненной емкости легких и системы внешнего дыхания, достаточным «гармоничным» развитием с тенденцией к средним соматометрическим параметрам, определенными психологическими особенностями, хотя и нельзя говорить о едином психотипе долгожителей.

По-видимому, свойственная человеку видовая продолжительность жизни потенциально была достигнута уже в верхнем палеолите, однако в то время, да и много позднее еще отсутствовали необходимые для ее реализации условия. В Древней Греции и Древнем Риме средняя продолжительность жизни составляла всего 18-22 года. До сравнительно недавнего времени она обычно не превышала 30 лет. Лишь к середине XIX в.

продолжительность жизни достигла 40 лет, а к середине XX в. — 70 лет. Значительную роль в увеличении средней продолжительности жизни в XX в. сыграли прогресс социально-экономического развития и снижение роли внешних факторов как причины ранней смертности.

Эти процессы сопровождались перестройкой структуры заболеваемости. С ними связано и демографическое постарение, т.е. увеличение доли пожилых и старых людей, которое было отмечено уже к концу XIX в., прежде всего в экономически развитых странах. «Демографически старыми» считаются страны, в населении которых лица старше 65 лет составляют 7% и больше (по критериям ООН). Ежегодно число старых людей на Земле повышается на 2,4%. Этот рост рассматривается как производное от повышения социально-экономического и социально-гигиенического статуса населения, но не как результат регуляции биологическими факторами.

В историко-филогенетическом аспекте «вековая тенденция» XX в., сочетающая ускоренное биологическое созревание с продлением старческого периода и продолжительности жизни, не вполне соответствует основной тенденции эволюционных преобразований онтогенеза в ряду предков человека, для которой было характерно замедление темпов и на восходящем, и на нисходящем этапах. Такой «консервативный» вариант онтогенеза до некоторой степени проявляется в долгожительских популяциях. Сочетание акселерации с замедленным старением и общим удлинением жизненного цикла как тенденция XX столетия, возможно, представляет новое явление в биосоциальном развитии человечества, причины которого, как и последствия, еще не вполне ясны.

Конституция является фундаментальной биологической характеристикой целостного организма.

Проблема конституции принадлежит к числу наиболее дискуссионных, что отчасти связано с многозначностью и недостаточной определенностью самого понятия, уходящего корнями в глубокую древность (лат. «*constitutio*» — состояние, сложение, свойство). В то же время уже на заре возникновения самой конституциональной концепции она была проникнута идеей качественного единства биологической организации человека, а последующее развитие конституциологии показало необходимость выявления глубинных причин различий морфофункционального статуса. Этот принцип целостности получил особое значение на современном этапе разработки учения о конституции, для которого типичны: многомерность, комплексность, попытки увязать между собой различные аспекты проблемы: морфологический, физиологический, психологический, эволюционный, онтогенетический, а также объективизация подходов, широкое использование метода динамических наблюдений.

Обоснование конституциональной концепции как качественного единства организма невозможно вне ее эволюционного аспекта. В ходе прогрессивной эволюции возрастает как дифференциация, так и взаимосвязанность частей и функций, что сопровождается созданием регуляторных механизмов, обеспечивающих целостность развивающегося, зрелого и стареющего организма. У высших форм органического мира в основе регуляции обменных процессов и жизненных функций лежит нейроэндокринная система, поэтому первоепенное значение в конституциологии приобретает изучение индивидуальных и индивидуально-типологических особенностей этой системы, особенно в периоде развития.

Другая существенная сторона современного этапа конституциологии — признание необходимости диалектического подхода к взаимоотношениям генотипа и фенотипа: конституциональные признаки рассматриваются как результат сложного взаимодействия наследственных и средовых факторов в ходе реализации генетической программы развития.

В общей форме конституцию можно определить как достаточно стабильную комплексную биологическую характеристику человека, вариант адаптивной нормы, отражающий реактивность и резистентность организма к факторам среды. В комплекс конституционных признаков обычно включаются важнейшие характеристики телосложения, физиологические и психофизиологические параметры. Наряду с понятием «общей конституции», наиболее полно воплощающим представление о качественном единстве биологического статуса человека, выделяются и так называемые «частичные» (парциальные) конституции отдельных систем, органов или тканей. Однако в любом случае общая конституция не может рассматриваться как простая сумма парциальных конституций.

Часть III

КОНСТИТУЦИОНАЛЬНАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

Глава 9

КОНСТИТУЦИЯ ЧЕЛОВЕКА - КОМПЛЕКСНАЯ БИМЕДИЦИНСКАЯ ПРОБЛЕМА

§ 1. Морфологические аспекты конституции. § 2. Функциональные аспекты конституции. Понятие о биохимической индивидуальности. § 3. Морфофункциональные взаимоотношения. § 4. Психофизиологические и психологические аспекты конституции. § 5. Генетические основы конституции.

Глава 10

МЕДИЦИНСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ ЧЕЛОВЕКА

§ 1. Медицинские аспекты конституции. § 2. Понятие о физическом развитии («санитарная конституция»). § 3. Экологические аспекты конституции.

Глава 9

КОНСТИТУЦИЯ ЧЕЛОВЕКА - КОМПЛЕКСНАЯ БИОМЕДИЦИНСКАЯ ПРОБЛЕМА

§ 1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ

В силу ряда причин в биологии и медицине до сравнительно недавнего времени разрабатывался главным образом морфологический аспект конституции, т.е. она, по существу, идентифицировалась с индивидуальными (индивидуально-типологическими) особенностями телосложения. Старейший и наиболее традиционный подход к типологии телосложения — визуальный, описательный, основывающийся на четко различающихся (дискретных) вариантах. Начиная с первых попыток выделения конституциональных типов, предпринятых еще в античную эпоху, было предложено большое количество различных схем, преимущественно морфологических или чисто клинических, которых ныне насчитывается не менее шести десятков. Сам принцип их построения на основе сложившегося структурного полиморфизма *H. sapiens* обусловил реальность и сходство главных типов различных вариантов классификаций. Вместе с тем дискретные типы, как, например, вытянутый астенический, округлый пикнический или мускулистый атлетический, охватывают меньшую часть популяции; большинство людей принадлежит не к «чистым», а к «смешанным» типам. К настоящему времени значительно усилилась тенденция разрабатывать и использовать более объективные количественные методы в оценке телосложения. Определяется степень приближения индивида к «чистому типу» (или компоненту) с учетом непрерывности распределения конституциональных признаков в популяции. Такой подход в большей мере соответствует популяционно-центристскому мышлению. Применяются различные технические приемы, начиная с простейших (подсчет очков) и кончая дискриминантной функцией, множественным регрессионным и факторным анализами.

Каждый из этих подходов имеет свои сильные и слабые стороны. Выделение контрастных типов более перспективно для теоретического обоснования конституциональных схем и концепций, поскольку межсистемные корреляции лучше проявляются в крайних вариантах, а также в аспекте конституционального прогнозирования, поиска морфологических маркеров функциональных состояний. Количественный подход со своей стороны позволяет охарактеризовать большую часть популяции или даже всю популяцию; такая классификация информативна прежде всего для целей прикладной антропологии и эргономики (например, для стандартизации различных бытовых и производственных объектов).

Наиболее распространены в схемах морфологической конституции следующие основные координаты телосложения.

1. Координата узко-широкосложенности как тенденции к преобладающему линейному или широтному росту (долихо-брахиморфия, лепто-эурисомия). Эта координата достаточно универсальна у приматов и многих

видов млекопитающих. Узко- и широкотелые варианты выделены у крыс, мышей и даже очень ранних зародышей кроликов. У человека тенденция к большей стройности или коренастости нередко выражена уже в детстве и может сохраняться до взрослого состояния. Наиболее объективная характеристика этой координаты достигается сопоставлением расчленения тела по продольной и поперечной осям, т.е. его пропорций (от лат. *«proportion»* — соотношение).

Пропорции выражаются соотношениями продольных (длина тела, корпуса, туловища, позвоночника, конечностей) и поперечных (плечевой и тазовый диаметры), реже также и глубинных (переднезадний диаметр грудной клетки и таза) размеров тела; за основу принимается один из продольных размеров. Наиболее распространенным и простым способом оценки пропорций является метод индексов (указателей). В первую очередь это определение относительной длины нижних конечностей и относительной ширины плеч (к общей длине тела). Выделяются три основных варианта: долихоморфный (узкое туловище, длинные конечности), мезоморфный (средние величины обоих индексов) и брахиморфный (широкое туловище, короткие ноги). Более корректным является метод регрессий, учитывающий неодинаковые по силе связи отдельных признаков как между собой, так и с тотальными размерами тела. Существует наследственная обусловленность пропорций тела: анализ семейного сходства свидетельствует о достоверной корреляции между родителями и детьми, начиная уже с раннего детства, а по некоторым данным, даже с периода новорожденности (Glavce et al.,, 1987). Наблюдаются возрастные изменения пропорций: чередование периодов «полноты» и «вытягивания» в связи с изменениями интенсивности и направления роста основных размеров тела, а также половой диморфизм. При одинаковом росте отношение длины рук и ног (интермембральный указатель) выше у мужчин, у них больше ширина плеч, а у женщин — ширина таза; четкие половые различия выражают тазо-плечевой индекс (выше у женщин) и показатель андроморфии (утроенная ширина плеч минус ширина таза), который больше у мужчин. Отмечены и групповые вариации пропорций: этнотерриториальные, профессиональные, спортивные и т.д. Примеры: вытянутое «линейное» телосложение у многих экваториальных популяций; западно-восточный градиент увеличения длины сегментов руки относительно ноги на территории России; большая брахиморфия сельского населения сравнительно с городским; тенденция к «широкотелости» у тяжелоатлетов; гигантоидные пропорции (длинноноготь и широкоплечесть) у рабочих тяжелых видов физического труда в прошлом и др.

2. Костно-мышечная и жировая координаты определяются главным образом вариациями развития основных компонентов тела (сомы). Для характеристики развития костного, мышечного и жирового компонентов используются различные методы: балльная оценка; «фракционирование» (косвенная оценка на основе антропометрии по специально разработанным формулам); рентгенографические, биохимические и биофизические методы (например, креатинин мочи используется как показатель развития мускульного компонента); с помощью изотопных методов определяется

содержание воды, общего жира, клеточной массы и др. К числу косвенных приемов относится и оценка развития жирового компонента на основе удельного веса тела (обратная связь со степенью жировотложения); применяется также ультразвук.

Компоненты тела обнаруживают вариации на уровне как макро-, так и микроструктуры. Микроморфологические различия в развитии жирового компонента выражаются в количестве, размерах и топографии жировых клеток, степени заполненности их жиром: при ожирении у детей объем жировой клетки возрастал примерно втрое по сравнению с контролем. Морфометрические характеристики двуглавой мышцы плеча (общее число волокон, средний диаметр волокна, число разделенных перимизием пучков и площадь поперечного сечения мышцы) были у атлета в 1,5-2 раза выше, чем у лиц контрольной группы с хорошим физическим развитием. Общее количество мускульных волокон у атлета и в контроле составляло соответственно 316 243 и 213 237 (Etemadi, Hosseini, 1968). Отмечается разница и в гистохимических характеристиках мышц. Компоненты тела проявляют также возрастные и половые вариации. Количество мышечной ткани наиболее велико и относительно стабильно в 20-30 лет, в дальнейшем происходит вначале слабое, а затем все более интенсивное ее уменьшение, особенно после 50 лет. В продольном исследовании группы мужчин (метод ^{40}K) уменьшение мускульной массы в период 3-7-го десятилетий происходило со скоростью около 3 кг за десять лет, у женщин оно было меньшим (Forbes, 1976; Frankofif, 1983). Общей возрастной тенденцией, видимо, является и изменение топографии жировотложения. Методом компьютерной томографии показано перераспределение жира в брюшной области за счет снижения подкожного жира и увеличения внутриабдоминального, однако в процентном отношении содержание жирового компонента даже повысилось из-за более интенсивной потери тощей массы (Borkan et al., 1982; Hults, Borkan, 1983). Интенсивность возрастных сдвигов может варьировать в разных популяциях: так, падение массы тела, видимо, значительнее в менее цивилизованных группах. В меньшей степени сдвиги затрагивают костный компонент, хотя по имеющимся данным после периода полового созревания относительная кортикализация костей начинает снижаться, особенно отчетливо у женщин в связи с уменьшением продукции эстрогенов.

Половые различия в соотносительном развитии компонентов тела отчетливы начиная с пубертатного периода. Развитие мускульного компонента (и его креатининового эквивалента) устойчиво выше у мальчиков и мужчин; жировотложение во всех возрастах больше в женских группах. Хорошо выражены и половые различия в топографии подкожного жировотложения: у женщин оно максимально в нижней части живота, над гребнем таза и на передней стороне бедра, начиная уже с заключительной фазы нейтрального детства. На основе данных о топографии, размерах и липолитической активности адипоцитов выделяются два основных типа ожирения: «андроидный» (мужской) с преимущественным сосредоточением жира в области туловища и некрупными жировыми клетками, легко набирающими и теряющими жир, и «гиноидный» (женский) с

расположением жировых клеток, обычно более крупных и стабильных метаболически, не только в области живота, но и на бедрах и ягодицах. Оба эти типа встречаются и у мужчин, и у женщин как в норме, так и при ожирении, но с разной частотой. При этом «типичный» вариант жиrootложения у женщин сочетается с максимальным уровнем женских половых гормонов (de Ridder et al., 1990), а «противоположный» (по полу) андройдный тип связан с повышенной частотой метаболических нарушений, т.е. является фактором риска (Enzi, Strepaldi, 1986).

Внутриканевые корреляции в пределах основных компонентов сомы максимальны для подкожного жиrootложения, более умеренны они для мускульного и костного компонентов. Межканевые корреляции принято считать несущественными, однако имеются данные о более тесной связи мышечного и костного компонентов, особенно в периоде развития, и относительной независимости жирового.

Кроме этих основных координат телосложения, в схемах морфологической конституции используются также: координата макро-микросомии (гипер-гипотрофии), определяющаяся вариациями в общих размерах тела; андро-гинекоморфии — по степени выраженности признаков полового диморфизма, к числу которых относятся прежде всего вторичные половые признаки, а также пропорции, форма позвоночника (у женщин лучше выражен поясничный лордоз), живота (длиннее у женщин), таза (более широкий и наклоненный у женщин), грудной клетки (короче и уже у женщин), ног, состав тела и др.

В конкретных схемах эти координаты обычно выступают в различных комбинациях друг с другом. Чаще всего схемы телосложения 3—4-членные. Наибольшую известность получили типологии: Э. Кречмера (лептосомный — атлетический — пикнический типы); К. Сиго (респираторный — дигестивный — мускулярный — церебральный типы); М. В. Черноруцкого (астеники — нормостеники — гиперстеники); В. Н. Шевкуненко — Д. А. Жданова (долихо-брахиморфия и гипо-гипертрофия); К. Конрада (лепто-пикноморфия и гипо-гиперплазия); Р. Кнуссмана (лепто-пикноморфия и макро-микросомия) и др. Широкое распространение имеет схема У. Шелдона в различных модификациях. В ее основе три типа (компонента): эндоморфия, мезоморфия и эктоморфия, приблизительно соответствующие крайним вариантам пикника (преимущественное развитие жирового компонента), атлета (преобладание костно-мускульного компонента) и астеника (отсутствие этих тенденций). Степень выраженности каждого компонента оценивается по 7-балльной шкале на основе фотографического описания, 17 измерительных признаков и весоростового индекса. Пример формулы соматотипа, по Шелдону, 3—5—2, где приводятся средние оценки соответственно для компонентов эндо-, мезо- и эктоморфии. В популярной модификации американских антропологов Б. Хит и Л. Картера число баллов не ограничивается, и шкала оказывается открытой с обоих концов. Анализ по этой схеме также проводится на основе стандартных фотографий (5x7 см) и/или антропометрической программы из 10 признаков (длина и масса тела; жировые складки в области плеча, лопатки, верхней подвздошной ости и голени; эпифизарные диаметры плеча и бедра; обхваты плеча в согнутом состоянии и голени).

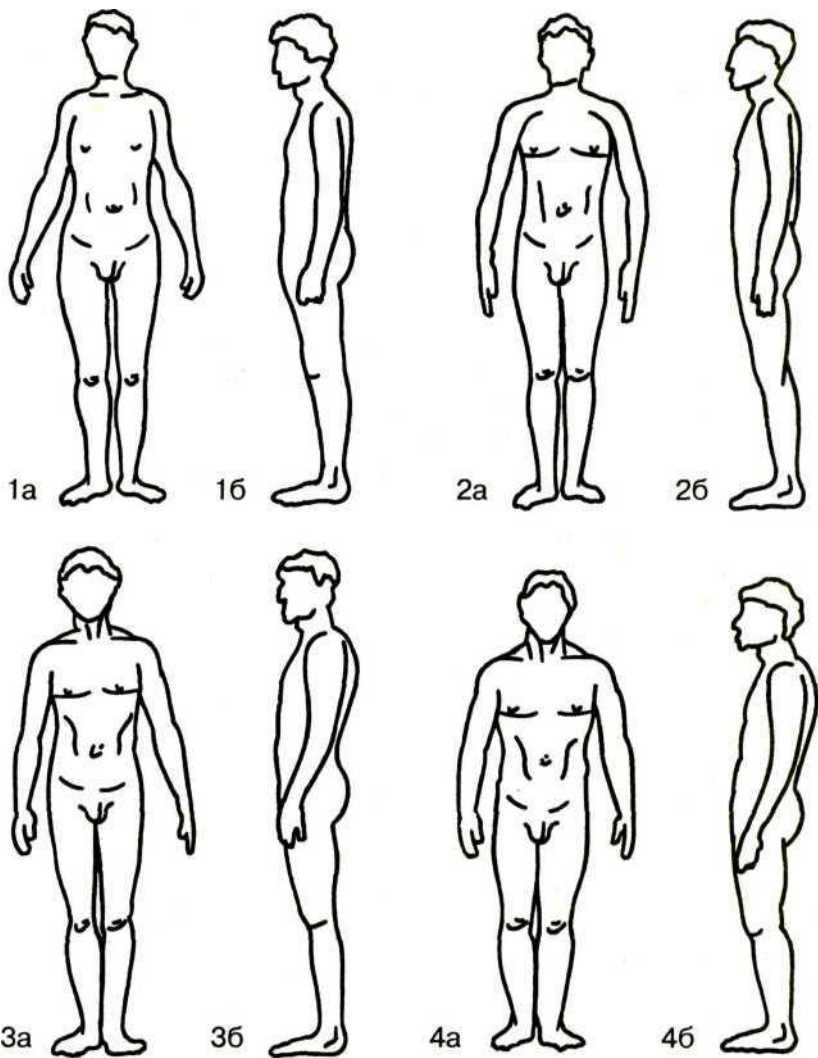
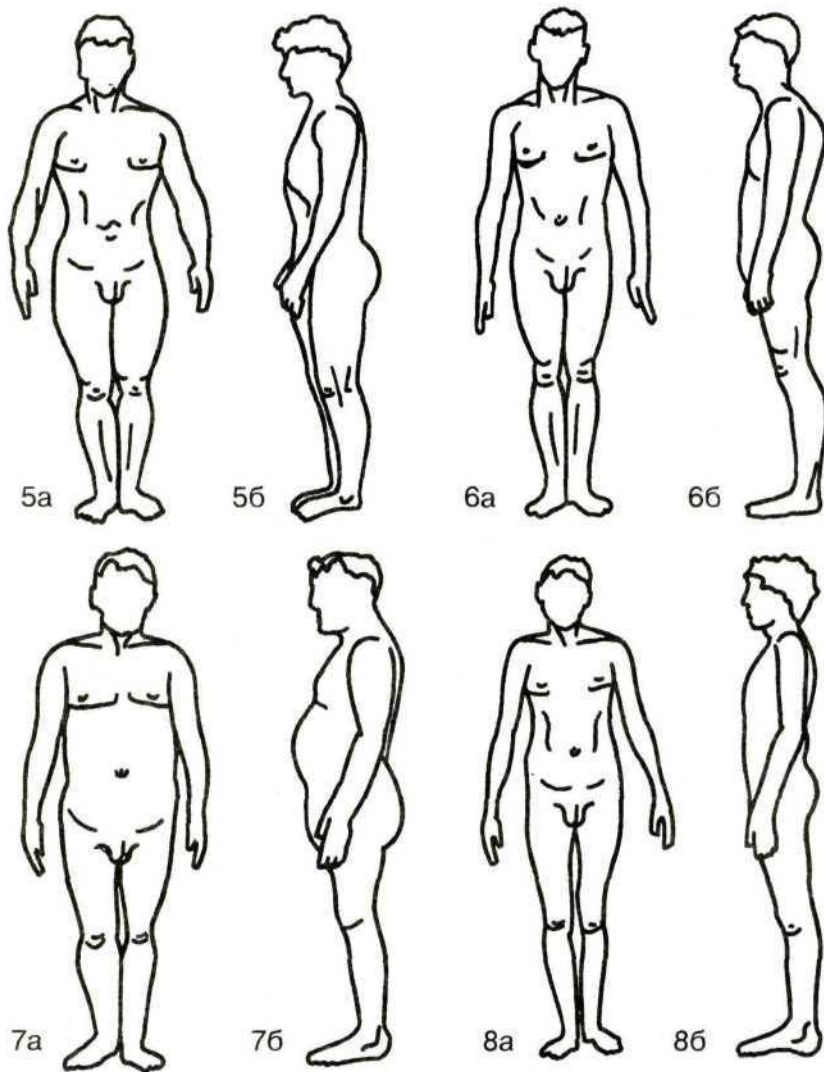


Рис. 53. Типы телосложения

1 — грудной; 2 — грудно-мускульный; 3 — мускульно-грудной; 4 — мускульный; 5 —

В отечественной антропологии наибольшее применение получили схема В. В. Бунака (1931) — для мужчин с выделением трех основных (грудной — мускульный — брюшной) и четырех промежуточных (грудно-мускульный, мускульно-грудной, мускульно-брюшной и брюшно-мускульный) типов, а также схема И. Б. Таланта (1927) — для женщин, включающая 7 типов, объединенных в три группы на основе преобладающих тенденций линейного или широтного роста или же отсутствия таковых: соответственно лептосомные (астеническая и стенопластическая), мезосомные (пикническая и мезопластическая) и мегалосомные (атлетическая, субатлетическая и эурипластическая) конституции. Для детей обычно используется схема клинической диагностики В. Г. Штефко и А. Д. Островского (1929),



мужчин (по Чтецову, 1978):

5 — мускульно-брюшной; 6 — брюшно-мускульный; 7 — брюшной; 8 — неопределенный

согласно которой выделяются шесть основных типов (астеноидный, торакальный, мышечный, дигестивный, неопределенный и абдоминальный, последний в норме сейчас уже почти не встречается).

В большей части названных выше схем различаются основные типы линейного и округлого (или широтного) роста, имеющие разные наименования: от «чистой» долихо-брахиморфии (лонги-брахитипы, узкоширокосложенные), т.е. вариантов, выделенных на основе пропорций тела, до эндо-мезо-экторморфии, астено-пикноморфии и т.д., где в первую очередь учитываются признаки, характеризующие развитие мускульного и жирового компонентов (рис. 53—54). В настоящее время широко используется комбинирование описательных схем с различными приемами

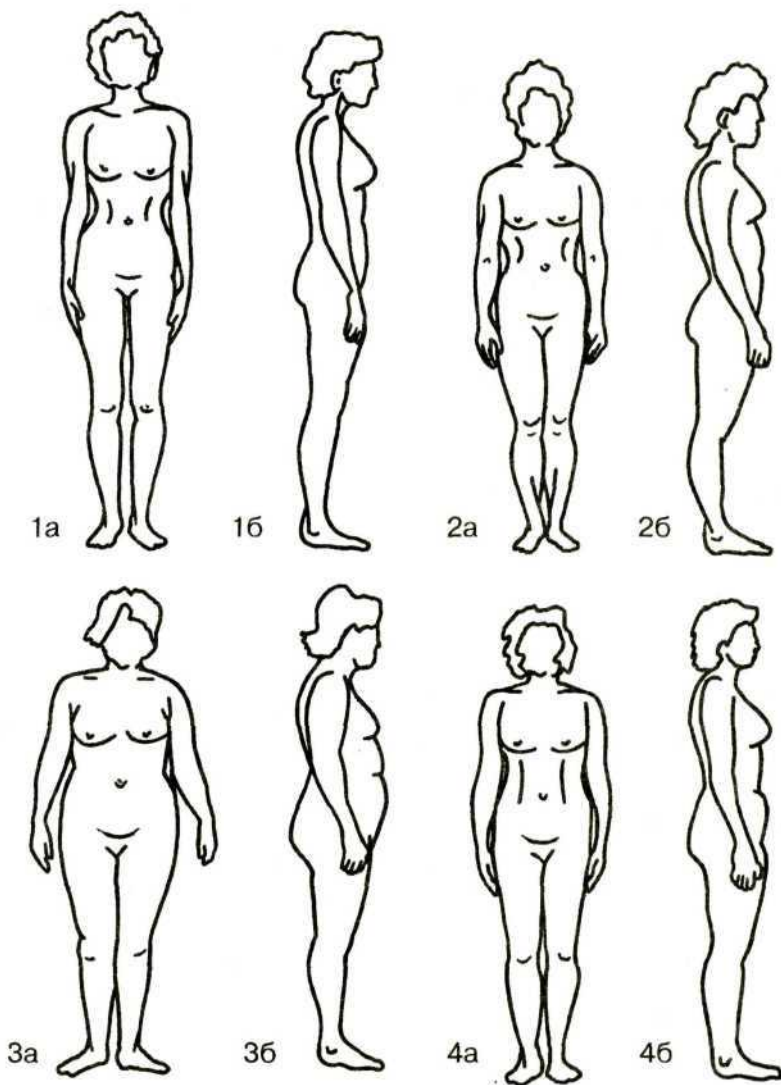
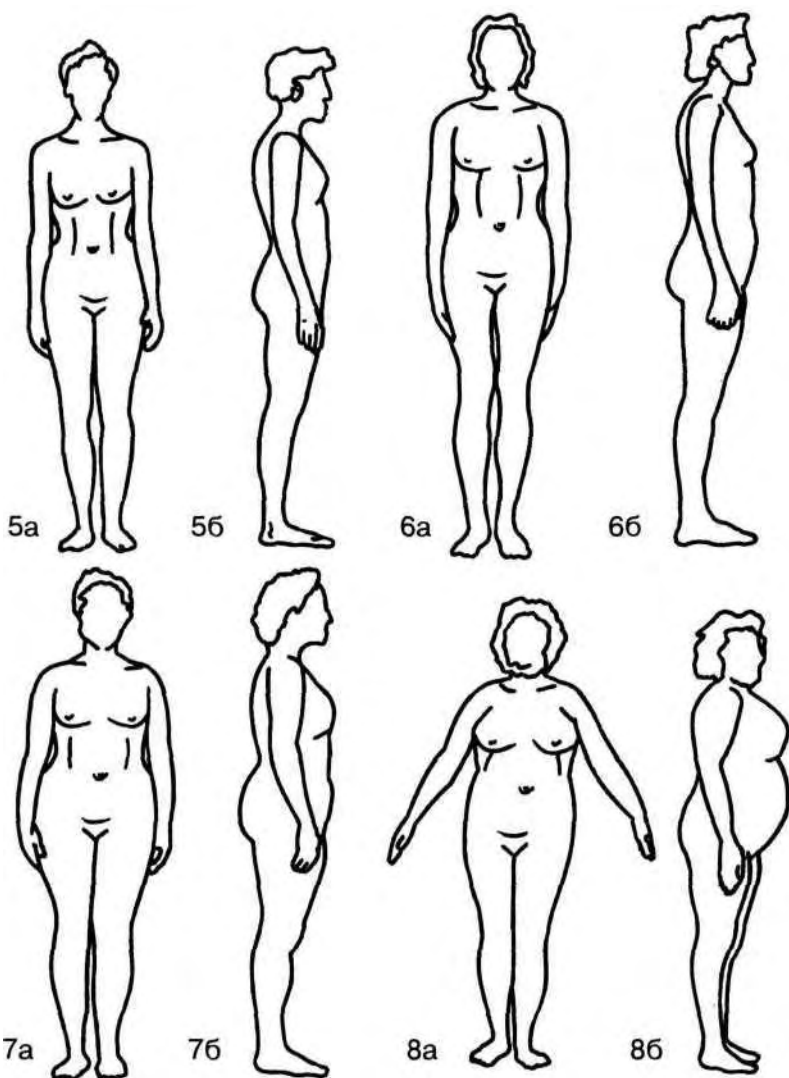


Рис. 54. Типы телосложения

1 — астенический; 2 — стенопластический; 3 — пикнический; 4 — мезопластический;
низко

объективной количественной характеристики, облегчающей выделение соматотипов (рис. 55).

Особое значение имеет вопрос о корреляциях между основными координатами телосложения, прежде всего пропорциями тела и развитием основных компонентов сомы. Очевидно, что они выделяются, если имеются общие факторы, действующие на признаки обеих координат. Теоретически такие факторы существуют: например, половые гормоны анаболического действия влияют как на развитие мускульного компонента, так и на пропорции, стимулируя при прочих равных условиях относительно раннее завершение линейного роста и повышенное развитие



женщин (по Чтецову, 1979):

5 — субатлетический; 6 — атлетический; 7 — эурипластический; 8 — эурипластический рослый

мускулатуры в крайнем варианте мезоморфии. Действительно, разными авторами отмечены подобные ассоциации: отрицательное весовое значение длины ног в факторе развития мышц, по данным факторного анализа у английских студентов (Дж. Тэннер); тенденция к некоторой брахиморфизации пропорций и относительноному укорочению ног у русских мужчин при сильном развитии мускулатуры (П. Н. Башкиров). Однако эти связи обычно выступают только в крайних вариантах телосложения, особенно четко в патологии — «маленькие геркулесы» при преждевременном половом созревании. Неоднократно описывалась и тенденция к отрицательной связи между линейностью сложения и развитием жирового компонента.

Так, у женщин лептосомного типа ожирение к 45 годам встречается почти в 10 раз реже чем у эурисомного (Radu et al., 1987); при эндоморфии у молодых женщин обычно несколько укорочены ноги (Radev, 1991).

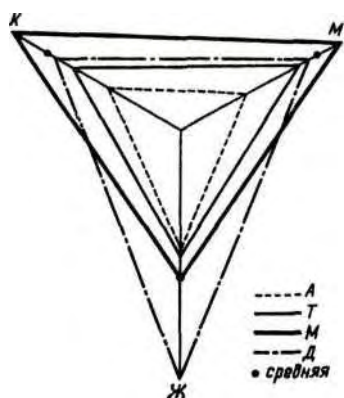


Рис. 55. Развитие основных компонентов сомы (*К* — костный, *М* — мускульный, *Ж* — жировой) у 15-летних юношей с разными типами телосложения; *А* — астеноидный, *Т* — торакальный, *М* — мускульный, *Д* — дигестивный

Существует определенная приуроченность топографии и величины внутренних органов к конкретным соматотипам; при коренастом телосложении отмечены: высокое поддиафрагмальное пространство, высокое положение и тенденция к поперечной ориентации желудка, селезенки, поджелудочной железы, двенадцатиперстной кишки и печени; при долихоморфии — большей частью наоборот. Обнаружена прямая связь массы тела и ряда внутренних органов, в том числе сердца, поджелудочной железы, печени, языка, мозга, эндокринных желез. В отдельных случаях возможно выведение уравнения регрессии при сопоставлении размеров внутренних органов (сердце, кишечник, почки) с общими размерами тела; аналогичные данные получены и в эксперименте на животных.

Мнения относительно времени проявления типологических особенностей телосложения расходятся: от первых лет жизни до 2-3-го и даже 4-го десятилетий для пикнического типа. По-видимому, в период нейтрального детства морфологическая конституция еще не стабильна. Так, изменения телосложения среди детей от 3 до 6 лет в пределах смежных вариантов произошли у 2/3 всех обследованных (Панасюк, 1984). Но уже в перипубертатном периоде, невзирая на значительные морфофункциональные сдвиги, отмечается достаточно высокая стабильность морфотипа: он сохраняется примерно у 62% девочек 9-11 лет (по данным Г. М. Эльгурт) и у 80-85% мальчиков мезоморфного телосложения пубертатного возраста (по данным Б. Хертер). Крайние варианты обычно не переходят друг в друга, хотя в более старших возрастах у мужчин отмечается сдвиг в телосложении от эктоморфии к мезо-эндоморфии.

Групповые различия в телосложении констатировались неоднократно. В качестве примера можно сослаться на результаты изучения высококвалифицированных мужчин-спортсменов 19 специализаций: среди представителей всех видов спорта преобладал мускульный тип; среди женщин 5 специализаций наиболее частым был атлетический тип (Мартиросов и др., 1984). Для юных девушек — высококвалифицированных фигуристок, гимнасток и пловчих, обследованных в Чехии и Словакии, были характерны соответственно: мезоморфно-экторморфный и средний, мезоморфно-экторморфный, мезоморфный и средний типы (Kovaleicova, Zrubak, 1982/83/1985).

Описаны и эпохальные изменения в телосложении, особенно в связи с акселерацией. Данные такого рода не вполне идентичны для разных

популяций. Во многих случаях при сравнении со сверстниками 30-х годов в европеоидных популяциях отмечается макросоматическая тенденция, некоторая «астенизация» телосложения в связи с повышением процента долихоморфных и лептосомных («плоских») форм. Эти отличия возникают из-за отсутствия синхронности в изменении линейных и обхватных размеров тела.

Конституциональное значение признаков головы и лица оценивается неоднозначно; в некоторых схемах (например, Кречмера, Сиго и др.) они принимаются во внимание, хотя в целом связи с телосложением слабые. Однако для отдельных конституциональных типов выявляются более определенные ассоциации, как, например, относительная узколицесть у мужчин грудного типа и широколицесть — брюшного, округлое лицо у женщин пикнического типа (Дерябин, 1993; Негашева, 1996).

§ 2. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ. ПОНЯТИЕ О БИОХИМИЧЕСКОЙ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ

Хотя первые суждения о конституциональных особенностях человека относятся еще к глубокой древности, изучение функциональных аспектов конституции очень долго тормозилось из-за отсутствия адекватных методов исследования. По существу лишь с начала 60-х годов, с развитием более точных и чувствительных физиологических и биохимических методов появилась возможность оценки индивидуальных особенностей метаболизма и ведущих физиологических функций на достаточно представительных материалах. Тем самым были созданы предпосылки к изучению биохимической индивидуальности — актуальной проблемы конституциональной биологии и медицины, разработка которой связана прежде всего с именем американского биохимика Р. Уильямса.

Биохимическая индивидуальность. Концепция биохимической индивидуальности основывается на данных об исключительном внутривидовом разнообразии биохимического статуса человека и важной роли этой изменчивости в процессах нормальной жизнедеятельности и возникновении различных заболеваний. Известно много примеров высокой индивидуализации биохимических признаков, в том числе протеинограммы, содержания в крови калия, натрия, кальция, магния, фосфора, брома, фтора, йода, меди, железа, марганца, цинка, кремния, хлоридов, фосфатов, сульфатов, ряда гормонов и др. Информация о границах биохимической «нормы» здорового человека, о пределах биохимической изменчивости в нормальных популяциях имеет первостепенную важность. Очень велико значение крайних вариантов нормы как основы для выделения контингентов риска, поскольку отклонения в них идут в общем в том же направлении, что и в патологии.

Подобные представления отражают все более осознаваемую в биологии и медицине необходимость перехода к популяционно-центристскому мышлению, ограниченность и недостаточность чисто типологического подхода. Норма рассматривается как диапазон колебаний, конкретная, исторически обусловленная система показателей данной популяции, в пределах которой существует многообразие индивидуальных норм, возможно группирующихся в «типологические нормы» (Корольков, Петленко, 1977).

К настоящему времени собрана обширная информация о характере и пределах индивидуальной изменчивости физиологических и биохимических признаков для многих популяций земного шара. В России подобные

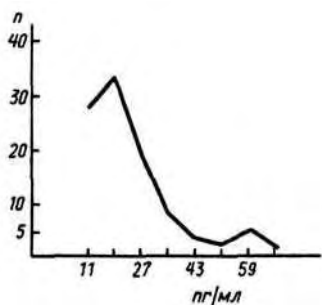


Рис. 56. Эмпирическая кривая распределения эстрадиола у мужчин

исследования охватили уже несколько десятков этнотерриториальных групп. Наиболее полные сведения существуют для таких показателей, как основной обмен, протеинограмма, гемоглобин, АД, частота сердцебиений, частота дыханий, ЖЕЛ, содержание в крови многих гормонов, глюкозы, холестерина и других липидов, кальция, натрия, калия, количество креатинина в моче и др.

Большая часть функциональных показателей имеет высокую межиндивидуальную изменчивость, значительно превосходящую вариабельность морфологических признаков. Обычный уровень коэффициентов вариации здесь на порядок выше (15-50%). Лишь немногие из функциональных показателей, как, например, рН крови, общий белок, альбумины, гемоглобин, сопоставимы по изменчивости с морфологическими признаками. Характер распределения близок к нормальному, нередко с более или менее выраженной тенденцией к положительной асимметрии (рис. 56). В некоторых случаях проявляется бимодальность, особенно в старших возрастных группах (холестерин, трийодтиронин). В патологии характер распределения биохимических показателей может нести важную биологическую и генетическую информацию. Так, например, распределение липидов крови оказалось нормальным в контроле, резко асимметричным у больных некоторыми гиперлипидемиями, «промежуточным» у членов пораженных семей, но близким к нормальному у родственников больных при негенетической гиперлипидемии (Давиденкова и др., 1979).

По типу возрастной динамики функциональные показатели можно распределить на: повышающиеся с возрастом (например, АД, ЖЕЛ), понижающиеся с возрастом (основной обмен, тироксин, температура ротовой полости) и, наконец, обладающие сложной динамикой (ряд гормонов). Для большинства меняющихся с возрастом признаков период относительной стабилизации — 20—49 лет.

Половой диморфизм проявляется во многих признаках. Гемоглобин, начиная с пубертаса и до менопаузы, ниже у женщин сравнительно с мужчинами примерно на 10%, аналогичное направление различий существует и у животных. У женщин ниже также уровень сывороточного миоглобина, силовые мышечные характеристики и т.д. Нередко в различных популяциях половые вариации неотчетливы и неоднозначны (белки, холестерин крови). Ряд функциональных показателей у женщин волнообразно изменяется в связи с экстрагенитальными циклами, например температура тела, диурез, АД, основной обмен, частота сердцебиений, активность некоторых ферментов, показатели красной и белой крови, многие гормоны и др. Необходимо принимать во внимание и популяционные

различия даже в пределах одного этноса: например, различия в липидном спектре у эскимосов Гренландии и Дании (в первом случае более высокое содержание в плазме пальмитиновой и пальмитоолеиновой и пониженное — линолевой кислоты), или разный уровень холестерина липопротеидов низкой и высокой плотности у коренного населения береговой и материковой зон Чукотки (Герасимова и др., 1989).

Типы секреции (эксекреции). Индивидуальный профиль. Биохимическая индивидуальность отражается в величине признака (базальной или в ответ на стимуляцию, стресс и т.д.) и в характере его внутрииндивидуальной изменчивости. Одним из перспективных методов изучения функциональной конституции являются динамические (продольные) наблюдения: циркадные, месячные, цирканые, многолетние. Уже при исследовании циркадных колебаний признака можно констатировать реальное существование индивидуально-типологических вариантов. Так, по данным определения уровня кортизола в плазме крови у жителей Нигерии, подавляющее большинство обследованных (70%) имели «типичный рисунок» ритмов с максимумом в 9 ч и Минимумом в 0 ч; в 30% наблюдается отклоняющийся вариант с максимумом гормона в 18 ч (Adadevoh, 1968). Различные типы секреции глюкокортикоидов выделены и у животных, причем и в этом случае существуют типичный и отклоняющийся варианты (Du et al., 1983). У мужчин-европеоидов репродуктивного возраста определяются типичный вариант секреции тестостерона с утренним пиком, который является маркером пубертатного созревания, и отклоняющиеся варианты, прежде всего монотонная невысокая секреция. Первый составляет 70%, вторые — 30%. Аналогичная тенденция отмечена и у животных. У самцов крыс, например, пики секреции тестостерона в течение суток отчетливы примерно в 75% случаев, у остальных 25% животных была невысокая монотонная секреция этого гормона (Ellis, 1981) (рис.57).

В аспекте конституциональных исследований наиболее интересны долговременные наблюдения — на протяжении нескольких недель, месяцев и даже лет. В этом случае также можно выявить «индивидуальный профиль» по абсолютному уровню признака, определяемому в одно и то же время суток (рис. 58—59). При изучении количественной секреции (эксекреции) половых стероидов на разных этапах постнатального онтогенеза человека коэффициенты ранговой корреляции между исходным и конечным значениями признака в интервале наблюдений от 1 до 3 лет колеблются от 0,3—0,4 в препубертатном возрасте до 0,7—0,9 в постпубертатное время, т.е. с возрастом происходит стабилизация индивидуального профиля по этим гормонам. Особенно отчетлива эта картина для надпочечниковых андрогенов у женщин и эстрогенов у мужчин. У молодых мужчин-доноров

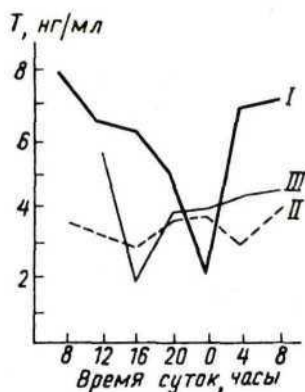


Рис. 57. Типы циркадной секреции тестостерона у мужчин: I — «типичный вариант»; II — монотонная секреция; III — отклоняющийся вариант циклической секреции

Москвы коэффициент индивидуальной вариабельности эстрадиола в десять раз ниже, чем межиндивидуальной (соответственно 5,3 и 51—53%). Уже у 15-летних подростков он составляет в среднем всего 6,7%, а

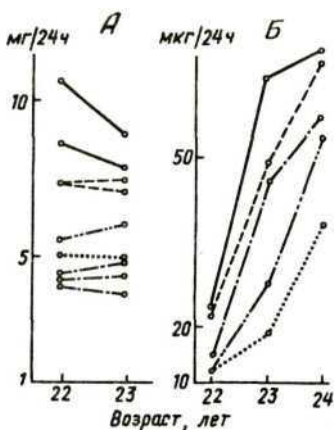


Рис. 58. Индивидуальный профиль по половым гормонам: андрогенам (А) и эстрогенам (Б) у девушек (по данным Е. С. Саяпиной, 1975)

индивидуальные значения коэффициентов вариации, равные или меньшие 10% (что свидетельствует об относительной устойчивости профиля), имеют 80% обследованных подростков и 90% молодых мужчин. Такие факты индивидуальной устойчивости известны и для многих других биохимических признаков, в том числе секретиции тироксина и экскреции креатинина.

Следовательно, существует тенденция организма сохранять определенный уровень признака, которая наиболее выражена в его крайних вариантах. Наличие относительно стабильного индивидуального профиля по многим биохимическим признакам (гормоны, креатинин мочи, мочевая кислота и др.) согласуется с высоким удельным весом генетической компоненты в определении биохимической индивидуальности человека.

Однако помимо наследственного, на функциональный и биохимический статус человека влияют и многие другие факторы: сезонно-климатический, геохимический, социально-экономический. Показана, в частности, принципиальная возможность изменения «типа экскреции» половых стероидов у спортсменов высокой квалификации под действием интенсивной тренировочной нагрузки разных параметров; установлена связь альбуминов и холестерина крови с питанием и др.

Концепция биохимической индивидуальности акцентирует основное внимание на индивидуальном разнообразии, специфических особенностях биологического статуса человека. Это вполне объяснимо, так как у человека особенно широкая зона физиологических изменений, в границах которой сохраняется оптимальная в данных условиях жизнедеятельность организма. Ее создают гетерозиготность и полиморфизм, обеспечивающий приспособительную пластичность популяций. Однако нельзя игнорировать и значение лимитирующих и конвергирующих факторов, существование которых можно подтвердить несколькими примерами. Так, число наблюдаемых в действительности вариантов морфологической и функциональной конституции, как правило, меньше теоретически возможного. При оценке телосложения по 7-балльной шкале схемы Шелдона для трех основных компонентов теоретически возможны 343 сочетания (7^3), однако среди десятков и даже сотен уже обследованных популяций, представляющих различные регионы и этнотерриториальные группы, пока встретилось лишь 7—8 десятков комбинаций. При определении «эндокринной формулы» у подростков Москвы по 3-балльной шкале для пяти гормонов из 243 (3^5) теоретически возможных сочетаний встретилось лишь около четырех десятков. Особенно проявляли себя факторы ограничения в крайних

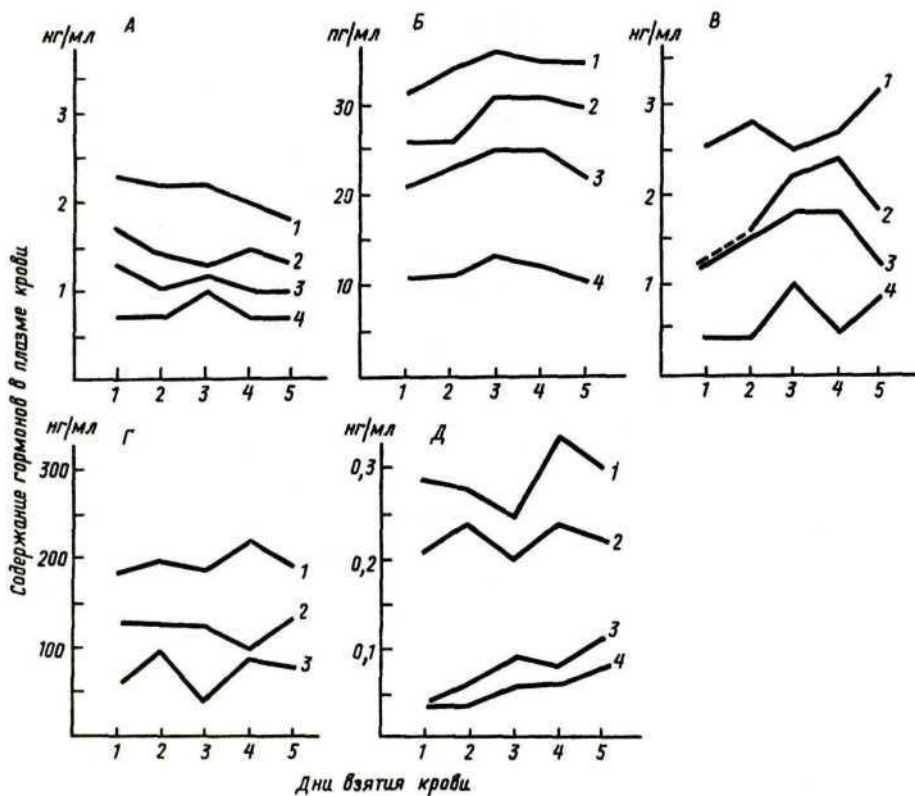


Рис. 59. Индивидуальный профиль по тестостерону (А), эстрадиолу (Б), СТГ (В), кортизолу (Г), прогестерону (Д) крови; 1—4 — разные испытуемые (по данным Е. П. Титовой, 1984)

вариантах: например, при высоком эстрадиоле уровень соматотропина был обычно понижен, а кортизола — повышен. По соотношению уровня экскреции 4 основных фракций 17-КС теоретически возможны 24 комбинации, однако на практике обычно преобладают 2—3 варианта, остальные чрезвычайно редки. Так, в одной из групп препубертатных девочек две основные формулы (110Н-Э-А-ДЭА и Э-110Н-А-ДЭА) охватывают 81% обследованных, а у молодых женщин три формулы (А-Э-110Н-ДЭА, А-110Н-Э-ДЭА и 1 ЮН-Э-А-ДЭА) — около 78%.

Одним из факторов стабилизации изменчивости могут быть межсистемные корреляции.

§ 3. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Соотношение морфологических и функциональных аспектов биологического статуса человека — один из центральных вопросов конституциологии, поскольку сама конституциональная концепция исходит из единства формы и функции.

Возможность и даже необходимость комплексного подхода к конституции человека обосновывается существованием общих факторов, определяющих целостность развивающегося, зрелого и стареющего организма;

такая позиция отражает интегративный принцип в изучении биологического статуса человека, в известной мере противостоящий современным редуccionистским тенденциям. В то же время немонотонность и нелинейность ряда корреляций, наличие компенсаторных элементов у признака, испытывающего многообразные воздействия, и особенно роль адаптивных сдвигов в более лабильных системах сравнительно с морфологическими объясняют слабость некоторых морфофункциональных связей и необходимость соблюдения определенных условий при организации конституциональных исследований. К их числу относятся: а) достаточно четкая наследственная основа признака; б) оптимальное соотношение его внутри- и межиндивидуальной изменчивости (более или менее устойчивый индивидуальный профиль при выраженной межиндивидуальной вариабельности); в) выделение наиболее контрастных (дискретных) вариантов, поскольку межсистемные корреляции лучше проявляются на крайних участках вариационных рядов или даже только в экстремальных ситуациях (стресс); г) поиск морфофункциональных ассоциаций, прежде всего в периоде развития, где они наиболее четко выражены.

Ныне уже собраны обширные материалы, относящиеся к разным популяциям, которые демонстрируют существование достаточно устойчивых морфофункциональных связей.

Так, многие функциональные и биохимические признаки более или менее отчетливо распределяются по координате макро-микросомии, т.е. в связи с изменчивостью тотальных размеров тела. Это: альбумины, кальция, калий, холестерин, глюкоза крови, азот, креатинин мочи, мочевины и мочевого кислоты, гемоглобин, количество эритроцитов, нейтрофилов, эозинофилов, АД, ЖЕЛ, надпочечниковые андрогены, соматотропин, инсулин и др. Обычно корреляции этих показателей с размерами тела невелики (0, 1-0,6), причем с весом тела они значительнее, чем с его длиной. Некоторые физиометрические признаки более определенно связаны с отдельными компонентами тела, например с мускульным (основной обмен, креатинин, креатинфосфокиназа, андрогены, гемоглобин, АД, количество эритроцитов, динамометрия кисти) или жировым (холестерин, триглицериды, сахар крови). Так, например, корреляция между тощей массой и калием тела порядка 0, 7-0,8; между мускульной массой плеча и креатинином — до 0,86 (Delwalde, Crenier, 1973; Trowbridge et al., 1982). Распределение таких показателей более отчетливо по координатам телосложения, определяющимся вариациями развития соответствующих компонентов сомы: астено-мезоморфной (экто-мезоморфной) и астено-пикноморфной (экто-эндоморфной). Установлены: увеличение общего белка и азота мочевины у юношей мускульного типа; минимальный уровень общего белка и максимальная активность щелочной фосфатазы у астеноморфов; повышенные уровни сахара и липидов крови у дигестивных подростков (Клиорин, 1979). Гиперхолестеринемия реже всего встречается у астеноморфов. На рис. 60 представлено распределение некоторых гормонов по основным координатам телосложения — астено-мезоморфной у мужчин и астено-пикноморфной у женщин — в зрелом пубертате.

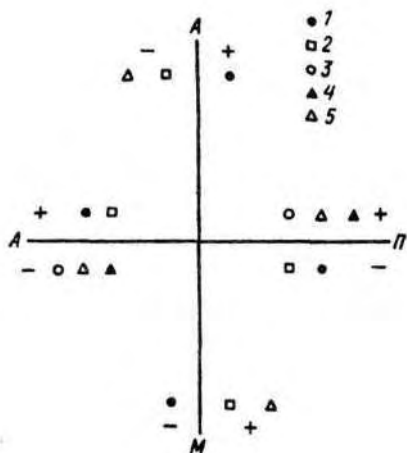


Рис. 60. Схема распределения гормональных показателей (плюс — относительно повышен, минус — относительно понижен) по координатам телосложения: астено-пикноморфной (A-Π) у женщин и астено-мезоморфной (A-M) у мужчин в зрелом пубертате; 1 — тироксин; 2 — СТГ; 3 — ИРИ, 4 — эстрогены; 5 — андрогены

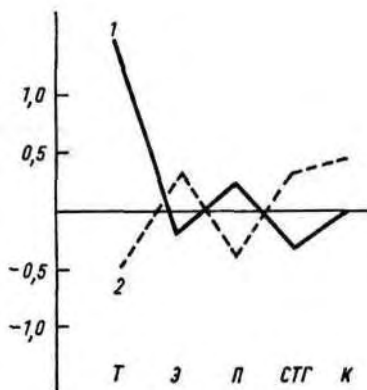


Рис. 61. Эндокринограммы эурисомов (1) и лептосомов (2) в пубертате мужчин (горизонтальная линия соответствует средним значениям гормонов, отклонения даны в долях сигмы); Т — тестостерон; Э — эстрадиол; Π — прогестерон; К — кортизол

Реальную эндокринную основу имеет и координата узко-ширококостности (лепто-эурисомии). Приведенные на рис. 61 эндокринограммы подростков — лепто- и эурисомов — почти противоположны по профилю. Анаболическому сдвигу в эндокринной формуле по этой координате соответствует и анаболический сдвиг в телосложении: параллельное повышение у эурисомов индекса тестостерон/кортизол и развития компонентов мезо-эндоморфии.

Один из важных методических вопросов: представляют ли усредненные эндокринограммы лишь некую формальную среднестатистическую зависимость или же они отражают реально существующую качественную биохимическую однородность конкретного конституционального варианта? На примере рассмотренной выше координаты лепто-эурисомии можно заключить, что «средняя» биотипологическая тенденция в подавляющем большинстве случаев достаточно четко реализуется и на индивидуальном уровне: повышение тестостерона наблюдалось у эурисомов в 89% всех случаев, а его понижение у лептосомов — в 76,5%. Другой пример соответствия профиля средней и индивидуальной эндокринограмм можно привести для подростков астеноидного типа (рис. 62).

Параллельная соизменчивость проявляется не только в крайних вариантах гормонального статуса: юноши торакального типа, близкого к среднему по соматическому развитию, имеют и наименее отклоняющиеся от средних биохимические и гормональные показатели (рис. 63); в этом случае также существует соответствие усредненной и индивидуальной эндокринных формул.

Все же значительная часть морфофункциональных ассоциаций наиболее определена в крайних вариантах, а некоторые корреляции обнаруживаются только в ситуации стресса. Так, показатели реактивности (АД,

оксигенация крови, основной обмен) распределяются по координате лепто-эурисомии у молодых мужчин лишь в стрессовой ситуации (Акинщикова, 1977).

Возвращаясь к приведенным выше примерам, можно сделать еще один существенный вывод. Он касается связи темпов индивидуального развития с биохимической индивидуальностью сформировавшегося организма. Действительно, как следует из рис. 60, относительно повышенный уровень андрогенизации (эстрогенизации) свойствен именно тем вариантам мужской (женской) конституции, в которых наиболее полно воплощены соматические признаки полового диморфизма. Это мезоморфный (мускульный, атлетический) тип у мужчин и эндоморфный (дигестивный, пикнический) — у женщин. Первое согласуется с данными английского исследователя Дж. Тэннера, обнаружившего положительную связь 17-КС с астено-мезоморфным (экто-мезоморфным) градиентом телосложения. С другой стороны, известно, что и темпы индивидуального развития в пубертатном периоде наиболее высокие именно у этих «типичных» вариантов мужского и женского телосложения.

Сходное распределение половых стероидов по некоторым универсальным координатам телосложения отмечалось и у негоминидных приматов. Так, в группе самок павианов гамадрилов повышенный уровень гормонов ассоциировался с эндоморфной и анаболической тенденциями в телосложении, — факт, объясняющийся универсальным характером влияния половых гормонов на ростовые процессы и дифференцировку сомы у узконосых приматов. Все эти данные являются подтверждением гипотез о связи эндокринных функций и телосложения, высказывавшихся еще в антропологической и эндокринологической литературе 20—30-х годов.

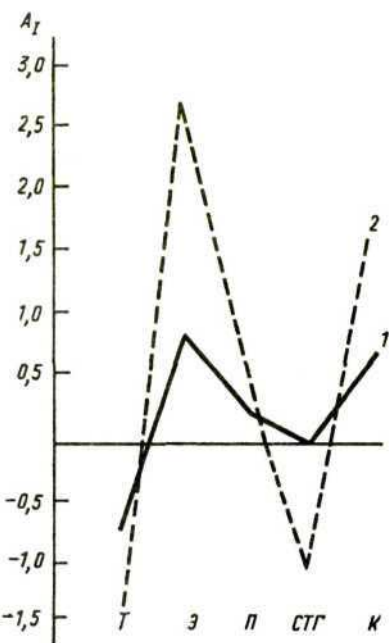


Рис. 62. Средняя (1) и индивидуальная (2) эндокринограммы у юношей астеноидного типа (А). Обозначения, как на рис. 61

нов ассоциировался с эндоморфной и анаболической тенденциями в телосложении, — факт, объясняющийся универсальным характером влияния половых гормонов на ростовые процессы и дифференцировку сомы у узконосых приматов. Все эти данные являются подтверждением гипотез о связи эндокринных функций и телосложения, высказывавшихся еще в антропологической и эндокринологической литературе 20—30-х годов.

Резюмируя сказанное выше о морфофункциональных взаимоотношениях, следует избегать обеих крайностей в их оценке: как недостаточно обоснованных попыток найти абсолютные морфологические корреляты функционального статуса, так и неверных утверждений о невозможности создания конституциональной типологии на комплексной морфофункциональной основе. Принципиальная возможность разработки такой типологии, прежде всего в периоде развития, может быть

подтверждена, в частности, результатами комплексных морфогормональных исследований, которые свидетельствуют о реальной гормональной основе («эндокринной формуле») конкретных морфофенотипов.

Большой теоретический и практический интерес представляет проблема соотношения морфофункционального статуса с индивидуальными иммунологическими особенностями, поскольку само определение общей конституции подразумевает индивидуальную реактивность организма в рамках видовой нормы реакций *H. sapiens*, в том числе общую и специфическую резистентность, а также индивидуальные вариации процессов иммуно- и антителогенеза. Есть сведения о различиях исходного уровня иммуноглобулинов и неодинаковой иммунологической реактивности у лиц разных типов конституции (Новиков, 1987; Сергеев, 1987); установлены эктомезоморфный и эндомезоморфный градиенты иммунного статуса у подростков юга России (Бутова, 1999).

Правомерно включение антигенных свойств организма в число важнейших функциональных показателей, как и попытки определить их взаимоотношения с другими системами конституциональных признаков. Это могут быть различные эритроцитарные, лейкоцитарные, тканевые изоантигены, особенно широко изученная в антропологии система групп крови *ABO*. Имеются данные о различной биологической приспособленности фенотипов *ABO* как вероятном результате взаимодействия селективных сил с полиморфизмом по этой системе.

Неоднократно предпринимавшиеся попытки сопоставления антигенных и морфологических признаков не дали однозначных результатов. В некоторых случаях установлены определенные ассоциации фенотипов различных систем групп крови (*ABO*, *MN*, *Rh-Hr* и др.) с антропометрическими и дерматоглифическими признаками, однако они не всегда совпадают в разных популяциях. Имеются, в частности, данные о связях компонентов эндо-мезоморфии (схема Хит-Картера) с фенотипами *ABO* (Колодченко, 1988); выявляются некоторые тенденции в распределении частот фенотипов *ABO* по соматотипам схемы Штефко—Островского, например минимальная частота фенотипа *B* и максимальное отношение 0: *B* у астеноидных лиц и противоположная картина у индивидов мускульного телосложения (Веренич, 1988).

Видимо, более определенные результаты получаются при сопоставлении факторов *ABO* и ряда физиологических и биохимических признаков (липиды плазмы, АД, гормоны). На рис. 64 представлено распределение

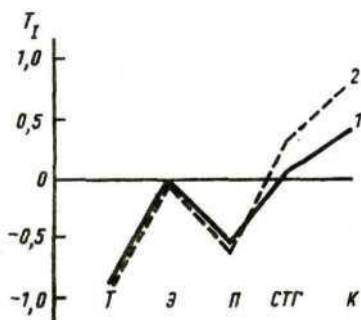


Рис. 63. Средняя (1) и индивидуальная (2) эндокринограммы у юношей торакального типа (7). Обозначения, как на рис. 61



Рис. 64. Распределение половых гормонов по фенотипам системы групп крови *ABO*, у мужчин (уровень фенотипа «O» принят за 100%)

тестостерона и эстрадиола крови по фенотипам системы групп крови *ABO* в нескольких группах молодых мужчин-доноров (русские Москвы и Ташкента, узбеки Ташкента). Во всех случаях наибольшая дифференциация гормональных показателей существует между фенотипами *O* и *B*. Хотя этот результат соответствует представлению о тесных взаимоотношениях эндокринной и иммунной систем, как и приведенным выше данным о распределении соотношения *O: B* между астеноидным (с пониженным уровнем) и мускульным (с повышенным уровнем) половых стероидов типами, было бы, по-видимому, преждевременным безоговорочно распространять его на другие популяции.

Таким образом, подводя итог рассмотренным выше сведениям о межсистемных ассоциациях, можно сделать заключение, что конституциональные типы различаются по многим физиологическим и биохимическим показателям, т.е. различия в строении и составе тела связаны с физиологическими и биохимическими особенностями.

§ 4. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ

Исследование психофизиологических и психологических параметров конституциональных типов концентрируется в основном вокруг типологических показателей нервной системы и признаков темперамента. В значительно меньшей степени затрагивается сфера интеллекта, хотя есть данные о связи интенсивности интеллектуальной деятельности с процессами метаболизма.

Первостепенный интерес представляет изучение в конституциональном аспекте характера фенотипических поведенческих реакций. По данным исследования рабочих Новосибирска, строителей БАМа и некоренных жителей Заполярья, на основании характера реагирования выделены три конституциональных варианта (два контрастных и один промежуточный), различающихся по биохимическому профилю, иммунному статусу, заболеваемости. Так называемые «спринтеры», проявляющие хорошую переносимость сильных кратковременных раздражителей по сравнению со «стайерами», обладающими повышенной устойчивостью к хроническим нагрузкам слабой и средней интенсивности, характеризуются более высоким уровнем липидов и значительно большей концентрацией глюкозы в крови после физической нагрузки, тогда как у «стайеров» она мало изменена (Казначеев, 1983). Типы адаптивного реагирования выделены и по другим показателям, например по состоянию сердечно-сосудистой системы и гемодинамики.

Роль нервной системы, прежде всего ЦНС, в регуляции биохимических процессов в организме несомненна: тип высшей нервной деятельности человека и психическая индивидуальность связаны с его биохимической индивидуальностью уже в силу обратного влияния биохимических процессов на состояние ЦНС в норме и патологии. Выше указывалось, что интенсивность интеллектуальной деятельности, по-видимому, связана с процессами метаболизма; активированность как синтетическая характеристика нервной системы ассоциируется, с одной стороны, с

уровнем энергетического обмена организма, а с другой — с некоторыми личностными и интеллектуальными показателями (Одеришев, 1975; Акинщикова, 1977). Но взаимоотношения свойств нервной системы и особенностей поведения человека очень сложны.

Значительный интерес представляет сфера ассоциаций особенностей эндокринной конституции с индивидуальными чертами психики, изучающихся преимущественно в патологии. Как известно, поведение животных в значительной степени зависит от эндокринного статуса. Так, в стаде павианов гамадрилов уровень гормонов был связан с иерархическим положением животного: например, уровень надпочечниковых гормонов (кортизола) у доминанта был ниже, чем у подчиненных особей. В отличие от поведения животных поведение здорового человека как социального существа не детерминируется и не регламентируется эндокринными воздействиями; роль последних сводится в основном к влиянию на развитие нервной системы на ранних этапах онтогенеза (половая дифференцировка гипоталамуса, синаптогенез и др.), а также к временному изменению активности некоторых структур мозга. Мозг человека — это не только орган-мишень для гормональных воздействий, но и продуцент нейрогормонов, например рилизинг-факторов, влияющих на память и эмоции. Однако из этого не следует, что нейроэндокринный статус не влияет на окраску нашего поведения.

Имеются лишь немногие данные о связи свойств темперамента (реактивность, чувствительность, эмоциональность) с индивидуальными различиями эндокринного статуса. Например, сообщается о достоверном повышении тестостерона у женщин «вспыльчивого типа», сравнительно со «спокойным» или у мужчин с агрессивным поведением (Ehlers et al., 1981; Шульга, 1988). Возможно, что и половой диморфизм в некоторых психологических характеристиках человека (большая эмоциональность женщин, большая склонность мужчин к логическому и абстрактному мышлению) частично опосредован половыми гормонами, хотя, разумеется, их влияние несоизмеримо с ролью межличностных отношений и социальных воздействий. Половые стероиды вызывают изменения в основном в таламической и гипоталамической областях мозга и контролируют активность в экстрапирамидной, септальной и лимбической областях, являясь возможным нейрорегулятором (Steiner, 1987). На поведение человека влияют и другие гормоны: катехоламины (особенно соотношение адреналина и норадреналина), кинины, пептиды, биогенные амины, эндорфины и энкефалины. Показано, что в условиях напряженной деятельности гормональный статус человека закономерно связан с его индивидуально-типологическими и индивидуально-психологическими особенностями (Делеу, 1988). В патологии роль нейроэндокринного статуса в окраске поведения наиболее рельефна. Так, в уникальных клинических наблюдениях с переменой пола, описанных А. И. Белкиным (1981), выясняется большая роль половых гормонов в определении даже таких особенностей психики, как чувства бесстрашия, сострадания, яркость эмоциональных восприятий, устойчивость к разным видам стресса.

Наиболее ранним и традиционным аспектом конституциональных психологических исследований является сопоставление особенностей психологической и морфологической конституции. Обычно используются индивидуально-типологические характеристики нервной системы и темперамента. Специфические трудности состоят в отсутствии вполне адекватных методов и тестов для определения силы и подвижности нервных процессов без учета приобретенных особенностей условнорефлекторной деятельности, так что даже при использовании такого свойства, как темперамент, в значительной степени освещаются не врожденные, а приобретенные свойства. Следует также иметь в виду, что темперамент отнюдь не характеризует содержательную сторону личности — взгляды, убеждения, мировоззрение.

Из числа конституциональных схем, построенных на комплексной основе, с учетом телосложения и особенностей темперамента, наибольшую известность получили типологии Э. Кречмера и У. Шелдона.

Согласно концепции Кречмера, шизотимия (подразумеваются такие свойства, как скрытность, сдержанность, неконтактность, интроверсия и т.д.) ассоциируется с астенормфией (лептоморфией), тогда как циклотимия (общительность, контактность, экстраверсия и др.) — с пикноморфией; с атлетизмом, согласно Кречмеру, связана «иксотимия» (греч. *ixos* — тягучий), до некоторой степени воспроизводящая черты флегматика. Типы темперамента в значительной степени определяются гуморальным статусом, что и обуславливает их корреляцию со строением тела. Эта связь, видимо, отчетливее в клинике, но даже и в пределах «чистой» патологии есть определенные расхождения в литературных данных. Вообще конституциональные особенности телосложения проявляют свою ассоциативность по отношению лишь к определенным формам психопатий (Лыткин, Нечипоренко, 1987). Все же в большей части исследований подтверждается преобладание вытянутого телосложения среди больных шизофренией и округлого типа — при циркулярном психозе. Возможно, что некоторая противоречивость результатов отчасти обусловлена вариациями возрастного состава различных обследованных групп, так как шизофрения проявляется сравнительно рано, тогда как компонент эндоморфии усиливается с возрастом.

В схеме Шелдона выделено 60 показателей темперамента, объединенных в три варианта: из них висцеротония и церебротония более или менее соответствуют цикло- и шизотимии схемы Кречмера; третий вариант — соматотония — включает такие черты, как энергичность, склонность к риску, храбрость, уверенность в осанке и др. Сам Шелдон определил очень высокие корреляции (порядка +0,8) между балльными оценками компонентов телосложения и темперамента: висцеротония — эндоморфия, соматотония — мезоморфия и церебротония — эктоморфия. Однако проверка этих связей другими исследователями не привела к однозначным результатам. Вероятно, это частично может объясняться тем, что Кречмер и Шелдон причисляли к врожденным, соматически обусловленным психическим чертам личности и такие, которые в значительной мере или даже полностью определяются социальной средой.

Создатель генетической теории типов К. Конрад исходил из принципа биполярности всех явлений: двум основным морфологическим типам его схемы (лепто-пикноморфы), которые оценивались по пропорциям тела как «пропульсивный» и «консервативный», соответствовали «взрослые» (шизотимия) и «детские» (циклотимия) психические характеристики, определяющиеся, как и пропорции, уровнем, достигнутым в индивидуальном развитии.

Основным недостатком этих и некоторых других психофизических схем являются их статичность и известный «соматический фатализм», поскольку игнорируется или недооценивается роль среды и социальных условий в формировании психики, развитие межсистемных ассоциаций в онтогенезе.

Все же ряд авторов приходят к заключению, что существует косвенная «много-многозначная зависимость» свойств личности от свойств темперамента и свойств темперамента от свойств морфотипа (Белоус, 1984).

Некоторые из полученных ассоциаций психофизиологических свойств (контактность, активность, эмоциональность и др.) с телосложением подтвердились при выделении лишь динамической стороны психики, обусловленной прежде всего генетически, тогда как ее содержательная сторона определяется социальной программой. Обнаружена слабая положительная связь абсолютной чувствительности (пороговые характеристики зрительной, слуховой, кожной чувствительности) с жировой координатой и более выраженная отрицательная — с костно-мышечной (Русалов, 1967). Исследования подростков мужского пола также показали различия пороговой чувствительности у представителей разных типов конституции, например ассоциацию повышенной вкусовой чувствительности с астеноидным, а пониженной — с мускульным типом (Клиорин, 1979). Интересные результаты были получены и при изучении восприятия звуков речи («индивидуальное видение») у представителей различных морфотипов (на примере русского языка). Телосложение оказалось в какой-то мере связанным с восприятием фоном и характером образования звуко-цветовых ассоциаций (Воронов и др., 1987).

Следует подчеркнуть, что выявленные зависимости являются прежде всего структурными и не дают достаточной информации о причинно-следственных взаимоотношениях. Имеются пока лишь гипотезы, объясняющие эти взаимоотношения действием плейотропных или тесно сцепленных генов, а также влиянием социальных воздействий на ранних этапах развития. Предполагается, что гены, контролирующие телосложение, контролируют и развитие нейроэндокринной системы, от которой зависят особенности темперамента. До некоторой степени это подтверждается сходством монозигот одновременно по морфологическому и гормональному статусу (Е. Б. Савостьянова). Общеизвестны также факты профессионального предпочтения у лиц с разным телосложением, что, видимо, может свидетельствовать и об определенных свойствах темперамента (например, связь мезоморфии с военной профессией). К этому необходимо добавить, что ни типология нервной системы, ни свойства темперамента не дают никаких оснований для предпочтения каких-либо одних из них

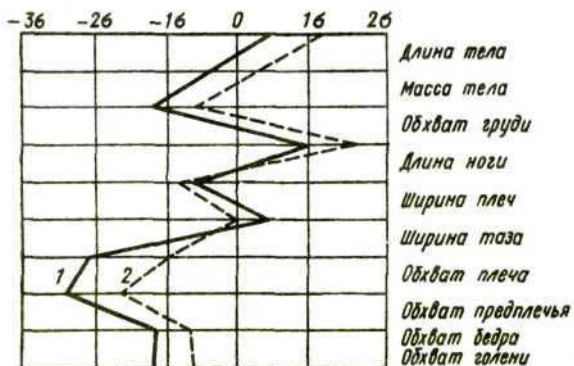


Рис. 65. Профильная морфограмма двух групп мужчин с синдромом Клайнфельтера (по данным Т.А. Благовещенской, 1975)

другим, подобно тому как сбалансированы и дополняют друг друга и психологические особенности лиц разного пола.

Наиболее четко выступает сопряженность морфологических, функциональных и психологических конституциональных характеристик в случаях грубой патологии, например при аномалиях половых хромосом. При синдроме Клайнфельтера (XXY) одновременно наблюдаются: гинекоморфные тенденции в телосложении (повышение тазо-плечевого индекса; ослабление развития мускульного компонента и усиление жирового; женский тип топографии подкожного жиротложения) и увеличение отношения эстрадиол/тестостерон; иногда отмечалось снижение способности к абстрактно-логическому мышлению и т.д. (рис. 65).

§ 5. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КОНСТИТУЦИИ

В основе конституции лежат прежде всего наследственные факторы, поскольку сама «норма реакции» определяется генотипом. Крайняя точка зрения об исключительной роли наследственности нашла отражение в формуле конституции как «соматического фатума» организма (Тандлер), приравнивании конституции к генотипу. Однако уникальный генетический потенциал каждого человека составляет лишь возможности развития, реализуясь во взаимодействии с подходящими условиями внешней среды, т.е. всей совокупностью негенетических факторов, влияющих на организм. Высказывалось предположение (Е.Ф. Давиденкова и др.) о роли количественной изменчивости гетерохроматина в определении индивидуального фенотипа и конституции; количество Q-гетерохроматина рассматривается в качестве конституционального признака, тесно связанного со способностью к адаптации (Ибраимов, 1988). Существуют данные о высокой индивидуализации и даже уникальности характера расположения нуклеотидов некоторых участков ДНК человека — так называемых интронов. Речь идет о минисателлитных ДНК, варианты наборов которых различаются у разных людей и фактически уникальны для каждого индивида («генная дактилоскопия»).

В литературе есть сведения, что монозиготные близнецы (с идентичным генотипом) обычно имеют одинаковое или сходное телосложение. По результатам изучения близнецовым методом нескольких выборок русских и украинцев, показатель Хольцингера для соматотипов в целом колеблется в пределах 0,7—0,9. Компоненты тела в отдельности имеют менее жесткую наследственную обусловленность ($H = 0,5 - 0,8$, по данным разных исследователей), наибольшая ее степень установлена для мезоморфии и ее биохимического эквивалента — показателя креатининурии. На основе генеалогического метода получены значения суммарного генетического эффекта для основных компонентов (эндо-мезо-экторморфии) порядка 0,40-0,50. О роли наследственного фактора косвенно свидетельствует и существование достоверных различий по ряду дерматоглифических признаков у дискретных соматотипов. Наблюдения над чистыми линиями у млекопитающих также позволили в ряде случаев отметить у них четкие различия в пропорциях и развитии компонентов сомы.

Но наследственная природа конституциональных признаков все еще слабо изучена; большинство количественных показателей имеет полигенную и мультифакториальную основу (длина и масса тела, телосложение и др.), а с другой стороны, ген в силу плейотропности может влиять на многие признаки.

Показатели функциональной конституции обычно также обнаруживают значительную степень наследственной обусловленности: особенности метаболизма в целом, активность ряда ферментов, протеинограмма, особенно альбумины и α_1 -глобулины, некоторые классы иммуноглобулинов, количественная секреция многих гормонов (половые стероиды, глюкокортикоиды, тироксин и др.), холестерин, АД, некоторые параметры ЭЭГ, ряд типологических особенностей нервной системы (сила, лабильность и др.). Показано, что функции филогенетически более поздних образований нервной системы имеют большую паратипическую компоненту сравнительно с функциями более древних структур. Велико значение генотипического фактора в детерминации некоторых параметров ЭЭГ, но у тех из них, которые связаны с функциями специфически человеческих образований, большую роль играют паратипические факторы. По-видимому, ЭЭГ левой височной области, непосредственно связанной с осуществлением речевых функций, более подвержена средовым влияниям, испытываемым в онтогенезе, сравнительно с правой (Мешкова, 1978).

Что касается признаков психической конституции, то они, как правило, менее жестко обусловлены генетически, чем телосложение и биохимические показатели. Монозиготные близнецы четко дифференцируются как личности даже в одинаковых условиях существования. Полиморфизм по психологическим признакам наибольший по сравнению с психофизиологическими и морфологическими. Высказывается предположение, что поведение человека детерминировано генетически лишь примерно на 10%, тогда как остальные 90% обусловлены психологическим окружением (Hutchinson, 1981).

Разумеется, в принципе можно говорить вообще лишь о степени наследственной обусловленности, так как почти все конституциональные признаки так или иначе испытывают влияние средовых факторов. Величина и форма тела зависят и от условий среды и могут рассматриваться в некоторых случаях даже как некий «символ» социального статуса: известна связь образа жизни с частотой избыточного веса, АД, липадией, холестеринемией, гемоглобином, гематокритом, ЖЕЛ и др.; установлено влияние совместного проживания на сходство членов семьи в показателях энергетического расхода, содержания в крови и моче витаминов А и С, липидов и т.д.

МЕДИЦИНСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Взаимоотношение типов конституции с предрасположенностью к определенным заболеваниям является лишь частью более общей проблемы корреляций между особенностями морфофункциональной организации человека и реактивностью, а также резистентностью организма к факторам стресса вообще, т.е. учения о «норме реакции» организма. Разные варианты нормы в определенной мере отражают и разные типы адаптации, последние могут изучаться как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях. По-видимому, конституциональная гетерогенность популяции может рассматриваться даже как маркер степени напряжения, испытываемого ею со стороны внешней среды (Казначеев, 1985). Поэтому представляется целесообразным рассмотреть в рамках единой главы медицинские и экологические аспекты изучения конституции человека.

§ 1. МЕДИЦИНСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ

Само зарождение конституциональной концепции тесно связано со становлением клинической медицины, возникшей в Древней Греции в период ее культурного расцвета. Повышение ценности человеческой жизни повлекло за собой перенос центра внимания на индивидуальные особенности больного человека и предпосылки возникновения болезней. Еще Гиппократ выделял «сильную» и «слабую», «хорошую» и «плохую» конституции. Труды классиков античной медицины содержат немало наблюдений о связи особенностей строения тела с определенными функциональными состояниями и предрасположенностью к некоторым заболеваниям, как, например, пониженная резистентность к чахотке у лиц с чертами астенического телосложения (крыловидные лопатки, вялость мышц, слабый волосяной покров и др.). В ряде случаев у детей выявляются вполне отчетливые сочетания конституциональных «аномалий» с предрасположенностью к некоторым заболеваниям (лимфатический, экссудативный, нервно-артритический диатезы); эти конституциональные варианты получили в педиатрии клиническое значение. При диагностике наследственных и хромосомных болезней и эндокринопатий разной этиологии достаточно широко используются и антропометрические признаки — длина и вес тела, относительная длина ног, разрез глаз, складка века (эпикантус), межглазничный индекс, форма уха, нёба и др. Концепция «предрасположенности» лежит и в основе выделения крайних вариантов морфофункциональной организации в нормальных популяциях человека, поскольку отмеченные в них сдвиги могут иметь значение в этногенезе некоторых болезней. Таким образом, конституциональная типология может иметь диагностическое и прогностическое значение.

К настоящему времени уже накопилось огромное количество наблюдений и сведений о частоте заболеваемости людей с разной морфологической,

функциональной или антигенной конституцией. Неоднократно отмечалась тенденция к повышенной заболеваемости туберкулезом лиц с вытянутым телосложением, пониженной массой тела: при одинаковой частоте инфицированности заболеваемость лиц с пониженным весом значительно выше, чем с избыточным. Имеются данные и о роли генетического фактора (близнецовый метод) в иммунитете к таким заболеваниям, как туберкулез. У представителей лептосомного типа отмечаются также повышенная возбудимость и реактивность, увеличение частоты невротозов, гастрита, язвы желудка и двенадцатиперстной кишки, вегетативной дистонии, гипотонии и др. Это согласуется и со сведениями о роли наследственности в предрасположенности к язвенной болезни, полученными в близнецовых и внутрисемейных обследованиях, а также методом ассоциаций с генетическими маркерами. Напротив, в этиологии инфарктов чаще наблюдается избыточная относительно длины масса тела. Предрасположенность эндоморфов к ожирению особенно четко проявляется в условиях благоприятствующих возникновению избыточного веса тела. В свою очередь повышенное развитие жирового компонента и особенности топографии подкожного жираотложения являются факторами риска в отношении ряда важных заболеваний, как, например, сахарный диабет, атеросклероз, гипертония. Так, инсулинонезависимый сахарный диабет многими исследователями связывается с «конституциональным» ожирением и центрипетальным типом жираотложения, при котором жир сконцентрирован главным образом на туловище, преимущественно в верхней его части. При обследовании представительного контингента женщин 20—40 лет примерно у половины группы выявлен андройдный (верхний) тип жираотложения, причем во всех случаях у таких лиц была нарушена толерантность к глюкозе. При гиноидном (нижнем) типе эти показатели были в норме (Ефимов и др., 1987). У большинства мужчин с подагрой преобладает эндоморфный компонент сравнительно с контролем (Kadanoff, 1983). Дети дигестивного типа характеризуются пониженной резистентностью к хроническому тонзиллиту, аллергии, гнойничковым заболеваниям кожи, склонностью к гипертрофии лимфатической ткани, гипертонии. Многими авторами отмечалось, что в периоде развития обращаемость к врачам детей крайних вариантов телосложения несколько выше, чем среднего типа.

Среди признаков функциональной и биохимической конституции первостепенное значение имеют спектр липидов крови, уровень холестерина, соотношение холестерина липидов высокой и низкой плотности, индекс эстрадиол/тестостерон, содержание некоторых микроэлементов и др. Сдвиги в этих показателях могут ассоциироваться с повышенной частотой ишемической болезни сердца, атеросклероза и других заболеваний.

Определенную роль играют и антигенные факторы — принадлежность к конкретным фенотипам различных систем эритроцитарных изоантигенов или системы гистосовместимости. Выше уже упоминалось, что, по данным, полученным в некоторых, преимущественно европейских популяциях, фенотип «0» оказывается фактором антириска по отношению к ряду возрастных заболеваний. Вместе с тем величина и даже знак связи конкретного фенотипа с частотой того или иного заболевания может

различаться в разных популяциях, а сама картина мирового распределения частот групп крови *AB0* зависит от многих не только биологических, но и географических и социально-экономических факторов. Неоднозначны данные даже по половым признакам: в московской популяции, например, повышение частоты фенотипа *0* по отношению к *A* отчетливо у геронтов и долгожителей женского, но не мужского пола. Отмечается, что в разных группах человечества нередко проявляется неодинаковая связь с заболеваниями антигенов *HLA*.

В целом, видимо, можно говорить о наличии в некоторых случаях ассоциаций конкретных нозологических форм с особенностями соматического и в еще большей степени физиологического и биохимического статуса, как, например, неоднократно отмечавшаяся, но также не универсальная связь повышенного уровня холестерина с фенотипами *A* и *AB*. Природа этой связи неясна; согласно одному из высказывавшихся предположений, телосложение является фенотипическим выражением генного комплекса, воздействующего на пенетрантность и экспрессивность отдельных генов, определяющих «предрасположение» к тем или иным заболеваниям. Но это только одна из возможных гипотез, и науке еще предстоит раскрыть сущность явлений конституционального иммунитета. При этом в норме не существует «хороших» и «плохих» конституций: каждая из них имеет свои сильные и слабые стороны, выступающие в конкретных условиях среды. В целом же полиморфизм биологической организации способствует повышению жизнестойкости всего вида *H. sapiens*. Поскольку у человека физическое и психическое здоровье в значительной мере обусловлено социальной средой, последняя может основательно нивелировать проявления «конституционального предрасположения» и влияния селективного фактора между разными конституциями и в пределах каждой из конституций.

§ 2. ПОНЯТИЕ О ФИЗИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ («САНИТАРНАЯ КОНСТИТУЦИЯ»)

В изучении здоровья человека определенную роль играет учение о физическом развитии, являющееся одним из наиболее рано оформившихся самостоятельных направлений физической антропологии. Его первоначальная разработка в отечественной науке тесно связана с именами В. В. Бунака (1940) и П. Н. Башкирова (1962). В современной антропологии под физическим развитием понимают комплекс морфофункциональных свойств организма, определяющий запас его физических сил, меру дееспособности, а также сам процесс формирования основных морфофункциональных (прежде всего соматических) показателей, который можно попытаться контролировать в целях оптимизации физического развития.

В основу характеристики физического развития обычно кладутся признаки, определяющие «структурно-механические» свойства организма: длина и вес тела, обхват грудной клетки. Для их оценки используются следующие основные методы.

1. Метод индексов (указателей) физического развития, выражающих при посредстве априорных математических формул соотношения отдельных соматометрических признаков. Это самый старый и традиционный способ оценки физического развития; за полтора столетия было предложено и обсуждалось уже несколько десятков различных индексов, и

постоянно предпринимаются новые попытки отразить функциональные возможности индивида при помощи минимального числа показателей.

Примеры наиболее распространенных указателей

Индекс Брока: $I = P - (L - 100)$; среди модификаций, предложенных для его уточнения, следует отметить формулы, разработанные соответственно для мужчин и женщин: оптимальный вес = $A - 1/5(A - 52)$ и $A - 2/5(A - 52)$, где L — длина тела (см); P — вес тела (кг); A — вес тела по формуле Брока.

Индекс Пинье: $I = L - (P+T)$, где T — обхват грудной клетки (см).

Для мужчин 20-25 лет значение индекса меньше 10 оценивается как очень высокое физическое развитие; 21—25 — среднее; 31 и больше — очень слабое.

Весоростовые индексы Рорера ($I = \frac{P}{L^3} \cdot 100$) и **Кетле** ($I = \frac{P}{L^2} \cdot 100$). Осо-

бое распространение получил первый, средние значения которого достигают 1,20 (мужчины) и 1,40 (женщины), индивидуально: 0,85 (астеники) — 2,68 (борцы).

Для определения «оптимального», или «идеального», веса тела предложено много различных формул, например формула Лоренца: $P = (B - 100) - (B - 150) : 4$, где P — вес тела, кг, B — длина тела, см.

Простота и наглядность составляют преимущество метода и объясняют его широкое применение, несмотря на очевидные недостатки — приближительность и априорность математических расчетов, игнорирование гетерохронии и гетероморфии роста.

2. Метод средних квадратических (нормированных) отклонений с последующим построением таблиц, номограмм или морфограмм (графиков) индивидуального или группового профиля (рис. 66). Вариационный ряд признака разбивается на основании квадратического отклонения (σ) на категории. Обычно используются классы: среднее развитие признака ($M \pm \sigma$), выше среднего: $> M + \sigma < M + 2\sigma$, высокое: $> M + 2\sigma$, ниже среднего: $< M - \sigma$, низкое: $< M - 2\sigma^*$. Оценка соматического развития производится на фоне длины тела. В периоде развития используется и метод построения морфограмм на основе процентного отношения достигнутого в данном возрасте уровня развития признака к дефинитивному, за который принимается его состояние в 18—20 лет.

3. Индекс процентного распределения с разделением вариационного ряда признака на «сферы», в которые попадают 3, 10, 25, 50, 75, 90 и 97% всех случаев (иногда число сфер уменьшено)**. Признак физического развития в данном возрасте оценивается величиной перцентильного статуса — $P_{..}$. Так, например, P_3 означает очень малую длину тела, ниже которой она встречается только у 3% индивидов, а P_{97} , напротив, очень высокую, которую превосходит всего 3% обследованных. Для московских подростков 15 лет, обследованных в 80-е годы, длина тела 160 см

* Для признаков с выраженной асимметрией распределения (масса тела и др.) предложено использовать в качестве верхней границы «средней нормы» $M + 2\sigma$ (Ямпольская, 1989).

** Границы условной нормы могут колебаться; обычно это $P_3 - P_{97}$ или $P_{10} - P_{90}$ иногда $P_5 - P_{95}$.

соответствует P_{50} — для девочек и P_{25} — для мальчиков, а 170 см — соответственно P_{90} и P_{50} (Миклашевская и др., 1988) (рис. 67).

4. Метод корреляций с построением шкал регрессии и нормативных таблиц, основанный на учете взаимосвязей оцениваемых признаков, получил наиболее широкое распространение в антропологии. В простейшем случае при использовании только трех основных признаков физического развития длина тела принимается за независимый признак, мерой его изменчивости является итоговая сигма, на основе которой выделяются категории признака (высокая, выше средней, средняя, ниже средней и низкая); обхват груди рассматривается в зависимости от длины тела, и для его рубрикации применяется уже частная сигма; наконец, масса тела оценивается в зависимости от двух первых признаков с использованием сигмы множественной регрессии. Этот метод также не вполне свободен от недостатков, к числу которых относятся неустойчивость коэффициентов корреляции, асимметричность распределения некоторых признаков, непрямолинейность связей и др. Нормативные таблицы строятся применительно к конкретным популяциям и систематически обновляются, так как признаки физического развития подвержены влиянию многочисленных эндо- и экзогенных факторов и испытывают постоянные колебания.

Значительно реже используются такие способы оценки физического развития, как метод совокупного сочетания признаков по эмпирическим данным о частоте их сочетаний, или метод главных компонент.

Разумеется, оценка физического развития не исчерпывается перечисленными тремя основными его показателями, так как положение, что

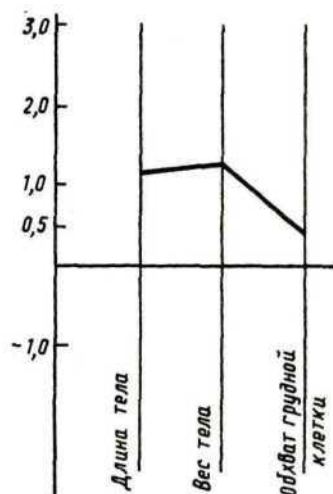


Рис. 66. Индивидуальный профиль физического развития акселерированного подростка 15 лет

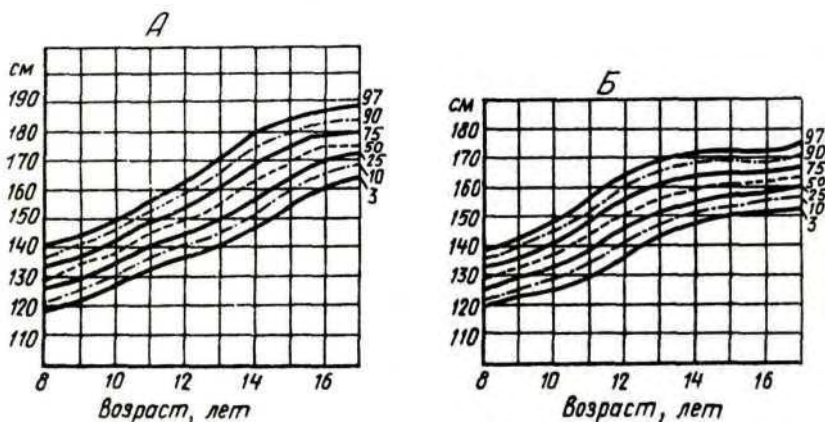


Рис. 67. Перцентильные графические стандарты длины тела русских мальчиков (А) и девочек (Б) (Миклашевская и др., 1988)

силовые свойства организма определяются (при прочих равных условиях) повышенной плотностью и массивностью и пониженной линейностью, правильно лишь в самом первом приближении. Большое значение имеют оценки уровня метаболизма, соотношения активного и неактивного компонентов массы тела, особенностей нейроэндокринной, сердечно-сосудистой, дыхательной систем, тонуса скелетной мускулатуры, динамометрических показателей и др. Для периода развития следует принимать во внимание и биологический возраст.

В литературе имеются многочисленные сведения о наличии определенных ассоциаций между физиологическими показателями (сила, выносливость, возбудимость нервно-мышечного аппарата кисти, спортивная работоспособность и др.) и соматическим статусом. Так, установлены коэффициенты корреляции порядка 0,5–0,8 между весом тела и обхватом грудной клетки, с одной стороны, и результатами, полученными при бросании ядра и поднятии тяжестей, — с другой; особенно отчетливы эти связи в периоде развития. У подростков 14–15 лет обнаружены корреляции порядка 0,6–0,8 между основными соматометрическими признаками и мышечной силой; у детей младшего школьного возраста определена достоверная связь между уровнем физического развития и общей физической работоспособностью. Особое значение приобретает изучение показателей выносливости, силы и работоспособности при акселерации развития, а также сопоставление морфофункциональных показателей физического развития и дееспособности у лиц с разными типами конституции. Так, «нормальное» физическое развитие преобладало у московских школьников мышечного и торакального типов (по схеме Штефко-Островского), очень редко оно встречалось у астеноидов, у которых максимальным был дефицит веса тела. Напротив, у мальчиков и девочек дигестивной конституции он вовсе не встретился, у них гораздо чаще по сравнению с другими типами телосложения наблюдалось избыточное жировое отложение. Функциональное состояние сердечно-сосудистой системы (АД, частота пульса) снова чаще соответствовало среднему у лиц мускульного и торакального типов, у которых и уровень физической работоспособности был, как правило, значительно выше, чем при дигестивном телосложении (Ямпольская и др., 1988).

Связь показателей физического развития и здоровья достаточно отчетлива в раннем постнатальном онтогенезе. Так, в периоде нейтрального детства, особенно от рождения до трех лет, коэффициент здоровья достоверно связан с физическим развитием. Дети 8–11 лет без функциональных отклонений гораздо чаще встречаются при нормальном физическом развитии, чем при избыточном или недостаточном весе тела (Ананьева, Ямпольская, 1985). Картина взаимоотношений физического развития и здоровья у взрослых людей более сложна. Но во всяком случае представляется очевидной необходимость сохранения оптимального для каждого человека веса тела как необходимой предпосылки здоровья. Физическая деятельность рассматривается в качестве важнейшего фактора, влияющего на улучшение соматометрических (антропометрических) характеристик: уменьшение массы тела за счет ее жирового компонента ведет к оптимизации функциональных показателей.

Одной из основных задач возрастной и спортивной антропологии является изучение влияния различных форм физической активности на физическое развитие и соматические особенности как представителей различных спортивных специализаций, так и — в более широком смысле — на морфофункциональный статус подрастающего поколения вообще («кинантропометрия»), а также мониторинг за развитием детей и подростков в различных, в том числе экстремальных, экологических условиях.

§ 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНСТИТУЦИИ

Экологические аспекты в исследованиях по физической антропологии начали интенсивно развиваться в 50-60-х годах. Процесс «экологизации» антропологии следует рассматривать в связи с общими тенденциями к развитию экологических подходов в биологии и становлением экологии человека как самостоятельной науки, успехи которой связаны прежде всего с анализом факторов, обуславливающих высокий полиморфизм вида *H. sapiens*. Особую актуальность проблемы экологии приобрели в связи с научно-технической революцией, все возрастающим влиянием антропогенного фактора на живую природу, а следовательно, и на самого человека. Экология человека оценивает и обобщает положение и место человека в меняющихся условиях окружающей среды, характер и направление испытываемых им изменений. Большую роль в становлении этих исследований сыграли труды академика В. И. Вернадского и его концепция ноосферы как нового состояния биосферы, при котором разумная деятельность человека становится определяющим фактором ее развития. По существу это идея целостности человека и природы, одним из основных аспектов которой является проблема адаптации.

Адаптация (позднелат. «*adaptatio*») — приспособление, приспособляемость) — это совокупность морфофункциональных, поведенческих и других особенностей данного вида, обеспечивающих возможность специфического образа жизни в конкретных условиях среды. Адаптация есть свойство вида *H. sapiens*, как и любого другого, продукт эволюции, проявляющийся в пределах типичной видовой нормы реакций. Назначение адаптации — сохранение биологического гомеостаза, т.е. совокупности устойчивых состояний, поддерживаемых в организме. Он обеспечивается выработавшимся в процессе эволюции механизмом саморегуляции на основе интегрирующей и регулирующей роли нейроэндокринной системы. Существует тенденция к устойчивости диапазона изменений различных признаков, при этом их средние или близкие к средним значения обычно соответствуют наиболее благоприятному выражению в фенотипе. У видов с высоким полиморфизмом, к числу которых принадлежит, бесспорно, *H. sapiens*, адаптация возникала в ходе экологической дифференциации под воздействием дизруптивного и стабилизирующего отбора, выступающих в диалектическом единстве.

Под адаптацией понимается, следовательно, и сам процесс выработки приспособлений или привыкания к конкретным условиям среды. Помимо адаптации, в физиологии и медицине используется также термин «акклиматизация» как приспособление, привыкание живых организмов к новым, прежде всего климатическим факторам. В литературе существует

известная пестрота терминологии, но обычно адаптацию считают более широким понятием, чем акклиматизацию, которая рассматривается как ее частное проявление.

Адаптация человека специфична, как и вся его биология. Специфика эта прежде всего в том, что адаптация выражается в сохранении не только биологических (показатели энергетического обмена, воспроизводимости и др.), но и социальных функций, оптимума биологической и общественно полезной деятельности. Поэтому основным критерием эффективности адаптации человека является его биосоциальное благополучие, сохранение полноценной трудоспособности.

Другая типичная черта адаптации человеческих популяций — активное участие и все возрастающая роль сознания и социальных факторов. Человек связан с природой не непосредственно, как животное, а опосредованно — через труд и общество, не пассивно, а активно. Благодаря этому активному воздействию на природу и созданию эффективных средств социальной защиты от неблагоприятных экологических факторов человечество сумело адаптироваться во всех климатогеографических зонах земного шара, включая районы с экстремальными или близкими к экстремальным условиями внешней среды (высокие широты, пустыни, тропики, высокогорье и др.). Универсальность адаптации человека, который заселил фактически все экологические ниши Земли, состоит в исключительной подвижности типов приспособления, способности менять их в массовом масштабе. В ходе своей адаптации человек меняет среду, и одновременно происходят и изменения общественных отношений людей; этот процесс осуществляется без перестройки его морфофункциональной организации. Это принципиально новая форма адаптации.

В результате длительного воздействия человека на окружающую среду создалась новая, «искусственная» среда обитания, с присущими ей новыми факторами, оказывающими на человека разнообразное, в том числе и отрицательное, влияние, последствия которого общество в ряде случаев не в состоянии сразу осознать и оценить. В эпоху научно-технической революции резко возрастают требования к биологическим и нервно-психологическим «рабочим механизмам» человека. Проблема адаптации тесно связана с проблемой здоровья, оптимальной жизне- и работоспособностью. Например, наблюдающаяся в настоящее время перестройка структуры заболеваемости, в том числе повышение значения наследственных и хронических болезней, аллергизации и т.д., есть прямое следствие влияния человеческой деятельности на окружающую среду. Культурная деятельность человека и вносимые ею изменения среды, прогресс культуры, медицины и техники могут менять этим путем адаптивное значение генов в человеческих популяциях, оказывать существенное влияние на реакцию популяций. Антропогенный фактор носит глобальный характер и по своему масштабу сопоставим с геологическими процессами, т.е. можно говорить о человечестве как о биогеохимической силе, способной нарушить равновесие биосферы, а следовательно, создающей угрозу существованию самого человека. Из сказанного следует также, что понятие «окружающей среды» для человека очень широко, оно включает социокультурные общности, жизненные ресурсы, демографическую структуру, болезни и многие другие аспекты.

Проблема адаптации человека по самому существу своему — комплексная, она может изучаться только совместными усилиями разных специалистов, в том числе физиологов, генетиков, медицинских географов, климатологов, демографов, гигиенистов, экономистов, социальных психологов, антропологов и других, и на различном уровне организации биосистемы — популяционном, индивидуальном, клеточном, молекулярном, субмолекулярном. Преимущественное внимание в этих комплексных исследованиях уделяется экстремальным регионам, где наиболее интенсивно происходил отбор, и важнейшим общественно-экономическим процессам (индустриализация, урбанизация, создание огромных современных городов — искусственных экосистем).

Для конституциональной антропологии наибольший интерес представляют морфофункциональные аспекты адаптации. К настоящему времени по разным параметрам изучено в общей сложности около 500 различных этнотерриториальных групп Евразии, Африки, Америки и Австралии, в том числе свыше 60 популяций с территории бывшего СССР.

Экологические градиенты. К числу адаптивных свойств человеческого организма относятся многие его физиолого-биохимические и морфологические признаки: основной обмен, терморегуляция, белковый и липидный спектры крови, группы крови, гемоглобин, антиоксидантная активность липидов биомембран, многие макро- и микроэлементы, ферменты, гормоны, длина, вес и поверхность тела, пропорции, компоненты сомы, пигментация, особенности волосяного покрова, строение лица и др. Среди них есть признаки с менделевским типом наследования (группы крови), но большая часть имеет полигенную основу и значительную средовую компоненту.

Нет однозначного мнения о времени проявления различий в биологическом статусе современных популяций, а возможно, оно и не было одинаковым для разных групп и систем показателей. Известно, что при использовании различных систем признаков — морфологических, дерматоглифических, серобиохимических, биомолекулярных и т.д. — могут быть получены несовпадающие оценки межпопуляционных расстояний. Вместе с тем по отношению к некоторым из этих показателей прослеживается достаточно отчетливое направление различий в связи с экологическими и географическими факторами.

Один из наиболее изученных примеров региональной морфологической изменчивости связан с климатической адаптацией. Это географические вариации соотношения веса (P) и поверхности (S) тела — P/S . Абсолютный и относительный (к поверхности) вес тела, по наблюдениям многих авторов, снижается от северных районов к экваториальным, и этот градиент существует, видимо, почти на всех континентах независимо от расы и этноса. Главную роль в теплоотдаче играет потоотделение, поэтому общая теплоотдача должна коррелировать с поверхностью тела (коэффициент корреляции порядка $+0,8$). Люди с вытянутым телосложением (лонгилинейные типы) имеют достоверно более низкое отношение P/S сравнительно с бревилинейными; при данном весе тела у коренастых бревилинейных лиц (эндоморфов) поверхность тела меньше, чем у эктоморфов. Таким образом, в условиях калорийной перегрузки линейные

типы обнаруживают большую адаптацию, тогда как «коренастый» тип лучше приспособлен к условиям холодного климата. Размах изменчивости индекса P/S по Земному шару составляет 30,2—39,1; у европеоидов он колеблется от 38,3 до 35,3; у азиатских монголоидов — в пределах 36,0—33,6; в Африке — от 37,9 до 30,2; на американском материке указатель варьирует от 39,1 у эскимосов до 34,9 у мексиканских индейцев (Д. Робертс). Географические вариации могут наблюдаться даже в пределах одного этноса, например у северных и южных китайцев.

Другой возможный путь адаптации к жаркому климату — уменьшение общих размеров тела, так как P/S индекс при прочих равных условиях возрастает по координате микро-макросомии. Примеры обоого рода можно найти среди тропических популяций: вытянутый нилотский (или тип аборигенов Центральной Австралии) и пигмейский типы (рис. 68). Но и на территории Европы общие размеры тела и головы, высота носа, по данным некоторых исследователей, обнаруживают отрицательную связь с температурой среды (Mader, Mentre, 1984). Индексы выступания костного носа положительно коррелируют с географической широтой и отрицательно — с абсолютной влажностью (Carey, Stegman, 1981). Следует, впрочем, предостеречь от попыток истолковывать подобные зависимости во всех случаях как причинно-следственные (Бунак, 1980).

В литературе достаточно распространена интерпретация этих закономерностей с точки зрения классических «экологических правил» Бергмана (1847) и Аллена (1877), что является, конечно, некоторой натяжкой применительно к человеческим популяциям.

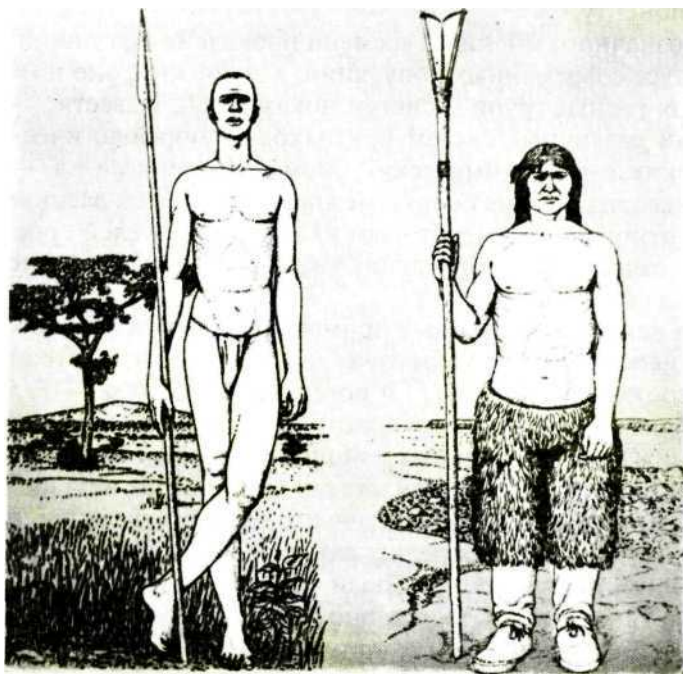


Рис. 68. Нилотский тип (слева) и арктический тип (справа)

Правило Бергмана: в пределах одного политипического теплокровного вида размер тела подвида увеличивается с уменьшением температуры среды, и наоборот.

Правило Аллена: существует тенденция к увеличению относительных размеров сильно выступающих частей тела с повышением температуры среды. Оба эти правила не всегда подтверждаются даже в пределах видов птиц и млекопитающих, так как связи между размерами тела, энергетикой обмена, характером питания, двигательной активностью и т.д. достаточно сложны.

Все же наличие определенных закономерностей географического распределения тотальных размеров и пропорций тела человека отмечалось очень многими исследователями и на весьма представительном материале. Тотальные размеры тела отрицательно связаны со среднегодовой температурой и положительно — со средним количеством осадков, т.е. население в районах с холодным и/или влажным климатом имеет в среднем большие длину и вес тела, чем в случае жаркого и/или сухого климата (Cognier, 1981). По-видимому, в какой-то мере соответствует «экологическим правилам» и отмеченный палеоантропологами факт уменьшения размеров и массивности длинных костей скелета у ископаемых людей из различных географических районов в направлении с севера на юг (Schwidetsky, 1979).

В последние десятилетия эти «экологические соотношения» нарушаются из-за резкого неравномерного изменения роста и веса тела вне связи с климатическими факторами в разных странах (Baker, 1995).

В формировании межпопуляционных различий соматического статуса, как правило более выраженных в мужской части популяции по сравнению с женской, видимо, велика роль вариаций темпов развития. Это, например, задержка пубертатного спурта и более длительный в целом ростовой период у многих лонгилинейных популяций. Такие наблюдения сделаны для скотоводческих племен нилотской группы: у мужчин тутси и туркана (Северо-Западная Кения) рост продолжается до 20 лет и даже позднее, максимальная длина тела у тутси достигается к 25—30 годам (Прокопес, 1970). Популяционная специфика роста и развития есть результат адаптации организма к конкретным условиям среды. Эти черты рано проявляются в онтогенезе. Так, различия в пропорциях тела в пределах больших рас могут наблюдаться еще в утробном периоде. У подростков вытянутого нилотского типа понижено весоростовое отношение по сравнению с европеоидными детьми. Уже в детстве у негроидов проявляется долихоморфия, у монголоидов — брахиморфия. В США негритянские подростки тоже имеют по сравнению с европеоидными большую относительную длину ноги и более короткое туловище. Сходная картина наблюдается у детей австралийских аборигенов, также имеющих большую длину ноги по отношению к туловищу, чем в других группах. Брахиморфная тенденция в телосложении четко выражена у школьников-якутов сравнительно с русскими, у них сильнее развита мускулатура и слабее жировотложение (Властовский, 1984). Дети индейцев аймара во всех возрастах обгоняли европейских сверстников по ЖЕЛ, у них отмечены замедление ростовых процессов и увеличение относительных размеров грудной клетки (Diqu et al., 1979).

На формирование экологических градиентов влияют разные факторы: наряду с возможной ролью наследственности имеют существенное значение и пищевые ресурсы, калорийность пищи в периоде развития.

Связь телосложения с климатом может быть, но может и не быть генетической. Приведем примеры. Механизм формирования пигмеоидности («карликовости») тропических племен может различаться: невосприимчивость рецепторов ростовых зон к действию СТГ как результат мутации (Rimoin et al., 1968) или снижение уровня секреции ИФР1 (Merimee et al., 1987). Дети пигмеев не отличаются от контроля по показателям линейного роста и концентрации ИФР1 и ИФРП в сыворотке, но у подростков содержание ИФР1 составляет лишь одну треть контроля при одинаковой стадии полового развития, тогда как ИФРП не различается в обеих группах. Именно в это время у пигмеев задерживается линейный рост, спурт не выражен, что и определяет низкорослость взрослых пигмеев. С другой стороны, регистрируется и прямое влияние на задержку роста белково-калорийной недостаточности, хронических инфекций, тропических паразитарных заболеваний и др. Соотношение P/S , видимо, в известной степени проявляет наследственную детерминацию, но на него влияют и средовые факторы. У животных уже в первом поколении происходит перестройка в соответствии с «экологическими градиентами»; у человека при переселении, разумеется, нельзя ожидать такой отчетливой картины. Все же вес тела у европейцев в холодных странах в среднем выше, чем в тропиках. Понижение мускулатуры и жиросотложения у некоторых групп (например, туркана из Северо-Западной Кении) рассматривается как следствие низкокалорийной диеты (Little, 1983). По-видимому, различается и степень полового диморфизма («экологическая дифференциация пола»); она меньше в высоких широтах, больше — в зоне умеренного климата.

Имеются сведения о существовании экологических градиентов и для некоторых функциональных признаков. По данным для 200 этнических групп установлено понижение основного обмена от северных районов к экваториальным; коэффициент корреляции средней дневной теплопродукции и среднегодовой температуры порядка — 0,77. Коренные жители Севера (якуты, чукчи, эскимосы, ненцы, саамы), имеют более высокие основной обмен и потребление кислорода, чем в средних широтах. На 13 популяциях из Европы, Азии, Африки и Америки установлено снижение магния эритроцитов и сыворотки крови у тропических групп: высокое содержание магния усиливает обменные процессы в тканях и, следовательно, в холодном климате селективно было более выгодно иметь высокий, а в жарком — низкий процент магния. Установлена более высокая активность гипофизарно-надпочечникового и тиреоидного комплексов у обитателей Севера (чукчи, эскимосы) по сравнению с жителями центральных районов страны.

На основе изучения нескольких десятков этнотерриториальных групп отмечается и некоторое снижение холестерина крови в южном направлении, хотя и без строгой географической закономерности в его изменчивости. Несомненно влияние на этот показатель фактора питания (ранговый

коэффициент корреляции холестерина с жирами пищи порядка 0,8), как и вообще социально-экономического статуса групп. Но и в этом случае есть данные, свидетельствующие о существенной роли генетической компоненты. Примеры: низкое содержание холестерина у индейцев США при обычном режиме питания; более низкий холестерин у негров банту в Южной Африке сравнительно с европейцами при сходной диете; повышенный холестерин у бурят Забайкалья сравнительно с русскими при сходном питании и т.д. Один из традиционных примеров наследственной детерминации регуляции уровня холестерина — эффективный гомеостатический механизм, обеспечивающий интенсивное подавление синтеза эндогенного холестерина, — описан у скотоводческого племени масаев Восточной Африки, диета которых характеризуется высоким содержанием животных жиров.

Другой интересный пример такого рода: невысокий уровень холестерина у потомков древнейшего населения Крайнего Севера — нганасан Красноярского края, питающихся жирными мясом оленей и рыбой. Это объясняется высокой активностью липазы, благодаря чему усвоение жирной пищи происходит у них в 2—3 раза быстрее, чем в контрольной группе (Власова и др., 1975).

Региональные адаптивные реакции изучаются на клеточном, молекулярном и субмолекулярном уровнях. Например, у коренных жителей высоких широт (якутов) антиоксидантная активность липидов эритроцитарных мембран значительно выше, чем у приезжего населения или чем в средних широтах; предложено даже использовать этот показатель (как и уровень перекисного окисления липидов) в качестве критерия отбора для работы в условиях Крайнего Севера.

Адаптивные типы. Уже приведенные выше примеры демонстрируют определенные сдвиги морфофункциональных показателей в популяциях, обитающих в экстремальных условиях среды, т.е. экологическую (зональную) приуроченность морфофункциональной адаптации человеческих популяций. Сделаны попытки выделить у современного человека такие варианты экологической дифференциации — региональные «адаптивные типы» (Т. И. Алексеева, 1998). Адаптивные типы человека — это, разумеется, отнюдь не эквиваленты экологически специализированных типов животных. Речь идет о конвергентно возникших вариантах морфофункциональной организации с тенденцией к определенным сдвигам некоторых параметров в пределах видовой нормы реакций. Адаптивные типы человека отражают специфические нормы реакции на конкретные комплексы природных факторов, разные формы адаптации к условиям среды. Они хорошо иллюстрируют ослабление и снятие у человека видообразующей функции естественного отбора; принадлежность к конкретному адаптивному типу, разумеется, не ограничивает у человека возможности существования в иных условиях. Можно предположить, что адаптивные типы должны различаться по конституциональному составу. В действительности такая связь существует, но она не так проста и выявляется далеко не во всех случаях.

Выделяют арктический, высокогорный, тропический, аридный, а также континентальный и умеренный адаптивные типы. Приведем их краткую характеристику (по Т. И. Алексеевой).

К арктическому типу относятся обитатели высоких широт, т.е. территорий, расположенных к северу от $66^{\circ} 33'$ с.ш. Характерный климатический комплекс высоких широт — суровость климата, низкие температуры, сильные ветры, своеобразный радиационный режим, высокая активность геофизических процессов (частые непериодические геомагнитные возмущения) и др. Коренное население Крайнего Севера в основном представлено оленеводами, звероведами, охотниками, принадлежащими к монголоидной расе. Типична диета с повышенным содержанием белков и жиров и пониженным — витаминов.

Для **арктических популяций** характерным является сочетание высокой плотности сложения (по индексам P/S и P/L), крупной цилиндрической грудной клетки, выраженной мезоморфии, особенно в верхней части туловища, массивного скелета с объемистой костномозговой полостью длинных костей и небольшой толщиной компакты. Такой комплекс в целом соответствует повышенной частоте мускульного типа и крайней редкости астенического. Основной обмен обычно повышен, как и общий белок, холестерин, гамма-глобулины, ОРЭ; артериальное давление нередко несколько понижено. Интересно, что специфика биологического статуса выражена в этом случае у женщин не в меньшей, а даже в большей степени, чем у мужчин. Реальность выделенного комплекса подтверждается и проведенным корреляционным анализом на более широкой территории (Северная Азия) между климатическими характеристиками (индекс суровости погоды) и некоторыми морфологическими и функциональными параметрами. Так, при сравнении североазиатских популяций из районов, различающихся по индексу Бодмана, получены корреляции порядка $0,6-0,8$ между индексом и такими признаками, как теплопродукция, указатель Рорера, грудной указатель, обхват грудной клетки, холестерин ($P=0,05$). В мужских группах обнаружена достоверная положительная связь величины индекса с частотой мускульного типа и достоверная отрицательная — с частотами грудного и брюшного типов (схема Бунака); в женских группах в общем близкая картина. Примечательно, что по изученным показателям наблюдается тенденция к снижению уровня вариабельности по сравнению с контрольными группами из областей с более умеренным климатом.

Тропический тип охватывает группы весьма разнообразного в расовом, этническом и культурном отношении населения — обитателей теплых и влажных (реже засушливых) регионов Земли, для которых в общем характерно сочетание высокой температуры, влажности, нередко дефицита животного белка при значительном преобладании растительной пищи, распространение ряда эндемических заболеваний. В то же время экологически эти территории неоднозначны и наряду с влажными тропическими лесами включают в определенной мере саванны и пустынные области. Влажная (юмидная) зона предъявляет особенно высокие требования к организму человека. По-видимому, существует определенное разнообразие морфологического типа, связанное с экологической спецификой и пестротой расового состава (европеиды, монголоиды, негроиды). В целом для тропического типа более или менее характерны: тенденция клонгилинейности,

пониженные значения P/S и P/L индексов, несколько уплощенная грудная клетка, длина тела варьирует. Возможно, тот факт, что пигмеоидные популяции, как правило, обитают во влажных тропических лесах, объясняется адаптивной редуцией размеров тела, повышающей относительную поверхность в условиях затрудненной теплоотдачи. Наиболее выраженная долихоморфия наблюдается в негроидных популяциях. Так, лептосомия отмечена здесь в 77% у мужчин и в 66% у женщин (Тгасеу, 1967). Основной обмен обычно понижен, что соответствует относительному дефициту развития мускульного компонента; снижено нередко также содержание холестерина, повышен уровень иммуноглобулинов.

Таким образом, физический тип населения тропического пояса неоднороден. Негроиды Африки и коренное население Австралии обычно характеризуются выраженной линейностью сложения, тогда как монголоидные (индейские) группы Южной и Центральной Америки несколько более брахиморфны. Своеобразный вариант тропического типа — пигмеоидный, возможно, сформировавшийся в изоляции, в неблагоприятных условиях среды (высокая влажность климата, белково-калорийная недостаточность и др.). Известно, что при низких социально-экономических условиях малые размеры тела могут явиться адаптивным признаком, как это было показано для юга Перу (Frisancho et al., 1973).

Аридный тип включает обитателей пустынь — экологического региона со специфическим комплексом климатических факторов, характеризующегося прежде всего крайней сухостью и высокой испаряющей способностью воздуха, высокой температурой в тропических районах и холодной зимой во внетропической зоне. Отмечается тенденция к линейности телосложения, повышенный процент астеноидных форм с плоской или уплощенной формой грудной клетки. Так, например, до 70% эктоморфии встречается у бедуинов Ливийской пустыни с их исключительно узким телосложением. Развитие мускульного и жирового компонента понижено, снижены уровень основного обмена, минерализация, холестерин. Видимо, население внетропических пустынь имеет более крупные размеры скелета и вес тела, чем в тропической зоне.

Наконец, в **высокогорье**, где основные экологические факторы — пониженное атмосферное давление, недостаток кислорода в сочетании с обычно пониженной температурой, неоднократно описывались такие характерные особенности телосложения коренного населения, как крупные размеры длинных костей скелета, что связывается с интенсивным эритропоэзом, увеличением числа эритроцитов и гемоглобина, объемистая грудная клетка и повышенный грудной указатель, которые соответствуют значительной ЖЕЛ. Этот комплекс можно рассматривать как проявление адаптации к условиям гипоксии. Данные об уровне основного обмена неоднозначны, хотя в ряде случаев отмечается его снижение, сопровождающееся также понижением активности щитовидной железы.

Менее определенно положение популяций из умеренного климатического пояса. По ряду морфофункциональных признаков они нередко занимают «промежуточное» положение между тропическим и арктическим типами, хотя картина довольно пестрая.

Выше уже отмечалось, что адаптивные варианты, прежде всего из экстремальных по климатическим условиям регионов, могут существенно различаться и по представленности в них разных типов конституции. В суровых климатических условиях Крайнего Севера констатируется преимущественное развитие мезоморфных типов, по существу отсутствуют выраженные эктоморфы; напротив, частота эктоморфии резко повышена во многих тропических и аридных регионах; эндоморфия (по форме грудной клетки) свойственна населению высокогорья и т.д. При этом возможно конвергентное возникновение сходных черт в различных экологических ситуациях, как, например, черты адаптации к гипоксии в высоких широтах и высокогорье. Принадлежность к крупной расе (европеоидной, негроидной, монголоидной) может отражаться в некоторых морфофункциональных характеристиках, хотя целый ряд общих признаков характеризует при этом адаптивный тип в целом, независимо от расовой и этнической принадлежности популяции. Пример: близкие комплексы черт «тропического типа» у европеоидного населения Индии, у австралийских аборигенов и негроидов Африки.

По-видимому, перспективным направлением является распространение экологического подхода на изучение биологического статуса высокоурбанизированных популяций. С экологической точки зрения города представляют очень своеобразную среду обитания, где основным фактором является антропогенный со всеми сопутствующими благоприятными и особенно неблагоприятными его проявлениями (загрязненность атмосферы, парниковый эффект, многообразные стрессы, геохимические аномалии, высокая плотность населения и др.). Пока эта сфера экологической антропологии еще мало разработана. К числу общих проявлений особенностей морфофункционального статуса городских популяций по сравнению с сельскими можно отнести акцентированность акселерации, большую высокорослость, возможно, большую линейность сложения, повышение жиротложения и значительно больший удельный вес крайних вариантов телосложения — астенического и пикнического.

Освоение человеком Земли происходило неравномерно и в течение длительного времени. Первоначально гоминиды были связаны в своем обитании преимущественно с тропическими районами — лесом и лесосаванной, как и современные человекообразные обезьяны. «Выход» в зоны умеренного климата произошел, вероятно, не позднее 1 млн лет назад. Последними были освоены суровые перигляциальные области и Север. До сих пор еще самые многочисленные популяции обитают в тропических и смешанных лесах, кустарниковых зонах Средиземноморья, горных районах. На эти зоны приходится около 80% всего населения ойкумены. Минимально оно в зоне тайги, тундры и полярных земель.

По палеоантропологическим материалам можно попытаться установить проявления экологической изменчивости у ископаемых гоминид, хотя имеющиеся материалы, особенно по ранним гоминидам, крайне скудны. Все же обращает на себя внимание высокорослость и линейность сложения древнейшего эректуса из Кении (Нариокотоме), что близко к

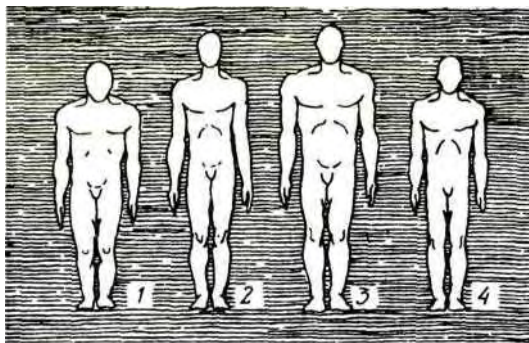


Рис. 69. Телосложение некоторых палеоантропов и ранних неантропов: 1 — Неандерталь; 2 — Шул IV; 3 — Сунгирь I; 4 — «средний» европеец

некоторым чертам классического «тропического типа». Массивное сложение классических неандертальцев с подчеркнутой эури- и мезоморфией или макросоматической, широкоплечий, с мощным костяком, тип населения сунгирской верхнепалеолитической стоянки, видимо, воспроизводят черты адаптации к суровому климату. Оба эти варианта имеют очень высокое отношение P/S , превосходящее групповой максимум для современных арктических популяций. Можно предполагать, что в ранние периоды освоения перигляциальной зоны эти адаптивные черты, свойственные и современному коренному населению Севера, должны были проявляться еще более отчетливо (рис. 69).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первые представления о конституции человека относятся к эпохе расцвета античной медицины. В основе этого понятия — индивидуальные особенности реакций организма на внешние воздействия, а также — состояния предрасположенности к определенным заболеваниям. По существу речь шла о присущей организму «норме реакций», хотя само это понятие принадлежит XX в.: в соответствии с ним каждый генотип имеет свою норму реакций, реализующуюся под влиянием конкретных условий среды в индивидуальную фенотипическую норму.

В общем виде конституцию можно определять как основную биологическую характеристику целостного организма человека, проявляющуюся в особенностях его реактивности и резистентности (устойчивости), в основе которой лежит специфическая норма реакций индивидуально-генотипа.

По-видимому, индивидуальные нормы могут группироваться по признакам сходства в «типологические нормы», что позволяет говорить о конституции как индивидуально-типологической характеристике.

Исторически различия в реактивности и резистентности с самого начала связывались с особенностями телосложения. И в дальнейшем развитии учения о конституции прослеживается комплексный подход: изучение функциональной и биохимической основы соматических типов, присущих им психофизиологических и психологических особенностей.

Таким образом, общая конституция включает совокупность относительно устойчивых морфофункциональных и психологических признаков, в той или иной степени сопряженных (прямой или косвенной многозначной зависимостью) с реактивностью и резистентностью организма. Эта интегративная характеристика воплощает, следовательно, не только биологическую, но и биосоциальную целостность человека.

Очевидно, что задача создания такой комплексной многоуровневой конституциональной типологии чрезвычайно сложна и ее решение (насколько оно вообще возможно) принадлежит будущему. Однако научная и практическая перспективность разработки этой проблемы несомненна, и к настоящему времени уже собрана обширная и ценная информация о связях между параметрами разных систем организма — межсистемных ассоциациях. Предложены и разрабатываются классификации индивидуальной реактивности людей, базирующиеся на морфологических, неврологических, эндокринологических, иммунологических и прочих данных.

Ранние конституциональные схемы обычно были чисто описательными и основывались на четко различающихся, но сравнительно редких «чистых» типах, таких как астенический, атлетический, пикнический. В последующем стали применяться более объективные количественные подходы, учитывающие непрерывность распределения измерительных признаков телосложения и позволяющие применять конституциональную диагностику ко всей популяции или даже к различным этническим и расовым группам.

К настоящему времени известны несколько десятков таких типологий, и их разработка продолжается. Обычно они строятся на основе нескольких координат телосложения: а) координате пропорций тела — узкоширококостности (долихо-брахиморфия или лепто-эурисомия); б) координате компонентов тела (костный-мышечный-жировой); в) координате общих размеров тела (макро-микросомия, или гипер-гипотрофия).

Тип телосложения человека достаточно определенно проявляется уже в пубертатном периоде и формируется окончательно по его завершении. В дальнейшем возможны некоторые изменения, особенно в периоде старения. В пубертасе четко выступает связь между двумя фундаментальными биологическими характеристиками человека — конституцией и темпами созревания. Существуют половые и групповые различия в телосложении, описаны и эпохальные изменения, прежде всего в связи с акселерацией.

Вопрос о соотношении морфологических, функциональных и психологических аспектов биологического статуса человека находится в центре проблемы общей конституции, поскольку само это понятие отражает представление о биосоциальной целостности человека.

Развитие функциональных аспектов конституции значительно продвинулось с начала 60-х годов нашего столетия, когда были созданы методические предпосылки для более широкого изучения биохимической индивидуальности человека. Концепция биохимической индивидуальности, разработка которой связана прежде всего с именем американского биохимика Р. Уильямса (1960), основывается на данных об очень высоком внутригрупповом разнообразии функциональных и биохимических показателей, важной роли этой изменчивости в процессах нормальной

жизнедеятельности и возникновении различных заболеваний, об исключительном значении крайних вариантов нормы как основы для выделения контингентов риска.

Поскольку большая часть функциональных признаков имеет высокую внутригрупповую вариабельность по сравнению с морфологическими, морфофункциональные связи обычно лучше выявляются в крайних вариантах телосложения. Ныне накоплен значительный массив данных, демонстрирующих реальные, достаточно устойчивые морфофункциональные связи по трем основным координатам телосложения. Коэффициенты корреляции колеблются от слабых или умеренных (порядка 0,1–0,6) — для координаты макро-микросомии, до высоких (0,7–0,9) — для некоторых ассоциаций по координате компонентов тела. В целом можно считать установленным, что координаты телосложения имеют реальную функциональную и биохимическую основу по многим показателям (основной обмен, протеинограмма, холестерин, сахар крови, гемоглобин и число эритроцитов, кальций, калий, азот, креатинин, мочевины и мочевоая кислота, артериальное давление, ЖЕЛ, половые гормоны, соматотропин, инсулин, тиреоидные гормоны и др.).

Особое внимание всегда привлекала сфера взаимоотношений соматических и психологических типов человека. В последнем случае обычно привлекаются характеристики темперамента или типологические признаки нервной системы. Наибольшую известность имеют психосоматические схемы Кречмера и Шелдона, причем последний автор получил очень высокие связи (коэффициенты корреляции порядка 0,8) между балльными оценками компонентов телосложения и темперамента. Хотя в дальнейшем такие тесные ассоциации и не нашли достаточного подтверждения, тем не менее подтвердилась общая тенденция межсистемных связей. Специфические трудности состоят в очень высокой межиндивидуальной изменчивости признаков поведения, значительно превосходящей морфологический и функциональный полиморфизм, а также в отсутствии вполне адекватных методов и тестов для оценки врожденных свойств нервной системы и темперамента без учета их приобретенных особенностей. Вместе с тем и методически более корректное сравнение соматотипов по психофизиологическим параметрам (с выделением лишь динамической — не содержательной — стороны психики) подтвердило существование межсистемных ассоциаций, как, например, связь абсолютной чувствительности с координатой компонентов тела и общей конституцией.

Наиболее отчетливо сопряженность морфологических, функциональных и психологических конституциональных признаков проявляется в случаях грубой патологии, особенно при аномалиях половых хромосом.

В основе конституции лежат прежде всего наследственные факторы, так как сама норма реакции определяется генотипом. Поэтому вполне оправдан поиск наследственных основ конституциональных типов (и отдельных признаков) на уровне ДНК, в частности высказывается гипотеза о возможной роли индивидуальных вариаций наборов минисателлитных ДНК. На данный момент наследственная природа конституциональных признаков изучена еще слабо, так как большинство количественных параметров имеют полигенную основу, а отдельный ген в

силу плеiotропности может оказывать влияние на многие конституциональные показатели.

Наследственная основа традиционных конституциональных признаков изучалась преимущественно с помощью близнецового (отчасти и генеалогического) методов. Достаточно четко она выявляется для соматотипов в целом, особенностей обмена веществ, активности ряда ферментов, количественной секреции многих гормонов, типологических особенностей нервной системы и других признаков. Наименее обусловлены генетически психологические характеристики.

Конституция является пограничной медико-биологической проблемой, тесно связанной уже у самых своих истоков с развитием клинической медицины. Существует обширная информация о связях особенностей строения тела с определенными функциональными состояниями и предрасположенностью к некоторым заболеваниям, как, например, пониженная устойчивость к туберкулезу у лиц с астеническим телосложением и дефицитом веса тела или резкое преобладание пикников среди лиц, предрасположенных к гипертонии. Следовательно, конституциональная типология имеет диагностическое и прогностическое значение. При этом каждая конституция имеет свои «сильные» и «слабые» стороны, проявляющиеся в конкретных условиях окружающей среды. В целом же разнообразие биологической организации человека способствует повышению жизнестойкости всего вида.

Взаимоотношения типов конституции с предрасположенностью к конкретным заболеваниям представляют лишь частные проявления нормы реакций организма, отражающей разные типы приспособления (адаптации) к окружающей среде. Они могут изучаться не только на индивидуальном, но и на популяционном уровне.

К числу адаптивных свойств человеческого организма относятся многие морфологические и физиолого-биохимические параметры, в том числе и ряд конституциональных признаков: общие размеры тела, пропорции, компоненты сомы, основной обмен, белковый и липидный спектры крови, гемоглобин, гормональный статус и др. Многие из этих признаков обнаруживают региональную (географическую) изменчивость, как, например, пропорции, отношение веса тела к его длине, поверхности или объему, основной обмен и др. Следовательно, конституциональный состав популяций из разных, особенно экстремальных экологических ниш может существенно различаться.

Наиболее контрастны в этом плане популяции субарктического региона и некоторые экваториальные группы. В первом случае высок процент мускульного коренастого типа, обычно повышены обмен, общий белок, холестерин; для второго характерно «вытянутое», лептосомное телосложение со слабым развитием мускульного и жирового компонентов, пониженным уровнем основного обмена и пр. Частота лептосомного типа значительно повышена и в популяциях из засушливых зон. При этом сходные сдвиги морфофункциональных показателей могут наблюдаться в разных группах человечества и фактически не зависят от этноса и расы.

Судя по палеоантропологическим материалам, подобные адаптивные варианты, различающиеся по конституциональному составу, могли

формироваться еще в глубокой древности. Наиболее рано, еще до «исхода» из Африки, проявлялись черты самого древнего экваториального (тропического) типа, и лишь значительно позже, в процессах расселения человека в более умеренные широты, возникали признаки других адаптивных типов.

Помимо общей конституции, о которой речь шла выше, в конституциологии разрабатывались и схемы «частичных» (парциальных) конституций отдельных систем, органов и тканей. Особое значение в физической, спортивной и медицинской антропологии, а также педиатрии придается так называемой «санитарной конституции» (физическому развитию). Под ним подразумевается комплекс морфофункциональных свойств организма, определяющих запас его физических сил, меру дееспособности. К числу таких признаков относятся прежде всего соотношения длины и веса тела и обхвата грудной клетки, а также уровень метаболизма, сравнительное развитие активной и неактивной массы тела, некоторые параметры нейроэндокринной, сердечно-сосудистой, дыхательной систем и др.

Установлены определенные ассоциации между соматическим (физическим) статусом и физиологическими показателями, такими как сила, выносливость, спортивная работоспособность, особенно в периоде развития. Сопоставление «санитарной» и общей конституции показало наличие определенных связей между этими категориями. Так, «нормальное» физическое развитие преобладало у школьников мускульного и близкого к «среднему» торакального типов, тогда как у астеноидов был дефицит веса тела, а у дигестивных (пикнических) детей чаще наблюдалось избыточное жировое отложение. Функциональное состояние сердечно-сосудистой системы также чаще соответствовало среднему («нормальному») у двух первых типов. Подобные взаимоотношения наиболее отчетливы в период роста и развития, как и связь «санитарной конституции» с коэффициентом здоровья; у взрослых лиц картина более сложная и неоднозначная.

Индивидуальная изменчивость современного человека велика: по примерной оценке, число полиморфных локусов в геноме составляет около 30%. По данному параметру человек относится к видам с повышенным полиморфизмом, который зафиксирован практически во всех изученных системах признаков. Сравнительно немногие из них применяются для традиционных расовых классификаций. Их географическое распространение различается: одни имеют плавные градиенты частот генов или фенотипов в масштабе материков или даже всего земного шара, распространение других имеет нерегулярный характер. Во многом это связано с типом наследования соответствующих признаков и ролью средовых факторов при их формировании.

Основная единица эволюции у человека (как и у большинства других видов) — популяция, и она, как правило, является основным объектом антропологического изучения и современного населения.

Некоторые исследователи в последние годы высказывают сомнения в правомочности традиционных расовых классификаций как по существу дела, так и по методическим соображениям. Но даже так называемые «популяционисты» признают практическую ценность расовых классификаций при обучении или общении. Политипия современного человека признается большинством биологов.

Основная единица расовых классификаций — раса — рассматривается как наиболее мелкая систематическая категория политипического вида *Homo sapiens*. Это биологическая категория, и ее нельзя путать с такими понятиями, как этнос, национальность и т.д.

Современные количественные методы классификаций сравнительно мало изменили известные традиционные классификации по признакам внешности, но позволяют более обоснованно судить о времени процесса эволюции политипии.

Часть IV

ПОЛИМОРФИЗМ И ПОЛИТИПИЯ *HOMOSAPIENS*

Глава 11

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *HOMO SAPIENS*

§ 1. Популяция, изменчивость, полиморфизм. § 2. Признаки с непрерывной изменчивостью. § 3. Признаки с дискретной изменчивостью. § 4. Признаки с другими типами изменчивости. § 5. Возрастная изменчивость признаков.

Глава 12

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПОЛИТИПИЯ *HOMO SAPIENS*

§ 1. Биологические и социальные термины человеческих общностей. § 2. Типологический и популяционный подходы при классифицировании. § 3. Морфологическое описание «больших» рас. § 4. Географическая локализация и краткое описание основных антропологических типов. § 5. Современное распространение антропологических типов. § 6. Количественные методы классификаций.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *НОМО SAPIENS*

Антропологическое изучение человека современного вида имеет некоторые специфические черты в сравнении с анализом предыдущих стадий эволюции рода *Номо* в связи как с общими тенденциями развития человечества, так и с объемом информации о нем. Наиболее яркая тенденция — это драматическое ускорение технологического прогресса и естественного прироста численности населения Земли, вследствие чего человек стал, по выражению В. И. Вернадского, «планетарным геологическим фактором». Вместе с тем его физический тип за последние 30-40 тыс. лет претерпел сравнительно небольшие изменения. Мы шагнули в космос с верхнепалеолитическим генофондом, но объем информации о биологических свойствах *Номо sapiens* неизмеримо больше, чем о предыдущих эволюционных стадиях. Остеологические материалы древних периодов не ограничиваются единичными и зачастую неполными находками австралопитековых, архантропов и палеоантропов, а исчисляются сотнями и тысячами. Исследования современного населения дают информацию практически о любой системе организма. Основным объектом изучения становятся выборки из тех или иных совокупностей людей. Чаще всего они имеют достаточно определенные географические, хронологические и популяционные границы. Ввиду этого становится возможным применение генетико-популяционных методов, широкого спектра статистических методов, благодаря которым удастся получать существенно более достоверную информацию об одной из наиболее фундаментальных биологических характеристик человека — его изменчивости.

§ 1. ПОПУЛЯЦИЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ПОЛИМОРФИЗМ

Популяция. К понятию «популяция» существует два несколько различающихся подхода. Один из них можно условно назвать «житейским», когда под популяцией подразумевается любая группа людей, животных (иногда даже неодушевленных предметов), объединенных каким-либо общим признаком. В биологии под популяцией понимается группа особей с совершенно определенным набором характеристик. Приведем несколько определений.

«Популяцию можно определить как любую группу организмов одного вида (или иную группу, внутри которой особи могут обмениваться генетической информацией), занимающую определенное пространство и функционирующую как часть биотического сообщества» (Одум, 1986).

«Популяция — это сообщество скрещивающихся между собой организмов» (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982).

«Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений)

населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особой данного вида той или иной степенью давления, тех или иных форм изоляции» (Тимофеев-Рессовский, Яблоков, Глотов, 1973).

Второе из приведенных определений явно редукционистское. Последнее определение, несомненно, наиболее полное.

Итак, для популяции характерны скрещивание внутри нее, равновероятность встречи любых генотипов при образовании последующего поколения (принцип панмиксии), обитание на определенной территории. В реальных популяциях и особенно у человека указанные характеристики практически никогда полностью не выполняются. В первую очередь это касается обмена генетическим материалом с соседними популяциями. Степень изоляции во многом определяет внутреннюю структуру вида, особенно это касается широко расселенных видов, к которым относится и современный человек. У таких видов иерархическая популяционная структура обычно следующая: первый уровень — небольшие, локальные, так называемые менделевские популяции; второй уровень — группы популяций со значительным обменом генами между ними (примерно до 20% межпопуляционных браков); третий уровень — еще более крупные объединения, занимающие большие регионы вплоть до отдельных материков, обмен генетическим материалом между которыми происходит только в граничной зоне. В этой иерархической цепи по мере продвижения от малых популяций к большим в первую очередь нарушается принцип панмиксии.

Изменчивость. Понятие изменчивости занимает центральное место в эволюционной биологии. Наличие большой изменчивости у *H. sapiens* — хорошо известный житейский и научный факт. Нет двух одинаковых людей, даже однояйцовые близнецы при внимательном обследовании обнаруживают небольшие различия. Нет и двух одинаковых популяций человека. Это разнообразие есть прямое следствие генетических и средовых различий. Взаимодействие генотипа индивида со средой формирует его фенотип, который собственно и является объектом изучения. Можно говорить и о фенотипе популяции как отражении взаимодействия ее генофонда со средой. Взаимодействие генотипа и среды может быть очень сложным и разнообразным, что часто делает его трудно предсказуемым (рис. 70). Одинаковые генотипы могут давать разные фенотипы в разных средовых условиях, а разные генотипы проявляются в одинаковых фенотипах. Чаще всего генотип определяет не какую-то конкретную величину фенотипического признака, а так называемую «норму реакции». Этим термином обозначают границы изменчивости признака при тех или иных средовых условиях.

Сам термин «изменчивость» используется при описании различных точек зрения на биологическое разнообразие и причин, его вызывающих. Изменчивость может быть индивидуальной и групповой (внутри- и межпопуляционной), пространственной и временной, наследственной и средовой, систематической и случайной. Но основным понятием в биологии является *генетическая изменчивость*. Кратко ее можно определить как *наследственные различия между индивидами или популяциями*. Эти различия

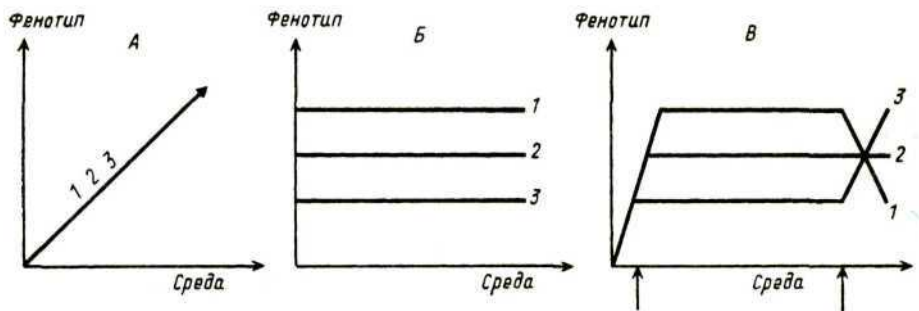


Рис. 70. Различные типы взаимодействия генотипа и среды при формировании фенотипа. По оси абсцисс — изменения в среде, по оси ординат — фенотипическое проявление признака. А — случай полной зависимости от среды, разные генотипы (1, 2, 3) не различимы фенотипически. Б — фенотип полностью определен генотипом. В — по мере изменения среды (указаны стрелками) ее взаимодействие с генотипом приводит к различным фенотипическим проявлениям. Последний случай встречается наиболее часто в реальных условиях

являются следствием реорганизации генетического материала одним из трех способов: а) мутацией — изменением в азотистых основаниях ДНК наследственного материала: это так называемые точковые мутации; б) хромосомными перестройками — изменениями в положении генов в хромосоме; в) рекомбинацией — обменом генетическим материалом между хромосомами (обычно гомологичными) в мейозе.

Для того чтобы эти изменения наследовались, они должны происходить в половых клетках. Мутации в соматических клетках тоже вносят свою лепту в изменчивость, но их эволюционное значение мало.

Эффект точковых мутаций может быть очень различным — от полного отсутствия их проявления в фенотипе до летальных воздействий. Частота мутаций у человека лежит в интервале от 10^{-6} до 10^{-5} на локус (ген) в поколении. Если мутация не подхватывается отбором (а таких большинство), шансы на ее сохранение в популяции малы из-за случайной утери при передаче от одного поколения к другому (табл. 8). При современной оценке генома человека в 100 000 функционирующих (структурных) генов в среднем одна из 20 половых клеток (гамет) несет новую мутацию.

Полиморфизм. Важным свойством мутаций является их случайность, а также то, что большая часть имеет незначительный фенотипический эффект. Большинство мутаций рецессивны, и поэтому, пока новый аллель не достигает значительной частоты, он находится в скрытом состоянии (в гетерозиготе). Локус становится *полиморфным* в случае закрепления нового аллеля в популяции и четкого фенотипического отличия признака, который контролируется им, от признака, контролируемого «диким» аллелем того же локуса. Е. Форд дал следующее определение данному явлению: «Полиморфизм можно определить как сосуществование в одной области двух или более обособленных форм какого-либо вида в таких соотношениях, что частота самой редкой из них все же слишком велика, чтобы ее можно было отнести за счет повторного мутирования, т.е. частота должна превышать 10^{-5} ». Обычно, когда говорят о полиморфизме, имеют в виду генетический полиморфизм, т.е. наличие в локусе нескольких

Вероятность потери единичного мутантного гена
(по R. Fisher, таблица приводится в сокращенном виде)

Поколение, n	Без селективного преимущества		При селективном преимуществе (s) в 1%	
	вероятность потери, ln	вероятность сохранения, 1 - ln	вероятность потери, ln	вероятность сохранения, 1 - ln
1	0,3679	0,6321	0,3642	0,6358
2	0,5315	0,4685	0,5262	0,4738
5	0,7319	0,2681	0,7246	0,2754
15	0,8873	0,1127	0,8783	0,1217
63	0,9698	0,0302	0,9591	0,0409
∞	1,0000	0,0000	0,9803	0,0197

Примечание: приводимая таблица может быть интерпретирована и несколько по-иному: более половины вновь возникших мутаций будет потеряно через два поколения после их появления. В общем случае вероятность сохранения мутации равна примерно $2s$.

аллелей с достаточной частотой для их фиксации в популяции. Но можно говорить и о полиморфизме по признакам с неизвестным типом наследования, если их фенотипическое проявление имеет ясно выраженный дискретный характер. Когда речь идет о разнообразии между популяциями или иными группами людей, то говорят о *политипии*. Современный человек обладает значительным генетическим полиморфизмом: по результатам изучения различных белков, ферментов и антигенов крови и других тканей, 25-30% его локусов полиморфно.

Таким образом, точковые мутации обеспечивают постоянное, но сравнительно медленное обновление генофонда.

Рекомбинационный процесс не создает нового, в плане химической структуры, наследственного материала. Обмен между хромосомами приводит к новым сочетаниям локусов и групп сцепления, влияя на разнообразие признаков фенотипа. Он связан также с изменениями в межлокусном взаимодействии внутри хромосомы, что в последнее время все больше привлекает внимание генетиков. Рекомбинационный процесс создает значительные возможности для генотипической изменчивости, и у видов с медленной сменой поколений (человек в их числе) он имеет гораздо большее значение, чем мутации.

Признак. При дальнейшем изложении мы часто будем пользоваться термином «признак». К. Мазер и Дж. Джинкс дают следующее определение: «Термин «признак» используется в генетике для обозначения любой особенности организма, в отношении которой между особями обнаруживается сходство или различие главным образом наследственного характера» (Мазер, Джинкс, 1985). Они также обращают внимание на то, что «... наследственные различия могут быть обусловлены изменениями любого множества генов» и «... каждый ген может влиять более чем на один признак».

Большинство признаков определяется несколькими или многими генами. Если изменчивость признака непрерывна и это связано с действием многих генов, каждый из которых имеет небольшое влияние, то такие системы генов и соответственно определяемые ими признаки называются *полигенными*. В тех случаях, когда изменчивость признака имеет явно прерывистый характер, что обычно связано с действием одного («главного») гена, признак называется *моногенным*. Часто полигенные признаки называются количественными, а моногенные — качественными. Такая классификация признаков несколько условна, но удобна в практической работе.

При антропологических исследованиях мы имеем дело с обоими типами признаков, причем довольно широко распространена практика, когда непрерывно варьирующий (количественный) признак в соответствии с каким-либо эмпирическим правилом подразделяется на дискретные категории («большой—малый—средний», «темный—светлый» и т. п.). Особенно часто эта практика имеет место при описании пигментации, формы и общих размеров. В случае, если категории признака определяются без применения измерительного прибора («на глаз»), признак называется *описательным*. В антропологии постоянно и не безуспешно ведутся исследования по разработке количественных (измерительных) методов с целью избавиться от неизбежного субъективизма описательных приемов. Но ввиду того, что многие измерительные методы либо очень сложны, либо разработаны недавно, наши сведения о разнообразии современного человечества по некоторым важным признакам основаны на описательных методах. В тех случаях, когда есть стандартные шкалы, общепринятые и легко воспроизводимые описания категорий признаков, описательные методы обладают вполне достаточной разрешающей способностью.

Конкретный набор изучаемых признаков зависит от целей исследования. На настоящий момент трудно найти какую-либо систему в организме, не рассмотренную с антропологической точки зрения. Ниже дано описание лишь незначительной части признаков. Для более детального знакомства необходимо обратиться к специальным методическим работам, указанным в списке литературы в конце книги: Martin, 1928; Бунак, 1941; Дебец, 1951; Race, Sanger, 1962; Дебец, Алексеев, 1964; Алексеев, 1966; Гладкова, 1966; Зубов, 1968; International Biological Programm, 1969; Методика морфофизиологических исследований в антропологии, 1981 Хить, 1983; Спицын, 1985 и др.

В связи с понятием «признак» необходимо упомянуть еще об одной проблеме — методической сопоставимости описаний и измерений, проведенных разными исследователями. Данная проблема касается в первую очередь описательных и некоторых измерительных признаков головы и тела. Здесь возможны два источника несопоставимости — сам метод и субъективные ошибки исследователя, причем различия между результатами обследований, проводимых разными специалистами, могут быть очень велики. Ошибки возможны также при определении групп крови, дерматоглифического узора, при молекулярнобиологических исследованиях, но они, как правило, не носят систематического характера.

Пигментация. Основную роль в определении цвета кожи, волос и глаз играют пигментные меланины. Они могут быть черные, коричневые и желтые. Молекулы меланинов — это сложные полимеры, производные тирозина и белков. Производятся меланины специальными пигментными клетками — меланоцитами. Синтез меланинов происходит с помощью ферментативного окисления тирозина. Он может усиливаться ультрафиолетовым излучением и специальным гормоном (меланотропином).

В коже меланоциты расположены в самом нижнем слое эпидермиса — мальпигиевом. Внутри меланоцитов меланиновые молекулы по мере синтеза образуют гранулоподобные структуры (меланосомы), которые собственно и являются основной единицей пигментации. Они обладают способностью мигрировать в поверхностные слои кожи. Количество и расположение меланиновых гранул создают основную изменчивость цвета кожи — от практически черного до очень светлого. Количество же меланоцитов одинаково у людей с сильными различиями в цвете кожи. Степень пигментации зависит от *активности* меланоцитов, а не от их количества.

Большая часть гаммы оттенков цвета кожи у здорового человека определяется сочетанием различных по цвету меланинов и отчасти — просвечиванием гемоглобина крови через кожу (румянец и розоватые оттенки у светлокосых индивидов), а также состоянием поверхностного (рогового) слоя эпидермиса. Предполагается и некоторое влияние толщины гранулярного слоя.

Цвет кожи определяется либо сравнением со стандартной цветовой шкалой, либо спектрофотометрически. Наиболее удачный участок для определения — внутренняя поверхность плеча. Эта часть тела не только обычно хорошо закрыта от воздействия света, но и наименее предрасположена к загару.

При колориметрии измеряется отраженный свет стандартного источника и применяются различные светофильтры. При длине волны 685 нм кожа жителя Нигерии отражает 24% света, а жителя средней Европы — 64%. Различные буроватые и смугловатые оттенки имеют промежуточное значение (рис. 71).

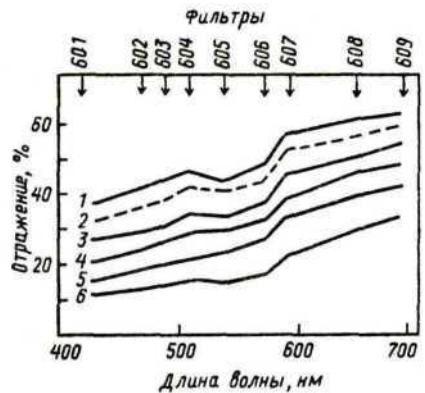


Рис. 71. Средние величины отраженного света при спектрофотометрии кожи европеоида (1), монголоида (2), бэкрасса европеоидно-негроидного метиса с европеоидом (3), гибрида первого поколения европеоида с негроидом (4), бэкрасса такого гибрида с негроидом (5) и негроида (6) (по: Harrison, 1961)

Географическое распределение цвета кожи у современного человека достаточно закономерно (рис. 72). Наиболее темнопигментированы экваториальные группы. По мере удаления от экваториальной зоны кожа светлеет. Эта закономерность привела исследователей к предположению о приспособительном значении цвета кожи. Из житейского опыта хорошо известно явление «загара», т.е. потемнения кожи при действии солнечного света или других источников излучения. Причина

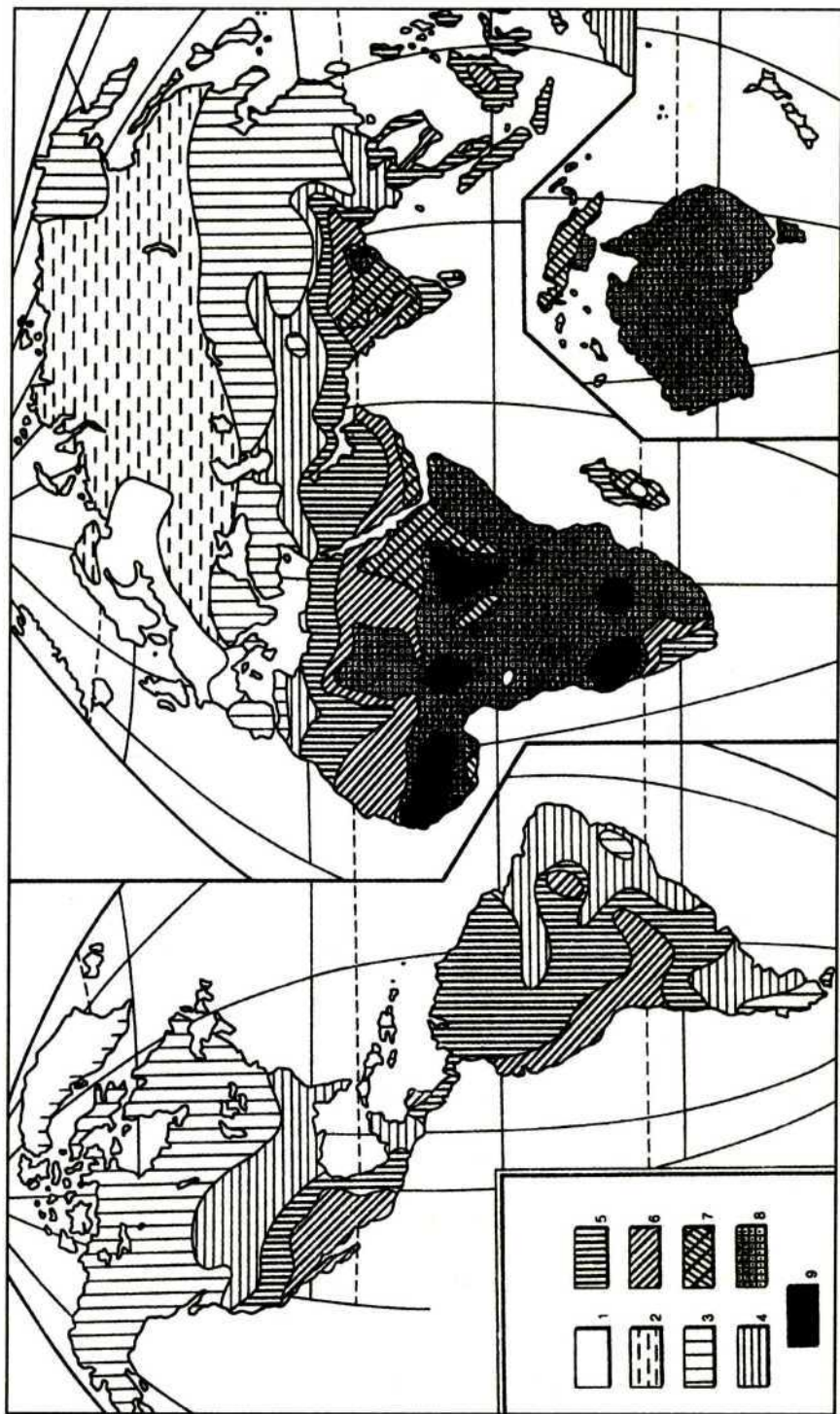


Рис. 72. Карта географического распределения цвета кожи без учета населения недавнего проживания (фактически по состоянию на XIV в.н.э.). Условные обозначения в соответствии со шкалой цвета кожи Лушана: 1 — оттенки 3, 7-9 (светлые); 2 — 10-14 (смуглые); 3-9 — 18-26. Карта составлена по Biassutti в модификации Спильшна (1985)

этого — световая активация меланоцитов. Покраснение кожи и болезненный зуд (вплоть до сильного ожога) на начальной стадии загара, а также повышенная частота рака кожи у светлокожих индивидов в условиях усиленной солнечной инсоляции хорошо демонстрирует защитные свойства меланина. В первую очередь это относится к ультрафиолетовой части спектра. Воспаление кожи (эритема) обусловлено действием световых волн длиной около 300 нм. Той же частью спектра инициируется синтез витамина D₂. При его дефиците развивается рахит. Собственно потемнение кожи в результате выработки меланина происходит под действием части спектра с длиной волны около 350 нм. Однако ультрафиолетовое излучение составляет только 10% лучистой энергии, достигающей земной поверхности. На видимый свет приходится 45% и столько же на инфракрасный. Они являются основными источниками тепла. Источником теплового излучения может быть не только непосредственный солнечный свет, но и любое нагретое тело. Темная кожа с ее большей поглощающей способностью будет больше нагреваться. Теплоотдача у темнокожих индивидов лишь ненамного больше (примерно на 2-3%), чем у светлокожих.

Предполагается, что эти особенности причин и следствий пигментации кожи привели к наблюдаемой географической закономерности и к исключениям из нее, на чем мы специально остановимся в дальнейшем.

Точных данных о типе наследования цвета кожи до сих пор нет, но результаты обследования популяций смешанного происхождения и посемейные исследования свидетельствуют в пользу гипотезы о наличии 4 генов без доминирования и с примерно равным аддитивным действием.

Цвет волос обусловлен количеством и типом пигмента в корковом слое волосяного стержня. Основных пигментов два — меланин и феомеланин, последний имеет красноватый оттенок. Иногда его называют диффузным, в противоположность зернистому (темному) меланину. Известно, что при большом количестве меланина наличие феомеланина маскируется. При малом количестве меланина возможны две ситуации: а) феомеланин есть, и волосы имеют различные красноватые оттенки; б) феомеланина нет или очень мало, тогда волосы имеют светло-серый, светло-пепельный оттенок. Цвет волос определяют либо с помощью стандартных шкал из прядей естественных (или искусственных) волос, либо спектрофотометрией отраженного света, либо колориметрией растворов с пигментными вытяжками. Последний способ позволяет фиксировать присутствие феомеланина даже при маскирующем эффекте меланина (т.е. в очень темных волосах). Это дает возможность более детального анализа генофонда популяции и особенно важно при сравнении темноволосых популяций (они составляют большинство человечества). О типе наследования цвета волос известно немного. Рыжий цвет волос, видимо, связан с гомозиготностью по рецессивному гену. Содержание меланина скорее всего контролируется 4-6 локусами аналогично цвету кожи. В светлопигментированных популяциях часто наблюдается мозаицизм в окраске отдельных волос у одного и того же индивида.

Волосы разного цвета отличаются друг от друга отражательной способностью (рис. 73), что позволяет делать предположения о возможном адаптивном значении цвета волос при неодинаковой солнечной инсоляции.

Цвет глаз зависит от количества и положения меланина в различных слоях сосудистой оболочки (радужины). Если в передних слоях пигмента нет, радужина окрашена в голубовато-серые тона. Это объясняется тем,

что в свете, отраженном от непигментированного переднего слоя, преобладает коротковолновая часть спектра из-за релеевского рассеяния. При большом количестве пигмента в передних слоях радужина имеет различные карие оттенки. Если же пигмент в передних слоях разрежен, то голубоватые и буро-коричневые оттенки, сочетаясь в разных пропорциях, дают разнообразные смешанные цвета.

До сих пор для определения цвета глаз не разработан инструментальный метод (типа спектрофотометрии). Чаще всего используют две описательные шкалы — Р. Мартина и В. В. Бунака. Шкала В. В. Бунака очень удачна в том смысле, что дает возможность достаточно объективно описать множество индивидуальных вариации цвета радужины, используя только двенадцать категорий. В этой шкале выделено три основных

типа: темный, переходный (смешанный) и светлый. Каждый тип в свою очередь разделен на четыре варианта:

Тип 1 — темный

- № 1 — черный (зрочок неотличим по цвету от радужины);
- № 2 — темно-карий (радужина окрашена равномерно);
- № 3 — светло-карий (светлее № 2 и с неравномерно окрашенной радужинной);
- № 4 — желтый (встречается редко).

Тип 2 — переходный (смешанный)

- № 5 — буро-желто-зеленый (преобладают бурые и желтые элементы);
- № 6 — зеленый;
- № 7 — серо-зеленый;
- № 8 — серый или голубой с буро-желтым венчиком вокруг зрочка.

Тип 3 — светлый

- № 9 — серый (различные оттенки);
- № 10 — серо-голубой (обычно с рисунком из полос);
- № 11 — голубой (рисунок может быть);
- № 12 — синий (редкий).

По некоторым данным, светлоглазые индивиды воспринимают фиолетово-голубой конец спектра лучше, чем темноглазые. Также есть предположение, что они имеют более высокую разрешающую способность при рассматривании объектов в дымке и тумане. С другой стороны, при

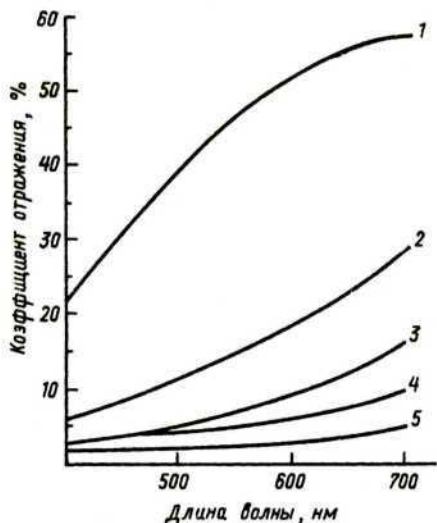


Рис. 73. Рефлектиметрия цвета волос у европеоида-альбиноса (1), светловолосого европеоида (2), рыжеволосого европеоида (3), европеоида шатена (4) и негроида (5) (Barnicot, 1957: цит. по Харрисону и др., 1979)

сильном световом потоке темные глаза лучше защищают чувствительную сетчатку от повреждений.

Было сделано несколько работ по наследованию цвета глаз. Чаще всего исследователи предполагают наличие 2-3 генов с аддитивным действием и неполным доминированием темных оттенков (?).

Пигмент может окрашивать некоторые слизистые части тела, в частности губы у темнопигментированных групп. У новорожденных представителей всех рас (но чаще более пигментированных) бывает пигментное пятно в области крестца, обычно оно синеватое. Присутствием феомеланина в коже объясняется наличие так называемых «веснушек».

В Европе наблюдается определенная взаимосвязь между степенью пигментированности кожи, волос и глаз, но она не полная, и встречаются популяции с «дискордантной» пигментацией, когда волосы темные, а глаза светлые. Для индивидуальной характеристики такое сочетание в Средней Европе не редкость. В некоторых популяциях, особенно по южному берегу Балтики, довольно часто встречаются индивиды с очень светлыми волосами и светло-кариими глазами. Причины подобных феноменов разные. Возможно, что это результат генотипических различий в регуляторных *тканевых* генах по аналогии с мозаицизмом в цвете волос у одного и того же индивида. Заслуживает внимания и гипотеза о двух независимых ареалах возникновения депигментации по цвету волос и глаз в Евразии.

Альбинизм встречается примерно с одинаковой частотой во всех расах. Интересно, что есть сообщения об утолщении кожи на задней поверхности шеи и плеч у негров-альбиносов. Трактуются это как защитная реакция в условиях сильной инсоляции при отсутствии пигмента.

Очень редко (в пределах частоты мутаций) в темнопигментированных популяциях появляются индивиды со светлыми глазами или волосами. В популяциях австралийских аборигенов Западной Пустыни со значительной частотой присутствует ген светловолосости. Судя по смешанным бракам с европеоидами, у папуасов есть ген, определяющий рыжеволосость (т.е. детерминирующий образование феомеланина).

Волосной покров головы. При описании популяций по волосному покрову головы оценивают форму и жесткость волос. Форма волос, как и признаки пигментации, входит в набор обязательных различительных признаков в традиционных расовых классификациях. Под «формой» понимают собственно форму волос (прямые, волнистые и т.д.) и их жесткость.

По форме выделяют: прямые, широковолнистые, волнистые, узковолнистые, локоновые, вьющиеся, слабокурчавые, сильнокурчавые, слабоспиральные и сильноспиральные. Степень изгиба коррелирует с формой поперечного среза. Прямые волосы близки к округлым на срезе, а по мере усиления изгиба срез становится все более овальным. Есть также корреляция между формой волоса и величиной изгиба его корневой (подкожной) части и соответственно углом, под которым он проходит через поверхность кожи. Угол выхода из кожи пропорционален толщине дермы.

Определяется форма волос по описаниям в методиках и по шаблонным образцам. Форма наследуется, видимо, несколькими генами с аддитивностью, но есть вполне определенный эффект доминирования изогнутых форм над прямыми. У двух прямоволосых супругов дети прямоволосы. Если супруги различаются по форме волос, то у детей она может

**Некоторые параметры поперечного сечения волос в выборках из различных групп
(по Vernal, 1962)**

Группа	Образцы волос, N	Индекс	Площадь среза, мкм^2
Китайцы, $N=20$	580	0,83	5817
Жители Западной Европы, $N=21$	609	0,71	3787
Индусы, $N=26$	754	0,73	4993
Нигерийцы, $N=20$	551	0,60	4649

Примечание: различия между параметрами поперечного сечения волос у каждого индивида, между индивидами одной выборки и между выборками достоверны на 0,01-м уровне, кроме попарных различий между индусами и нигерийцами и китайцами по площади среза и индусами и западноевропейцами — по индексу.

быть разнообразной, но не более изогнутой, чем у супруга с более волнистыми волосами. Судя по всему волнистая форма волос является гетерозиготным состоянием.

По степени жесткости выделяют обычно два варианта волос — жесткие (тугие) и мягкие. Определяют их описательно — «на ощупь», и хотя это не очень убедительный способ, но для массовых и тем более полевых исследований он на данный момент единственный. При изучении поперечного среза волоса различия между жесткими и мягкими волосами довольно отчетливы (табл. 9). Первые имеют большую площадь среза, а края клеток кутикулярного слоя плотно прилегают друг к другу. Мягкие волосы кроме меньшей площади среза имеют приподнятые клеточные края, что способствует сцеплению волос друг с другом. При курчавых волосах образуется своеобразный «ковер». Иногда такие волосы называют шерстovidными. Данных о наследовании жесткости в литературе нет.

Форма и жесткость наследуются независимо, поэтому возможны любые сочетания этих двух характеристик. Как правило, при описаниях популяций жесткость и форма характеризуются по волосяному покрову головы.

Третичный волосяной покров также может иметь диагностическое значение. Он развивается в период полового созревания на лобке и в подмышечных впадинах у представителей обоих полов, а у мужчин может иметь значительное развитие также на лице, груди, животе и конечностях. Внутри- и межгрупповые колебания развития этого признака могут быть очень сильными — от практически полного отсутствия до очень высоких степеней обволошенности всего тела. Для этого признака характерна и большая возрастная изменчивость.

Развитие третичного волосяного покрова на разных участках тела имеет коррелированный характер, но есть популяции и группы населения, а также отдельные индивиды, у которых сильный рост бороды и усов может сочетаться с очень слабой обволошенностью тела. Обратная ситуация практически не встречается. Оценка развития проводится описательно, чаще всего только для роста бороды (рис. 74) и обволошенности груди. Из-за сильной возрастной изменчивости в подсчеты для взрослой части популяции включаются лишь индивиды старше 25 лет.



Рис. 74. Схема определения развития бороды по 5-балльной шкале. Словесное описание см. в книгах: Бунак В. В. Антропометрия. М., 1941; Дебец Г. Ф. Антропологические исследования в Камчатской области. М., 1951.

На голове наиболее длинными вырастают прямые и жесткие волосы, самые короткие — спиральные. Седина и облысение чаще встречаются у европеоидных групп. Делались различные предположения о возможном приспособительном значении различных типов и особенностей волосяного покрова. В первую очередь рассматривалась возможная связь волосяного покрова головы с терморегуляцией. Напомним, что примерно 20% энергозатрат при теплообмене приходится на область головы. В виде гипотезы высказывалась идея, что круглые в сечении, прямые, с ровной кутикулярной поверхностью и развитой медуллярной частью, с большими межклеточными воздушными пространствами волосы способствуют наибольшей температурной изоляции. Предполагается, что такой же эффект, но за счет воздуха в межволосном пространстве, могут давать плотно сплетенные курчавые волосы.

В литературе нам не встретилось описания появления прямоволосых индивидов в группах курчавоволосых за счет мутации, но среди первых курчавоволосые индивиды изредка встречаются. Чаще всего эта особенность держится в семьях, но бывает трудно установить, результат ли это недавней мутации, или так называемая фенкопия.

Морфология мягких тканей лица. Особенности морфологии мягких тканей лица часто имеют существенное значение при сравнении различных групп людей. Во-первых, строение лица, наравне с пигментацией и волосяным покровом, является важным опознавательным признаком. Во-вторых, лицо и голова в целом представляют собой средоточие входов для информации о внешнем мире, а через речь и мимику — источником информации для других людей. Из психологических экспериментов известно, что при опознании другого человека наш взгляд в основном сканирует треугольник, основанием которого является отрезок, соединяющий наружные углы глаз, а вершиной — середина ротовой щели. Можно сказать, что внешняя морфология сенсорных систем — также важный источник информации.

В строении мягких тканей глазничной области чаще всего описывается ширина глазной щели (широкая, средняя, узкая), ее наклон, т.е. уровень расположения наружного и внутреннего углов, степень развития складки верхнего века и наличия небольшой, самостоятельной по своему морфологическому происхождению складки, прикрывающей внутренний угол глаза — так называемый эпикантус (рис. 75). Последние два признака имеют значительную возрастную изменчивость и положительно скоррелированы с жиротложением на лице. В некоторых работах по монголоидно-

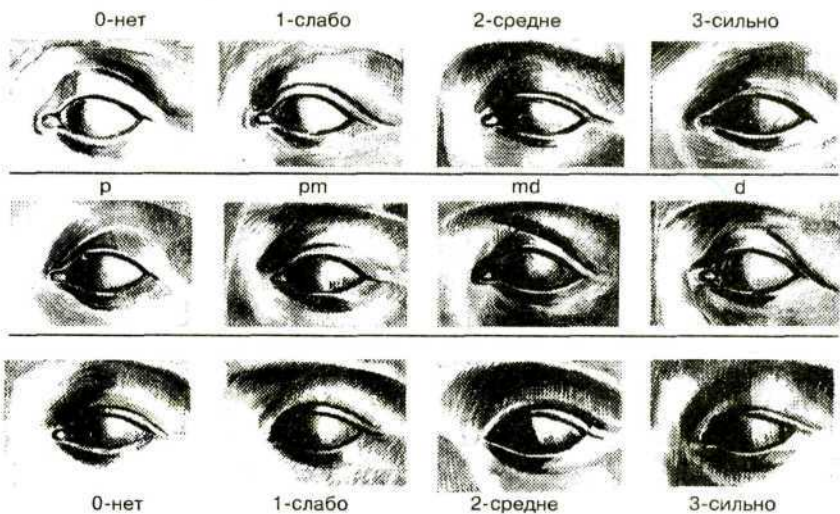


Рис. 75. Особенности строения глазной области. *Верхний ряд* — степень развития складки верхнего века, которая оценивается независимо от протяженности. Второй ряд — принципы оценки протяженности складки верхнего века независимо от степени ее развития: *p* — означает развитие в проксимальной области; *m* — в медиальной; *d* — в дистальной. *Нижний ряд* — степень развития эпикантуса независимо от развития складки верхнего века

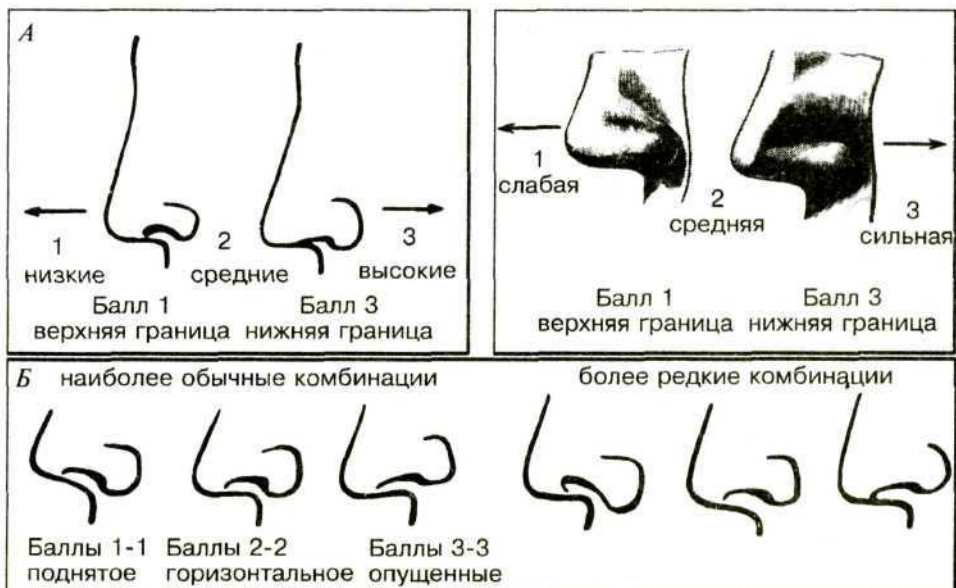


Рис. 76. Методы балльной оценки высоты крыла носа и выраженности крыльевой борозды (А). Высота крыла (слева) оценивается независимо от выраженности борозды: балл 1 — при высоте крыла 1/5 от высоты носа; балл 3 — при высоте 1/3 от высоты носа. Выраженность борозды (справа) оценивается как ее протяженность. На Б обычные и более редкие комбинации положения кончика и основания носа

европеоидным метисам высказываются предположения о типе наследования эпикантуса. Предполагается участие двух локусов с внутрилокусным кодоминированием.

Для оценки пропорций носа используются его длина (иногда ее называют высотой) и ширина в крыльях. Отношение ширины к длине (носовой указатель) имеет значительную межгрупповую изменчивость. На общее представление о строении носа сильно влияют положение его кончика и основания по отношению к горизонтали и так называемая высота крыльев носа, т.е. положение крыльевой борозды на боковой стенке носа (рис. 76). Выступление носа и форма его профиля больше относятся к развитию его костной основы (рис. 77).

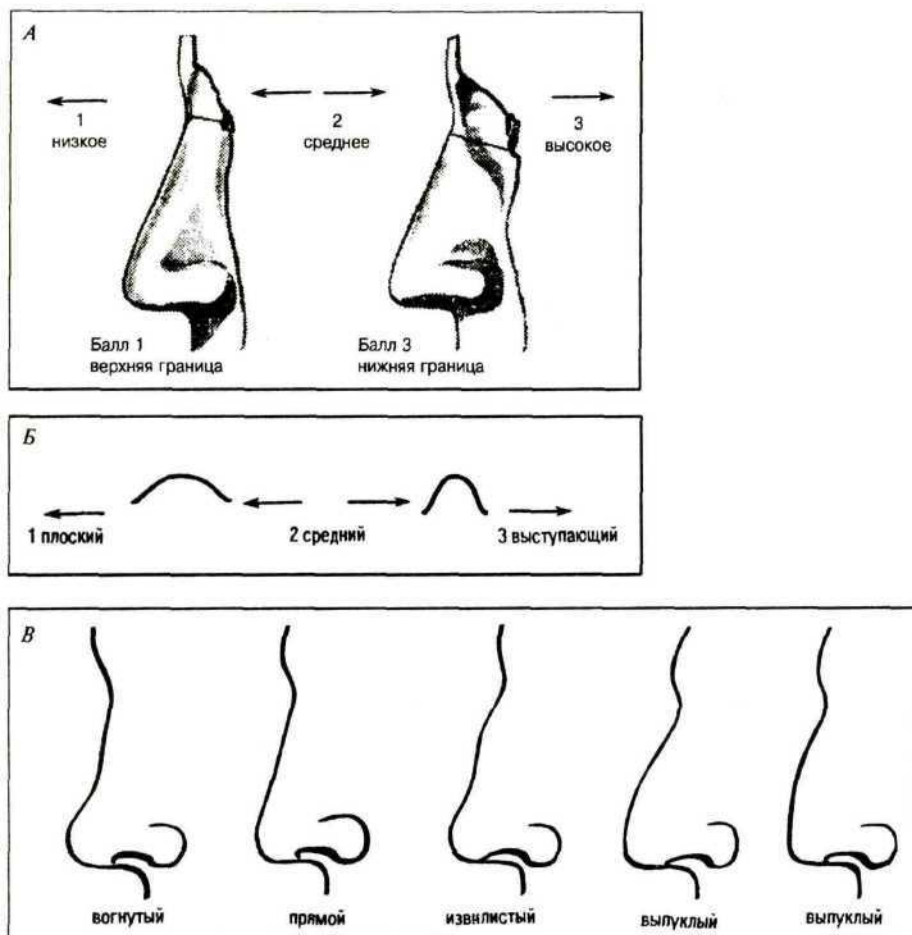


Рис. 77. Оценка высоты переносья (А), поперечного профиля спинки носа (Б) и профиля спинки носа (В). Высота переносья оценивается как абсолютная проекционная высота над углом глаза. Поперечный профиль спинки (сечение через верхнюю часть спинки около переносья) оценивается независимо от высоты переносья. Профиль спинки носа определяется отдельно в костной и хрящевой части и обязательна оценка общего профиля. Вогнутость костной спинки носа на переносье не принимается во внимание. Изображены наиболее частые сочетания, остальные встречаются редко или являются невозможными (2-2-3; 1-1-4 и т.д.)

В точке пересечения горизонтали, проходящей через зрачки, и вертикали, делящей лицо пополам (область переносья), часто определяется признак, важный для идентификации «монголоидности». Это так называемое носо-бровное расстояние — расстояние между линией, соединяющей нижние края бровей, и наиболее вдавленной точкой переносья. В монголоидных группах оно больше, чем в других.

В области рта используются обычно три признака: «толщина» губ (расстояние между краями слизистой в сагиттальной части), ширина рта и контур профиля верхней губы. Последний признак может иметь самостоятельное значение независимо от выступания вперед челюсти (рис. 78—80).

Ушная раковина сильно варьируется по форме внутри популяций, а по величине имеет некоторую тенденцию к межгрупповой вариации.

Остеологические признаки. В эту категорию попадают признаки, техника измерения которых на живом человеке и ископаемом материале (скелете) часто бывает близкой, поэтому данные признаки важны при рассмотрении временных изменений в генофонде популяций. Большинство

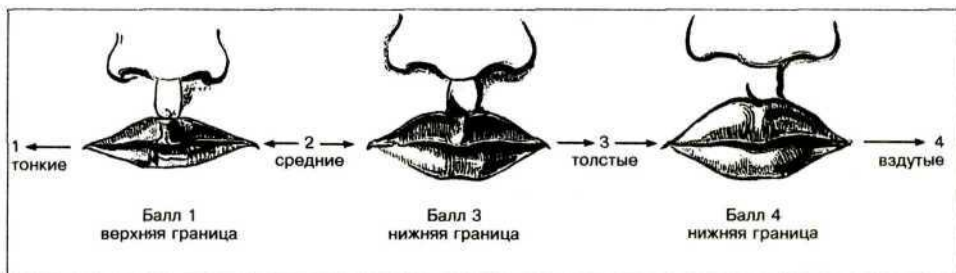


Рис. 78. Метод оценки толщины губ (в случае различий в толщине верхней и нижней губы они оцениваются отдельно; ширина рта во внимание не принимается)



Рис. 79. Метод оценки профиля верхней губы (оценивается его общее направление независимо от вогнутости или выпуклости линии профиля)



Рис. 80. Метод оценки высоты верхней губы

остеологических признаков наследуются значительным количеством локусов. Средовая составляющая в наследуемости может быть достаточно высокой. Принципы измерения данных признаков приведены на схемах (рис. 81). Мы остановимся лишь на некоторых, имеющих существенную географическую изменчивость и часто применяющихся для различения популяций.

На голове (и на черепе) чаще всего измеряют: продольный, поперечный и высотный диаметры мозговой коробки, высоты лица и носа (а также грушевидного отверстия на черепе), орбиты и ширину лба, скуловую и нижнечелюстную ширину, а также ширину носа (на черепе — грушевидного отверстия) и орбиты. Как абсолютные, так и относительные размеры этих признаков значительно варьируют между группами.

При диагностике так называемых больших рас важное значение имеют признаки горизонтальной и вертикальной профилировки лица (рис. 82). Под горизонтальной профилировкой лица понимают степень его уплощенности, т. е. степень близости различных точек поверхности лица к воображаемой плоскости, перпендикулярной к нему. Под вертикальной профилировкой понимают степень выступания вперед (в вертикальной саггитальной плоскости) различных отделов и точек лица. Углы и указатели горизонтальной профилировки хорошо диагностируют по вектору

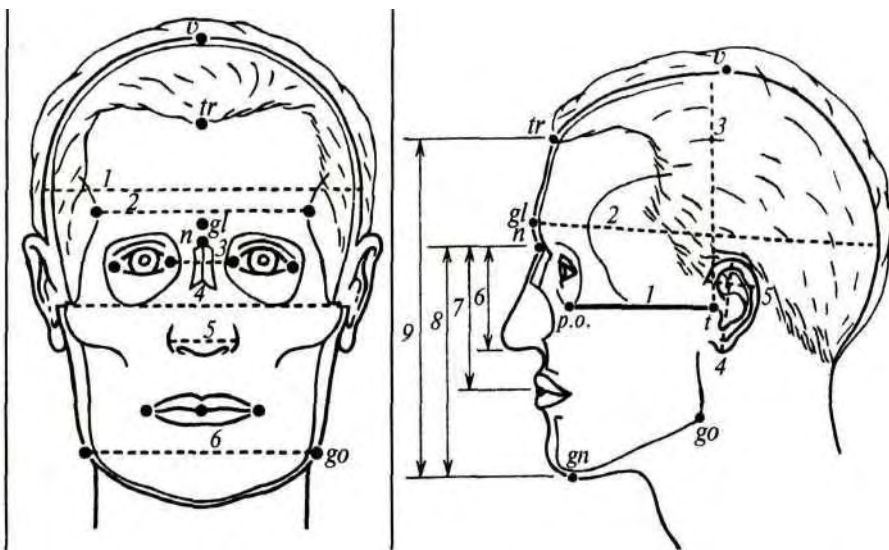


Рис. 81. Основные точки и размеры при измерениях головы.

Точки: *v* — верхушечная; *tr* — трихион; *g* — глабелла; *n* — назион (верхненосовая); *t* — трагион (козелковая); *go* — гонион; *gn* — гнатион. *Размеры в норме анфас:* 1 — максимальная ширина черепа; 2 — наименьшая ширина лба; 3 — расстояние между внутренними углами глаз; 4 — скуловая ширина (ширина лица); 5 — ширина носа; 6 — ширина нижней челюсти. *Размеры в профилной норме:* 1 — линия, проходящая через козелковую точку и нижний край орбиты, так называемая франкфуртская горизонталь (горизонтальность данной линии является стандартным положением при описаниях и измерениях головы); 2 — наибольшая длина головы (продольный диаметр); 3 — высота головы; 4 — длина уха; 5 — ширина уха; 6 — высота носа (может измеряться от нижнего края бровей, от назион и от наиболее глубокой точки переносья); 7 — высота средней части лица; 8 — морфологическая высота лица; 9 — физиономическая высота лица (рисунок по Vallois, 1965)

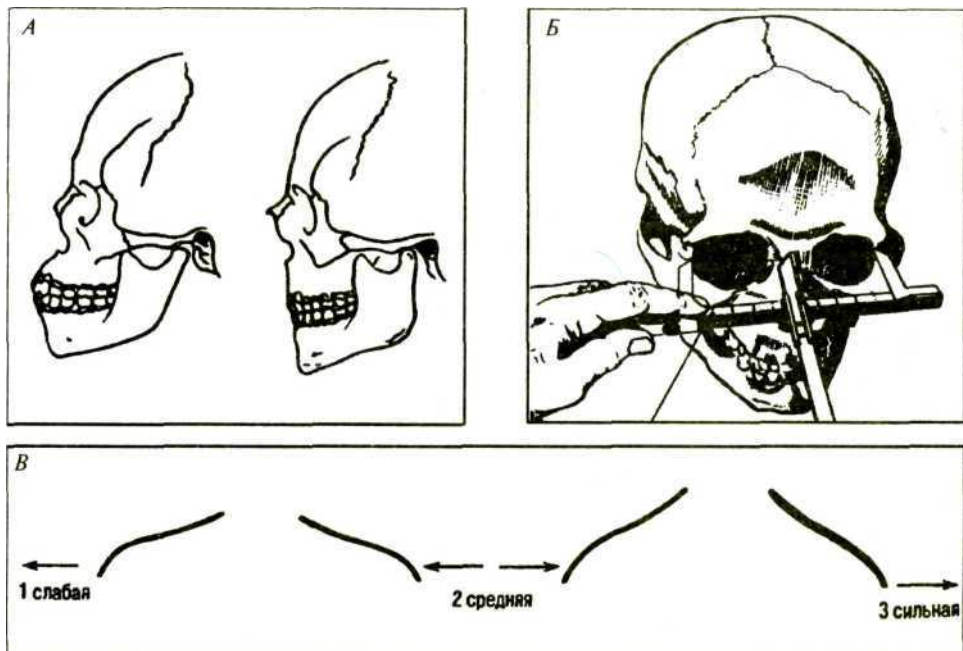


Рис. 82. Различия в вертикальной профилировке (А); описательное определение горизонтальной профилировки лица (сечение на уровне скуловых дуг), оценка производится независимо от выступающего носа и абсолютной ширины лица (Б); измерение горизонтальной профилировки на черепе (В')

европеоиды—монголоиды, а вертикальной — по вектору европеоиды—негроиды. Эти признаки особенно важны при работе с древним населением, когда исследователь лишен возможности ориентироваться на пигментацию и другие признаки внешности.

Из признаков, характеризующих величину и форму тела, при анализе межгрупповой географической изменчивости применяют, как правило, лишь немногие: слишком велики индивидуальные вариации в морфологии тела. Чаще всего используют длину тела и его пропорции (рис. 83). В основном рассчитывают следующие пропорции: соотношения длины корпуса и длины ноги, длины руки и ноги, ширины плеч и ширины таза, дистальных и проксимальных отделов (сегментов) конечностей и грудной клетки (табл. 10). Некоторые из них вместе с признаками состава тела, несомненно, связаны с приспособительными реакциями организма. С известной осторожностью можно говорить о различиях в пропорциях сегментов конечностей между экваториалами и монголоидами. Заметим, что многие характерные для группы пропорции устанавливаются очень рано в ходе онтогенеза и сохраняются на протяжении всей жизни без изменений. Это указывает на существенную наследственную составляющую регуляторных генов в их детерминации, что может служить хорошей предпосылкой для поддержания межгрупповых различий.

Одонтологические признаки. В первом разделе учебника различные особенности строения зубов упоминались неоднократно. Но одонтология дает значительный материал для изучения изменчивости не только древнего,

но и современного человека. Обычно выделяют две группы одонтологических признаков — измерительные и описательные. В первую попадают измерения коронки зуба и его корневой системы, во вторую — признаки всего зубного ряда, отдельные признаки на зубе и размеры челюстей в краниологии (рис. 84).

Различия между группами людей устанавливаются по комплексу редуцированных признаков и по признакам, не связанным с общим направлением редуциации зубной системы у человека (Зубов, 1968) (табл. 11).

Наследственные факторы играют значительную роль в детерминации одонтологических признаков. Почти все они определяются многими локусами (полигенны), но есть признаки с довольно простой системой наследования. Например, бугорок Карабелли, вероятнее всего, определяется одним локусом с парой кодоминантных аллелей.

Дерматоглифические признаки. Под дерматоглификой понимают изучение узоров ладоней и подошв, создаваемых кожными гребешками. Его проводят на отпечатках, сделанных на бумаге типографской краской. Индивидуальность комбинации узоров каждого человека создает поистине необозримый полиорфизм. Его можно систематизировать, если сделать допущения о несущественности некоторых отклонений от основного варианта (типа) узора.

Кожные узоры состоят из комбинации элементарных рисунков — трирадиусов и дельт (рис. 85, 86). Классическая схема определения и подсчета типов узоров была систематизирована американскими исследователями Х. Камминсом и Ч. Мидло. Есть и другой способ учета узорности, основанный на топологическом правиле Л. Пенроуза:

$$D + L = T + 1,$$

где D — число пальцев, L — число петель, T — число трирадиусов. Согласно этому правилу, на любой замкнутой поверхности, заполненной параллельными линиями, которые подходят к границам под прямым углом, формируются рисунки двух типов — петли и трирадиусы. Они комбинаторны, а число трирадиусов на любой ладонной или подошвенной поверхности зависит от числа пальцев.

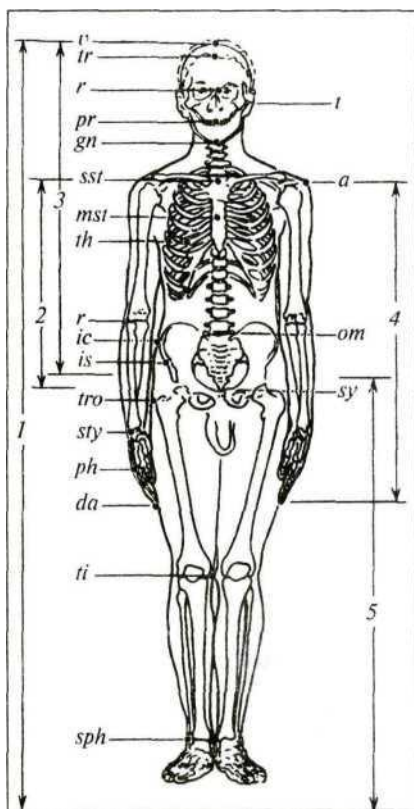


Рис. 83. Некоторые антропометрические точки и размерные признаки на теле: a — плечевая; sst — верхнегрудинная; mst — среднегрудинная; r — лучевая; r — тазогребневая; is — подвздошноостистая; sy — лобковая; tro — вертлужная; sty — шиловидная; da — пальцевая; ti — верхнеберцовая. 1 — длина тела; 2 — длина туловища; 3 — длина корпуса; 4 — длина руки; 5 — длина ноги (Рогинский, Левин, 1978)

**Рубрикация длины тела и некоторых относительных показателей (индексов)
формы тела и головы**

<i>Длина тела, см (указана для мужчин, для женщин — минус 9 см)</i>	
карликовая	до 129,9
очень малая	130,0–149,9
малая	150,0–159,9
ниже средней	160,0–163,9
средняя	164,0–166,9
выше средней	167,0–169,9
большая	170,0–179,9
очень большая	180,0–199,9
гигантская	свыше 200,0
$\frac{\text{Рост сидя} \times 100}{\text{Длина тела}}$ — <i>кормический указатель</i>	
брахикормия (короткий корпус)	до 50,9
метриокормия (средний корпус)	51,0–52,9
макрокормия (длинный корпус)	53,0 и больше
$\frac{\text{Ширина таза} \times 100}{\text{Длина тела}}$	
стенопиэзия (узкий таз)	до 15,9
метриопиэзия (средний таз)	16,0–17,9
эурипиэзия (широкий таз)	18,0 и больше
$\frac{\text{Ширина таза} \times 100}{\text{Ширина плеч}}$	
трапециевидный корпус	до 69,9
средний корпус	70,0–74,9
прямоугольный корпус	75,0 и больше
$\frac{\text{Длина руки} \times 100}{\text{Длина тела}}$	
брахибрахиония (короткая рука)	до 44,9
метриобрахиония (средняя рука)	45,0–46,9
макробрахиония (длинная рука)	47,0 и больше
$\frac{\text{Длина ноги} \times 100}{\text{Длина тела}}$	
брахискелия (короткая нога)	до 54,9
метриоскелия (средняя нога)	55,0–56,9
макроскелия (длинная нога)	57,0 и больше
$\frac{\text{Поперечный диаметр головы} \times 100}{\text{Продольный диаметр головы}}$ — <i>головной указатель</i>	
долихоцефалия	до 75,9
мезоцефалия	76,0–80,9
брахикефалия	81,0 и больше
$\frac{\text{Морфологическая высота лица} \times 100}{\text{Скуловая ширина}}$ — <i>лицевой указатель</i>	
эурипрозопия (широкое лицо)	до 83,9
Мезопрозопия (среднее лицо)	84,0–87,9
лептопрозопия (узкое лицо)	88,0 и больше
$\frac{\text{Ширина носа} \times 100}{\text{Высота носа}}$ — <i>носовой указатель</i>	
лепториния (узкий нос)	до 69,9
мезориния (средний нос)	70,0–84,9
платириния (широкий нос)	85,0 и больше

Данный способ не только проще технически. Он позволяет проводить сопоставление групп, а также изучать наследование узоров в простой, двоичной системе понятий. Вместо $4 \cdot 10^{19}$ комбинаций узоров классической схемы метод Пенроуза-Лёш дает примерно $3 \cdot 10^4$ комбинаций на ладонь, что позволяет не только вести обработку данных на компьютере без потери информации, но и лучше сопоставлять данные разных авторов, а также делать проверку правильности расчетов по элементарной формуле. К сожалению, этот метод мало распространен.

Наиболее изучены пальцевые узоры на концевых фалангах. Выделяют четыре типа узоров (без учета смежных, переходных и т. п.): дуга — *A* (от английского «arch» — узор без трирадиуса), петля — *L* (от английского «loop» — один трирадиус), завиток — *W* (от английского «whorl» — два трирадиуса) и составной узор с двумя или более трирадиусами. При подсчете два последних варианта обычно объединяют в один.

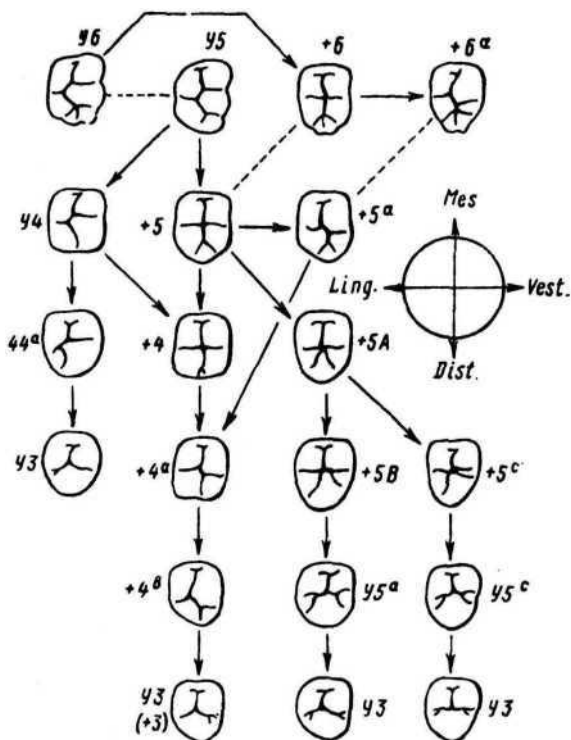


Рис. 84. Строение коронки нижних моляров в зависимости от числа и положения бугорков. Стрелками показаны возможные переходы одних форм в другие (по Zubov, 1968)

Таблица 11

Некоторые одонтологические признаки в разных группах населения (по Zubov, 1973)

Группа	Средний модуль верхних моляров, мм	Лопатообразность, %	Бугорок Карабелли на M_1 , %	Дистальный гребень тригониды на M_1 , %	5-бугорковый M_2 , %
Русские	10,00	3,6	41,8	3,4	9,3
Памирцы	9,83	-	21,5	3,5	6,6
Лопари	9,74	18,8	3,4	3,5	10,7
Негры	10,94	12,2	5,8	0,0	17,4
Австралийские аборигены	11,75	43,0	10,0	—	5,0
Эскимосы	10,75	95,3	0,0	33,3	76,6
Индейцы пекос	10,56	89,5	8,8	-	32,6

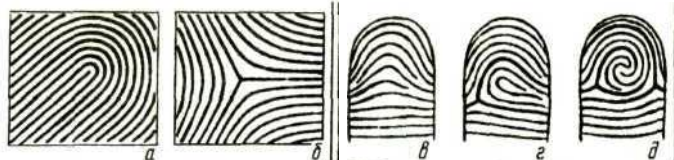


Рис. 85. Основные элементы папиллярных узоров: *a* — петля; *б* — трирадиус. Варианты пальцевых узоров (схематично): *в* — дуга; *г* — петля; *д* — круг или давойная петля

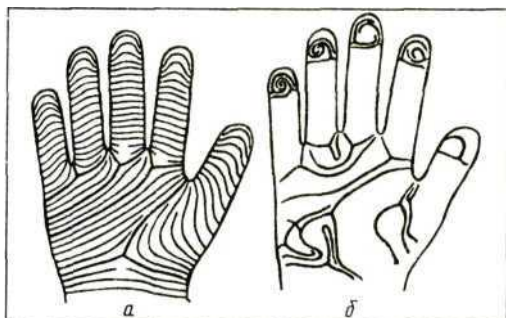


Рис. 86. Сложность дерматоглифического рисунка на ладони и пальцах: *a* — минимальная; *б* — максимальная

Кроме подсчета частоты встречаемости узора есть и обобщенные показатели. Наиболее распространен дельтовый индекс:

$$DL_{10} = \frac{L + 2W}{A + L + W} \cdot 10.$$

Если на всех пальцах есть только дуги, то DL_{10} равен 0, если завитки — то 20. По данным табл. 12 хорошо видно, что при значительной межгрупповой изменчивости нет полного совпадения с традиционными классификациями. Это вполне согласуется с фактом отсутствия взаимосвязи между дерматоглифическими и расоводиагностическими признаками. Некоторая

Таблица 12

Частота встречаемости пальцевых узоров в некоторых группах населения (по Т.Д. Гладковой, 1966), %

Группа	<i>A</i>	<i>L</i>	<i>W</i>	DL_{10}
Русские	7,3	63,0	32,1	12,23
Киргизы	2,5	47,2	46,3	14,38
Англичане	5,0	74,8	20,2	11,52
Испанцы	6,5	63,2	30,3	12,38
Конголезцы	7,7	62,6	29,5	12,16
Пигмеи	12,9	69,5	17,6	10,49
Бушмены	12,7	61,6	25,7	11,48
Китайцы	4,2	57,1	38,7	13,45
Австралийцы	0,9	38,0	60,9	15,98
Индийцы Майя	7,6	59,2	33,2	12,57

Средние величины общего пальцевого гребневого счета (по К. Chakraborty, 1979)

Регион	Число выборок	Мужчины, $\bar{x} \pm \bar{M}$	Число выборок	Женщины, $\bar{x} \pm \bar{M}$
Америка	9	148,3±4,3	6	137,0±10,4
Африка	17	145,3±1,8	16	128,4±1,8
Европа	13	156,0±1,4	13	147,21±1,3
Западная Азия	13	156,3±2,2	9	147,4±1,3
Восточная Азия	5	161,4±2,5	5	150,3±4,0
Океания	13	171,9±3,4	12	165,5±3,3
Мир в целом	70	155,8±1,4	61	147,8±1,8

географическая упорядоченность есть в признаке так называемого гребневого счета, при котором делается подсчет числа гребешков от дельты трирадиуса до центра узора (табл. 13).

Исследованиями Г. Л. Хить было показано большое диагностическое значение при решении антропологических задач следующего набора признаков: дельтовый индекс, индекс Камминса (обобщенный показатель направления линий на ладонях), положение осевого карпального трирадиуса, наличие узоров на гипотенаре и тенаре, наличие добавочных трирадиусов на ладонных межпальцевых подушечках. Важной особенностью этого набора признаков является отсутствие сколько-нибудь значительных внутригрупповых корреляций между отдельными признаками, что помогает избежать дублирования информации.

Изменчивость дельтового индекса в большой степени контролируется генетически, а изменчивость индекса главных ладонных линий имеет сравнительно небольшую наследственную составляющую. Оба признака относятся к классу полигенных. Видимо, практически нет дерматоглифических признаков, которые контролировались бы одним локусом, но некоторые признаки, как полагают, контролируются небольшим числом локусов.

§ 3. ПРИЗНАКИ С ДИСКРЕТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

Явление дискретной изменчивости чаще всего связано с ясно выраженными различиями в проявлении генетических различий на фенотипическом уровне. Норма реакции при этой изменчивости имеет узкие пределы, а средовые влияния недостаточны для сглаживания прерывистости распределения признака в популяции. С формальной точки зрения вышеприведенное определение полиморфизма касается только этой категории признаков, но с фактической стороны было бы абсурдно не считать полиморфизмом наличие в одной популяции светло- и темноглазых индивидов только потому, что есть люди с промежуточными оттенками. Именно поэтому часто делается разделение между просто полиморфизмом и генетическим полиморфизмом.

Иммунные системы крови. Большинство признаков этой категории представляют собой белковые и полисахаридные молекулы или конгломераты

молекул на поверхности форменных элементов крови — так называемые антигены. Они могут находиться также в свободном состоянии в плазме крови. В состав плазмы крови входят белковые молекулы с пространственными структурами, комплементарными к поверхностным структурам антигенов. Это антитела, задача которых с помощью таких структур присоединяться к антигенам и лишать их активности. Понятно, что антител к своим антигенам у каждого отдельного человека нет (в норме). Задача антител — инактивировать проникшие внутрь организма чужеродные белки. Индивидуальный набор антигенов и антител во многом определяет биохимическую индивидуальность человека. Таких систем у человека тысячи, но к настоящему моменту изучены сотни. По некоторым системам мы имеем сведения для большого числа популяций и можем составить карты их географического распространения. При этом следует помнить, что карты дают ориентировочную картину общего характера распределения частот генов. Использовать их для частных аналитических целей нельзя. Для этого есть другие способы анализа и графического изображения. Чаще всего применяют два способа картирования. При одном из них одинаковым условным обозначением заполняется территория популяции или системы популяций. При другом каждая обследованная популяция представлена точкой. Точки одинаковых частот соединяются линиями. Эти линии называются *изогенами* или *изофенами*, если речь идет об одинаковой частоте фенотипического признака, а не гена. Вектор, перпендикулярный изогенным линиям, называется *клиной*. Изменчивость вдоль такого вектора принято называть *клинальной*.

Система АВ0. Генетически детерминирована одним локусом с тремя основными аллелями. Локус расположен на 9-й хромосоме. Основная схема следующая.

Группа	Антигены на эритроцитах	Антитела в сыворотке
0 (I)	—	анти- <i>A</i> и анти- <i>B</i>
<i>A</i> (II)	<i>A</i>	анти- <i>B</i>
<i>B</i> (III)	<i>B</i>	анти- <i>A</i>
<i>AB</i> (IV)	<i>A</i> и <i>B</i>	нет

Аллель *A* имеет несколько вариантов. L^A и L^B доминируют над L . Поэтому соотношение генотипов и фенотипов следующее.

Генотип	Фенотип
$L^0 L^0$	0
$L^A L^0$	<i>A</i>
$L^A L^A$	<i>A</i>
$L^B L^0$	<i>B</i>
$L^B L^B$	<i>B</i>
$L^A L^B$	<i>AB</i>

Система АВ0 изучена у населения Земли очень хорошо. На картах показано мировое распределение частот аллелей этой системы по данным многих тысяч выборок из популяций всех антропологических типов (рис. 87, 88). Как всегда, на этих картах нет данных о недавно мигрировавшем населении.

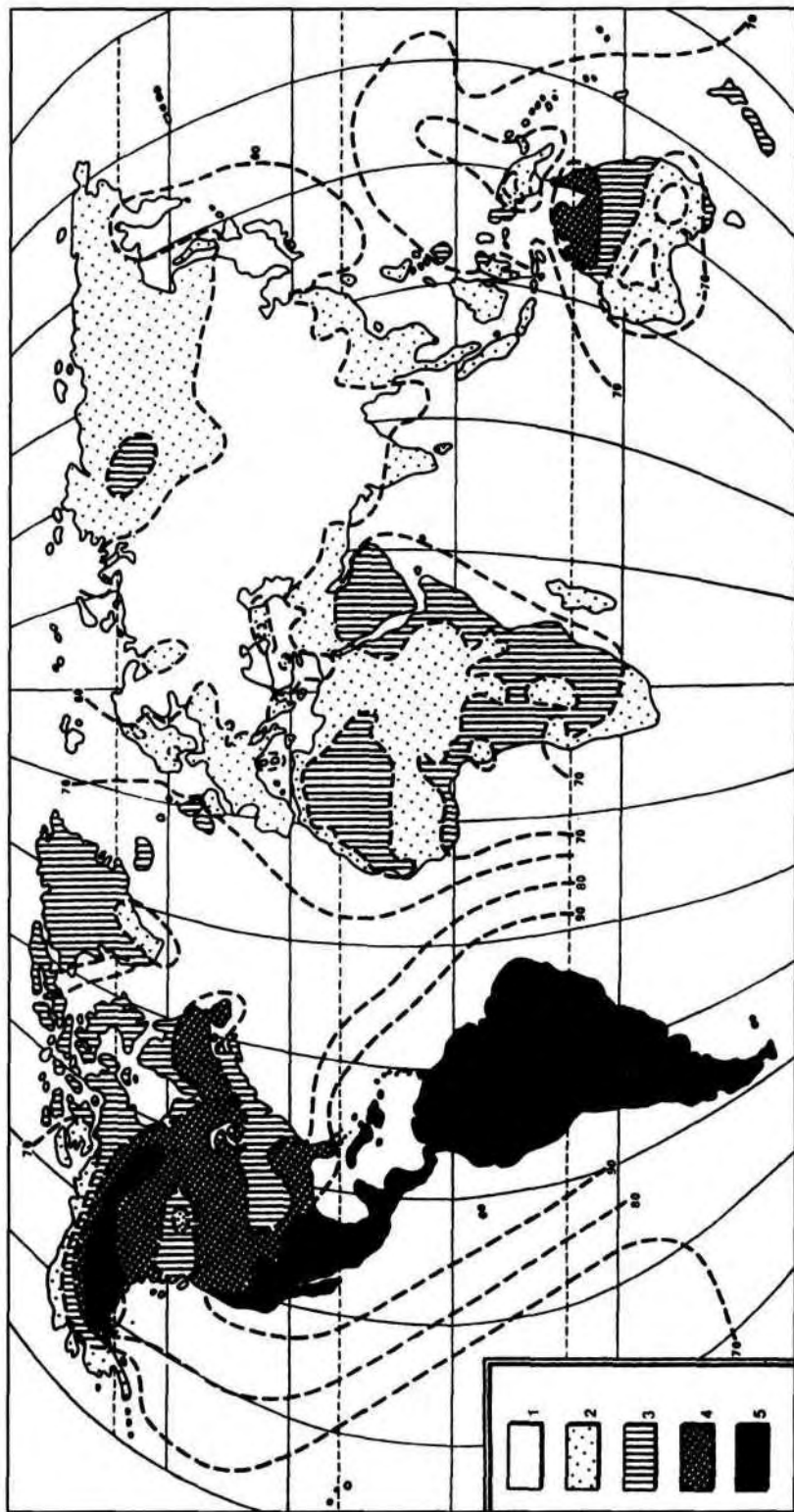


Рис. 87. Географическое распространение частоты аллеля 0 системы групп крови АВО (Mougrat et al., 1976; цит. по Харрисону и др., 1979).
 1 — 50–60%; 2 — 60–70%; 3 — 70–80%; 4 — 80–90%; 5 — 90–100%

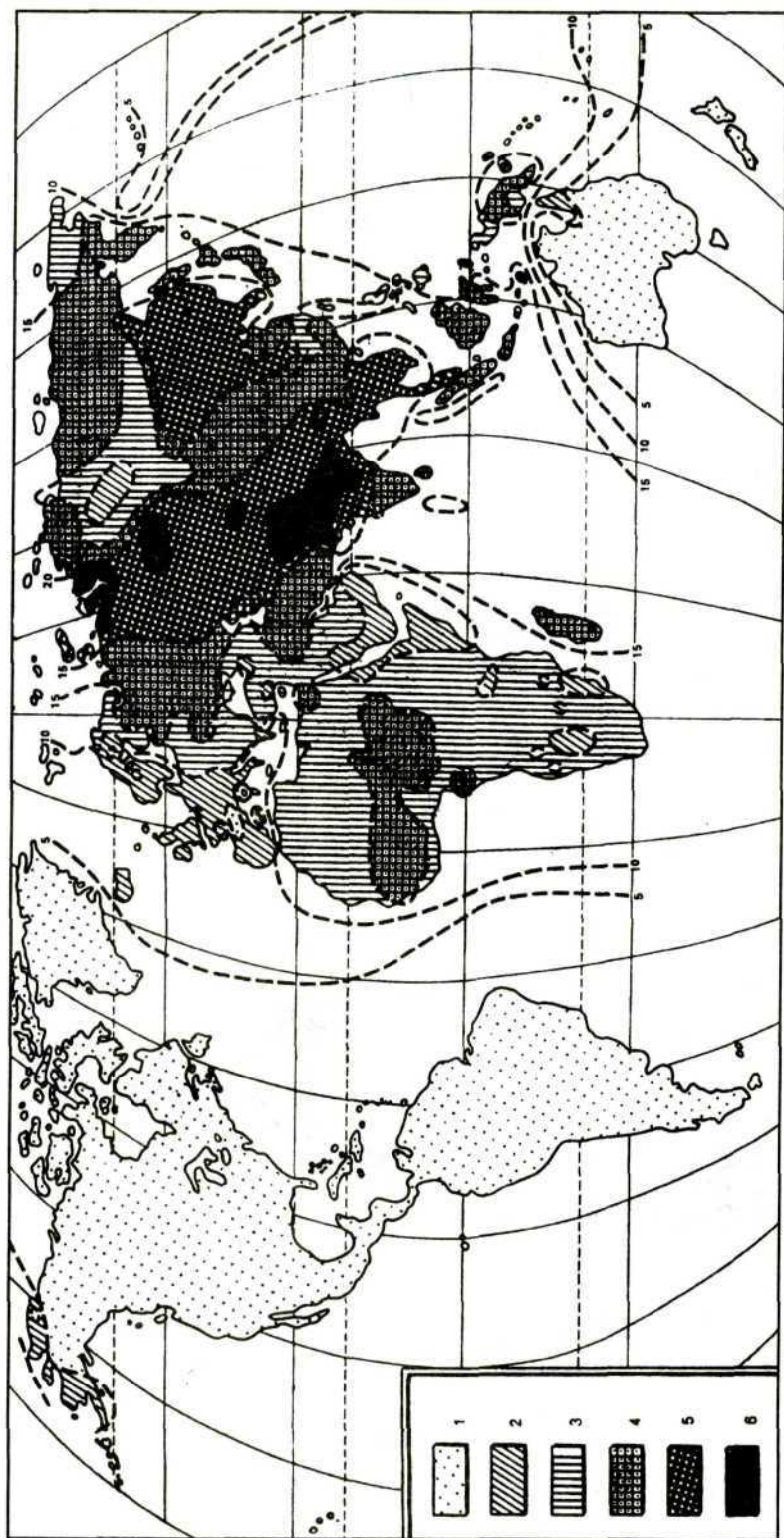


Рис. 88. Географическое распространение аллеля В системы групп крови АВ0 (Mouqant et al., 1976; цит. по Харрисону и др., 1979). 1 — 0–5%; 2 — 5–10%; 3 — 10–15%; 4 — 15–20%; 5 — 20–25%; 6 — 25–30%

Традиционно принимается дата 1492 г., т.е. год отплытия Х. Колумба на поиски Индии. Последовавшая за этим активная миграция европейцев и переселения других народов как бы игнорируются. Из карт видно, что частоты аллелей системы *ABO* имеют и клинальную изменчивость, и мозаичную. Также видно, что, несмотря на большую изменчивость, варьируют они достаточно независимо от признаков внешности.

В поисках причин полиморфизма по данной системе было проведено много работ (табл. 14, 15). Есть отдельные данные о некоторых различиях в подверженности определенным заболеваниям людей с разными группами крови. Есть также факты, говорящие в пользу несколько большей жизнеспособности людей с группой *O(1)*. Основным аргумент — увеличение лиц с этой группой крови в старших возрастных когортах. С другой стороны, достаточно часто при расчете коэффициентов отбора по данной системе выявляется большая приспособленность гетерозигот $L^A L^O$ и $L^B L^O$ и $L^A L^B$. Мы вернемся к этому вопросу несколько позже.

Система *Rhesus*. Исследователи расходятся во мнении относительно способа генетической детерминации данной системы. Одни предполагают наличие трех тесно сцепленных локусов с двумя или несколькими аллелями в каждом, другие — один локус с множественным аллелизмом, как в системе *ABO*. Локализована система на 1-й хромосоме.

Обозначения

Гаплотипы трехлокусной модели по Р. Фишеру	Аллели однолокусной системы по А. Вайнеру
<i>CDe</i>	R^1
<i>cDE</i>	R^2
<i>CDE</i>	R^c
<i>cDe</i>	R^0
<i>CdE</i>	r^y
<i>Cde</i>	r^x
<i>cdE</i>	r''
<i>cde</i>	r

Кроме указанных, есть значительное число более редких аллелей в данной системе. Аллель *D* доминирует над *d*. Ко всем антигенам, кроме *d*, есть антисыворотки. В реальных исследованиях чаще всего применяются четыре антисыворотки: анти-*C*, анти-*c*, анти-*D* анти-*E*.

Расчет частот гаплотипов, или аллелей, в такой системе более сложный, чем в системе *ABO*, но для обеих генетических моделей он одинаков, так как нет принципиальных отличий однолокусной системы от системы с тремя тесно сцепленными локусами, между которыми кроссинговер очень редок. Эти расчеты варьируют в зависимости от числа примененных сывороток и от набора гаплотипов в исследованной популяции.

При расчетах отдельных аллелей (*C*, *c*, *E* и т.д.) в локусах *C* и *E* применяют формулу для кодоминантных систем, а в локусе *D* — для систем с доминированием, т.е. рецессивный аллель *d* рассчитывается как квадратный корень из его частоты. Так как в громадном большинстве популяций аллель *d* сосредоточен в гаплотипе *cde*, то частота *d* и частота *cde* близки.

Соответствие реакций антигенных гаплотипов с антисыворотками в системе *Rhesus*

Реакции с сыворотками				Обозначения	
				по Р. Фишеру	по А. Вайнеру
<i>C</i>	<i>c</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>cde/cde</i>	<i>rr</i>
-	+	-	-		
-	+	+	-	$\left\{ \begin{array}{l} cDe / cde \text{ или} \\ cDe / cDe \end{array} \right.$	$\left. \begin{array}{l} R^0r \\ R^0R^0 \end{array} \right\}$
<i>C</i>	<i>c</i>	<i>D</i>	<i>E</i>		
-	+	-	+	$\left\{ \begin{array}{l} cdE / cde \text{ или} \\ cdE / cdE \end{array} \right.$	$\left. \begin{array}{l} r''r \\ r''r'' \end{array} \right\}$
-	+	+	+		
-	+	+	+	$\left\{ \begin{array}{l} cDE / cDE \text{ или} \\ cDE / cdE \\ cDE / cDe \\ cDE / cde \\ cDe / cdE \end{array} \right.$	$\left. \begin{array}{l} R^2R^2 \\ R^2r'' \\ R^2R^0 \\ R^2r \\ R^0r'' \end{array} \right\}$
и т.д.					

Таблица 14

Соотношение явлений несовместимости по системам *ABO* и *Rhesus*
(по Weiss, Mann, 1981)

Фенотип матери		Несовместимый фенотип зародыша. Группа крови, вызывающая несовместимость, подчеркнута
<i>ABO</i>	<i>Rhesus</i>	
<i>AB</i>	<i>Rh (+)</i>	нет
<i>AB</i>	<i>Rh (-)</i>	$\underline{ARh(+), BRh(+), ABRh(+)}$ <u><i>Rh</i></u>
<i>A</i>	<i>Rh (+)</i>	$\underline{BRh(+), ABRh(+), BRh(-), ABRh(-)}$ <u><i>ABO</i></u>
<i>A</i>	<i>Rh (-)</i>	$\underline{BRh(-), ABRh(-), BRh(+), ABRh(+), 0Rh(+), ARh(+)}$ <u><i>ABO</i></u> <u><i>Rh</i></u>
<i>B</i>	<i>Rh (+)</i>	$\underline{ARh(+), ABRh(+), ARh(-), ABRh(-)}$ <u><i>ABO</i></u>
<i>B</i>	<i>Rh (-)</i>	$\underline{ARh(-), ABRh(-), ARh(+), ABRh(+), BRh(+), 0Rh(+)}$ <u><i>ABO</i></u> <u><i>Rh</i></u>
<i>0</i>	<i>Rh (+)</i>	$\underline{ARh(+), BRh(+), ARh(-), BRh(-)}$ <u><i>ABO</i></u>
<i>0</i>	<i>Rh (-)</i>	$\underline{ARh(-), BRh(-), ARh(+), BRh(+), 0Rh(+)}$ <u><i>ABO</i></u> <u><i>Rh</i></u>

Вероятность гибели зародыша при различных сочетаниях несовместимостей по системам *ABO* и *Rhesus* (по Weiss, Mann, 1981)

Несовместимость	Вероятность смерти зародыша
По обеим системам нет	наименьшая
<i>Rh</i> -несовместимость — <i>ABO</i> -несовместимость	↓
<i>ABO</i> -несовместимость	
<i>Rh</i> -несовместимость	наибольшая

Поддержанию полиморфизма в системе *Rhesus* посвящено также очень много работ. Особое внимание всегда привлекал к себе феномен несовместимости матери и плода по данной системе. Суть его сводится к тому, что если у матери генотип *cde/cde* (так называемый *Rh*-отрицательный), а у ребенка какой-либо другой, но обязательно с *D*, то возникают явления несовместимости. Иногда при первой беременности все заканчивается благополучно, так как титр антител у матери к антигену ребенка не поднимается достаточно высоко. При вторичной беременности весьма вероятен фатальный исход для ребенка. Казалось бы, что такой гаплотип должен отметаться отбором, но в Европе много популяций, в которых он наиболее распространен (!). Существует несколько объяснений этому факту. Во-первых, есть основания полагать, что генотип *cde/cde* имеет некоторое повышение приспособленности. Во-вторых, обнаружен очень интересный факт своеобразной компенсации несовместимостей по системам *ABO* и *Rhesus* (табл. 15).

При антропологических исследованиях используются многие известные системы групп крови: *P*, *Kell*, *Diego*, *Daffy*, *Lewis* и т. д. Значительный интерес для антропологии представляет система иммуноглобулинов — *Gm*.

Система *Gm*. Это белки антител сыворотки крови с разной иммунной специфичностью. Каждый отдельный фактор *Gm* наследуется обычно как пара кодоминантных аллелей. Многие факторы сцеплены в группы (уже известные нам гаплотипы). Факторов насчитывается свыше 20, и географический полиморфизм в данной системе большой (рис. 89).

Тканевая иммунная система. Защитные системы организма находятся не только в крови, но и в тканях. Одной из наиболее известных и важных является система тканевой совместимости *HL-A*.

Система *HL-A*. Антигены данной системы находятся практически во всех тканях организма (но не в эритроцитах). Контролируется она несколькими локусами. Это самая полиморфная на настоящий момент генетическая система человека, так как в каждом локусе имеется значительное количество аллелей. Семейный анализ выявил, что отдельные факторы наследуются группами по два. Локусы тесно сцеплены, и мы здесь снова имеем дело с гаплотипами. По двум основным локусам число гаплотипов около 300, фенотипов свыше 20 000, а генотипов больше 45 000. При добавлении третьего локуса эти цифры резко возрастают (генотипов свыше 1 500 000). В данном случае мы реально приближаемся к биохимической индивидуальности по одной системе.

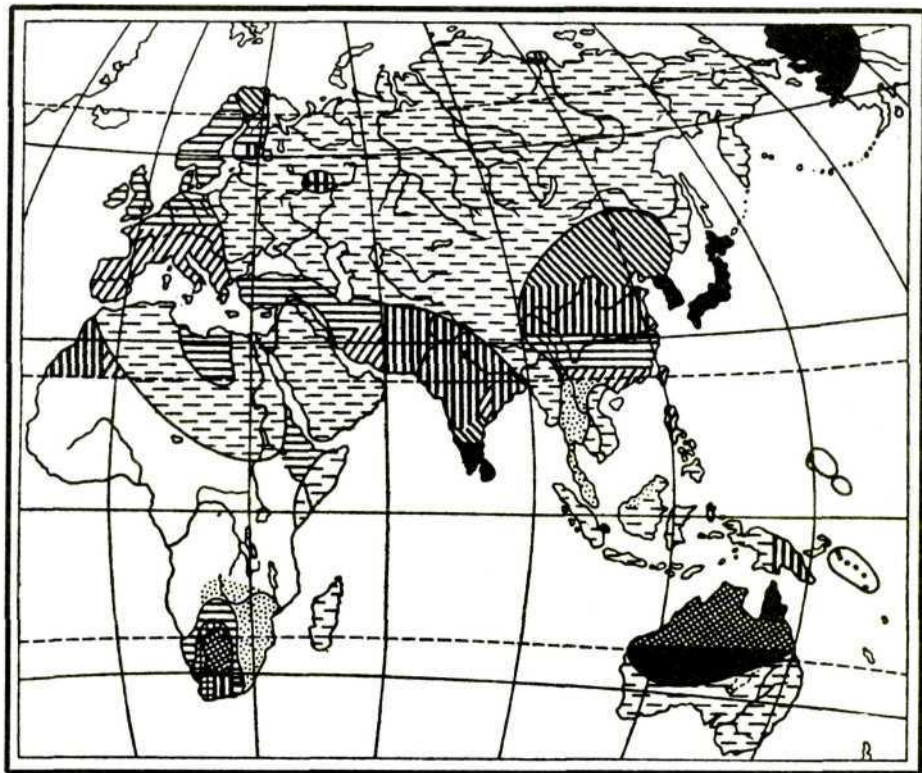


Рис. 89. Географическое распространение генного комплекса $Gm^{3, 5, 13, 14}$ (Gm «D»): 1 — 0,80 и больше; 2 — 0,70–0,80; 3 — 0,60–0,70; 4 — 0,50–0,60; 5 — 0,40–0,50; 6 — 0,30–0,40; 7 — 0,20–0,30; 8 — до 0,20; 9 — 0,00; 10 — группы, недостаточно изученные, но обладающие комплексом Gm «D»; 11 — не изучено (по Спишуну, 1985)

Сывороточные белки и ферменты. В таблицах 16 и 17 приведены данные не только по иммунным, но по трем сывороточным системам (из многих десятков и сотен изученных) со следующей функциональной нагрузкой.

Система гаптоглобина Hr — однолокусная система с двумя основными кодоминантными аллелями Hr^1 и Hr^2 . Гаптоглобин представляет собой гемоглобинсвязывающий белок, который препятствует выведению из организма через почки свободного гемоглобина крови.

Система группоспецифического компонента Gc — однолокусная система с тремя основными аллелями и довольно большим количеством редких аллелей. Gc участвует в связывании и переносе витамина D_3 и 25-гидроксивитамина D_3 . Ввиду того что образование витамина D связано с солнечной инсоляцией, не исключается возможность связи географической изменчивости аллелей Gc с цветом кожи (рис. 90)

Система кислой фосфатазы эритроцитов Ap — контролируется также тремя локусами одного аллеля с кодоминированием. Она отличается ясно выраженной клинальной изменчивостью по вектору, связанному с солнечной инсоляцией (рис. 91).

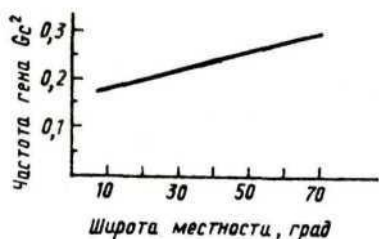


Рис. 90. Зависимость (линия регрессии) частоты аллеля ($7c^2$) от широты местности (по Спицыну, 1985)



Рис. 91. Зависимость (линия регрессии) частоты аллеля p^a системы кислой фосфатазы (Ap) от широты местности (по Спицыну, 1985)

Таблица 16

Частоты генов и генных комплексов некоторых систем групп крови

Группа	ABO			MNSs	Rhesus			Daffy
	0	A	B	MS	CDe	cDe	cde	F_y^a
Австралийские аборигены	0,69	0,31	0,00	0,00	0,59	0,05	0,00	1,00
Бушмены	0,74	0,21	0,05	0,09	0,03	0,89	0,08	0,30
Эскимосы	0,63	0,29	0,07	0,18	0,60	0,01	0,06	0,82
Саамы	0,41	0,42	0,17	0,37	0,65	0,06	0,10	0,73
Европеоиды (средняя)	0,64	0,20	0,16	0,28	0,49	0,02	0,33	0,40
Монголоиды Азии (средняя)	0,62	0,19	0,19	0,06	0,68	0,05	0,01	0,91
Негроиды без койсанских групп (средняя)	0,66	0,18	0,16	0,10	0,04	0,72	0,14	0,01
Американские индейцы (средняя)	0,96	0,03	0,01	0,22	0,65	0,01	0,00	0,79

§ 4. ПРИЗНАКИ С ДРУГИМИ ТИПАМИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В эту категорию признаков попадают различные промежуточные варианты, когда при наличии ясной дискретности в проявлении признака (по типу «есть—нет») наблюдается практически непрерывное распределение одной из его форм.

Ощущение вкуса фенилтиокарбамида (PTC). Наследование способности ощущать вкус PTC в большинстве групп определяется двуаллельной системой с доминированием. Неощущающие имеют генотип tt , а ощущающие — Tt и TT . В различных группах, главным образом в группах дальневосточных монголоидов с повышенной чувствительностью к PTC , предполагается наличие третьего аллеля — T_r . Но граница между ощущающими и неощущающими определяется количественно, но первые имеют значительный размах изменчивости по силе ощущения с практически непрерывным распределением (рис. 92).

Обонятельная чувствительность. Обонятельная чувствительность по своему механизму близка к вкусовой: в ее основе лежит хеморецепция. Характер изменчивости обонятельной чувствительности к различным пахучим веществам сходен с изменчивостью по PTC . И точно так же, как

Частоты генов и генных комплексов систем *Gm* и *HLA*, гаптоглобина, кислой фосфатазы и группоспецифического компонента (по Schanfield, 1977, 1980; Снеллу и др., 1979; Спицыну, 1985)

Группа	<i>Gm</i>			<i>HLA</i>			<i>Hr</i>	<i>Ap</i>	<i>Gc</i>
	1, 17, 21	3, 5, 10, 11, 13, 14, 26, 27	1, 17, 5, 10, 13, 14, 26, 27	A1	B40	B17	H_r^1	A^1	G_c^1
Австралийские аборигены	0,70	0,00	0,06	0,00	0,37	0,00	0,24	0,00	0,88
Бушмены	0,11	0,00	0,27	0,03	0,13	0,33	0,32	0,20	0,00
Эскимосы	0,75	0,07	0,00	0,01	0,42	0,01	0,31	0,45	0,67
Саамы	0,24	0,70	0,00	0,02	0,04	0,00	0,44	0,25	0,85
Европеоиды (средняя)	0,16	0,75	0,01	0,14	0,05	0,07	0,39	0,31	0,72
Монголоиды Азии (средняя)	0,40	0,00	0,00	0,01	0,14	0,04	0,28	0,24	0,77
Негроиды без койсанских групп (средняя)	0,00	0,00	0,64	0,02	0,05	0,19	0,70	0,17	0,92
Американские индейцы (средняя)	0,86	0,03	0,00	0,01	0,25	0,01	0,53	0,11	0,86

можно говорить о цветовой «слепоте», при невосприимчивости запахов говорят об «обонятельной слепоте».

Цветовое зрение. Аномалии цветового зрения колеблются от незначительных отклонений в трехцветовом восприятии до полной слепоты на какой-либо цвет и даже черно-белого восприятия. Система контролируется двумя сцепленными с полом рецессивными аллелями двух сцепленных локусов. Локусы расположены на X-хромосоме. Поэтому число пораженных мужчин во много раз больше, чем женщин. Есть и аномалии цветоощущения, локализованные в аутосомах (например, нарушения в желто-голубой области спектра). Некоторые нарушения имеют возрастной характер и соответственно значительную средовую компоненту.

Эпигенетические признаки черепа. Признаки этой категории (табл. 18) представляют собой обычно дополнительные вставные косточки, дополнительные отверстия для кровеносных сосудов и нервных волокон и т.д. (рис. 93). Есть основания полагать, что некоторые из них наследуются довольно просто, особенно те, которые варьируют по типу «есть-нет». Вве-

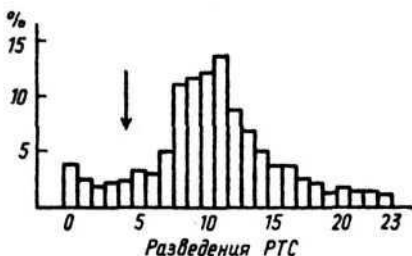
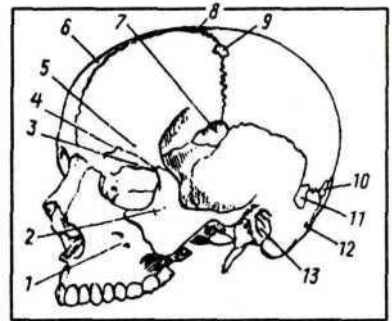


Рис. 92. Распределение чувствительности к фенилтиокарбамиду (*PTC*) в объединенной группе из 13 выборок по 50 человек в каждой (китайцы, европейцы, индусы, малайцы, негрито, сенои, две японские группы, айны, айно-японские метисы, австралийские аборигены и две южнокорейские выборки). Стрелка указывает на 4-е разведение, которое обычно принимается за условную границу между «ощущающими» и «неощущающими» *PTC* (по Lugg, 1968)

Частоты дискретно варьирующих признаков в некоторых группах
(по Rightmire, 1972; Thoma, 1981)

Признак	Австра- лийские аборигены	Негры Руанды	Догоны Мали	Бретонцы Франции	Китайцы	Монголы буряты
Лобный шов	0,0	1,4	9,1	16,7	4,5	6,3
Дополнительные кости затылочного шва	38,3	3,6	39,1	3,68	35,8	37,5
Дополнительные кости в области птериона	18,6	8,9	7,6	7,3	17,7	20,3
Теменное отверстие	60,6	62,1	72,3	54,6	72,7	57,9
Нёбный валик	10,9	4,7	10,5	44,6	15,6	11,9
Надглазничное отверстие	13,0	25,7	9,9	18,2	22,7	27,2

Рис. 93. Некоторые дискретно-варьирующие признаки на черепе: 1 — наличие дополнительного инфра-орбитального отверстия; 2 — наличие скулолицевого отверстия; 3 — внешнее переднее этмоидальное отверстие; 4 — верхнеорбитная вырезка (может быть отверстие); 5 — наличие лобного отверстия; 6 — сохранение метопического шва; 7 — наличие эпиптерной кости; 8 — наличие косточки в области брегмы; 9 — наличие косточки в венечном шве; 10 — наличие косточки в районе астериона; 11 — наличие косточки в теменной кости; 12 — внешнее мастоидное отверстие; 13 — наличие гребня в слуховом отверстии (по A. and R. Berry, 1967)



ден даже термин — дискретно варьирующие признаки. Но многие из этих признаков в своей изменчивости связаны со средовыми воздействиями (питанием, физической нагрузкой, эпидемиологической обстановкой и т. д.), что приводит часто к значительной непрерывности в их распределении.

§ 5. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Изменения в признаках с течением времени могут иметь различный характер в зависимости от временных интервалов. Изменения от поколения к поколению независимо от их характера, систематические и направленные, или несистематические и случайные, если за ними лежит изменение частоты гена, есть эволюционный процесс. Для внутривидового уровня употребляют термин «микроэволюция». Частично мы коснемся этого процесса в дальнейшем.

Большинство онтогенетических изменений описано в предыдущих разделах. Здесь мы рассмотрим два вопроса: а) есть ли существенные возрастные изменения в признаках, которые чаще всего употребляются для целей классификации; б) в какой мере возрастная изменчивость может помочь при изучении происхождения той или иной популяции или расы?

Спектр изменений упомянутых в предыдущих параграфах признаков очень велик. Некоторые, это в первую очередь касается групп крови и

близких к ним по характеру признаков, свое фенотипическое выражение обретают достаточно рано — не позднее первого года постнатального периода. Близки к ним признаки внешности: цвет кожи, форма волос и некоторые другие. Вариации по этим признакам в дальнейшем незначительны и чаще всего являются следствием патологии или кардинальных средовых влияний (переливание крови, применение сильных гормональных препаратов и т. п.). Некоторые особенности строения мягких тканей и даже пропорции тела закладываются еще раньше. К первым можно отнести значительную ширину носа в крыльях у экваториалов и набухание складки верхнего века у монголоидов. По пропорциям тела интересные данные приводит Ф. Вуд-Джонс, изучивший три 17—18-недельных эмбриона — австралийского аборигена, португальца и китайца с Гавайских островов (все три были девочки).

Индекс, %	Австралия	Португалия	Китай
Длина руки к длине корпуса	176	136	125
Длина ноги к длине корпуса	167	131	122
Длина руки к длине ноги	105	104	102

Приведенные цифры показывают, что характерная для австралийских аборигенов удлиненность рук и ног проявляется очень рано. Интересно и то, что малая вариабельность интермембрального указателя у современного населения Земли ясно обозначена и у эмбрионов.

Есть категория признаков, которая претерпевает ощутимые изменения в онтогенезе. Интересно, что в наибольшей степени эти возрастные изменения проявляются в группах со значительным полиморфизмом по фенотипу признака. В светлопигментированных группах цвет глаз и волос с возрастом несколько темнеет. Особенно интенсивен этот процесс в детском возрасте. В темнопигментированных группах наблюдается небольшое осветление цвета глаз, но цвет волос также темнеет. В монголоидных и смешанных группах сильно падает с возрастом частота эпикантуса. Этот процесс достаточно интенсивен и у взрослых. Имеются заметные возрастные изменения и в сенсорных системах. С возрастом, особенно в пожилые годы, происходит снижение чувствительности. Эти явления можно расценивать как изменения нормы реакции. Возрастные особенности прослеживаются и в дискретно варьирующих признаках черепа. По крайней мере часть из них сохраняет во взрослом состоянии морфологию ранних стадий онтогенеза (поэтому признаки этой категории часто называют эпигенетическими).

Достаточно часто делались предположения, что изменения признаков в онтогенезе до некоторой степени отражают историю формирования популяции или расы. Поздно развивающаяся курчавоволосость у меланезийцев, значительный процент светловолосых детей у горцев Памира и другие подобные факты, несомненно, отражают своеобразие генофондов таких популяций. Н. Н. Миклашевская (1973) достаточно убедительно показала, что у заведомо смешанных по происхождению узбеков наблюдается сильный возрастной градиент в средних значениях именно тех признаков, по которым в наибольшей мере различались исходные компоненты. Здесь мы вступаем в область, мало изученную антропологами, — пенетрантность, эпистаз, действие генов-модификаторов в процессе развития и т. д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как правило, при антропологических исследованиях географической изменчивости основной единицей изучения является популяция или система популяций. Сама изменчивость рассматривается на признаках с различной детерминацией как с позиций генетики наследования, так и с учетом воздействия среды. Историческая традиция, связанная с работами в области расоведения, придавала большое значение некоторым признакам внешности (пигментации, особенностям строения морфологических структур лица и некоторым другим) со значительным географическим полиморфизмом и политипией. В эту группу признаков попадают и различные особенности морфологии зубной системы, папиллярных узоров, отдельные особенности пропорций тела и некоторые другие. Для большинства данных признаков неизвестно точное количество определяющих их локусов, а тип наследования ближе к аддитивному с неполной пенетрантностью. Для некоторых из них доказана заметная средовая составляющая.

Ко второй группе признаков относятся так называемые генетические маркеры — признаки с точно известным типом наследования. Это в первую очередь различные группы крови, белки и ферменты крови, некоторые тканевые антигены и др. Изучение этих признаков дает возможность с большей полнотой охарактеризовать структуру популяций и воздействие на ее генофонд эволюционных сил.

Достаточно широко антропологами изучался полиморфизм признаков сенсорных систем, для которых градация фенотипов связана с понятием пороговой чувствительности. Значительный интерес представляют и признаки, разнообразие проявления которых связано с небольшими отклонениями в онтогенетическом развитии, и часть их можно рассматривать как *фены*. Многие из изучаемых в антропологии признаков подвержены возрастной изменчивости, что, с одной стороны, является самостоятельным предметом изучения, а с другой — должно приниматься во внимание при сопоставлении данных по различным популяциям.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПОЛИТИПИЯ *НОМО САПИЕНС*

С течением времени наиболее изолированные друг от друга популяции и популяционные группировки могут накопить заметные отличия в наборе наследственных характеристик (генофонде) и в их внешнем проявлении (фенофонде). В таких случаях их чаще всего рассматривают как подвиды. Именно такие популяционные системы обычно и обозначают в зоологии термином «раса». Приведем несколько определений, подтверждающих это положение.

Раса — это «популяция (или группа популяций), отличающаяся от других таких же популяций того же вида частотами генов, хромосомными перестройками или наследуемыми фенотипическими признаками» (Айала, 1984).

«Расами можно считать группы локальных популяций, распространенных в различных частях видового ареала и отличающихся по одному или нескольким признакам. Подвиды — это те же расы, только удостоенные формального таксономического наименования» (Меттлер, Грегг, 1972).

«Словосочетание "географическая раса" иногда служит синонимом "подвида". Однако во многих областях, так же как и в разговорном языке, термин "раса" используется для обозначения популяции или группы популяций внутри формально выделенного подвида. В словосочетании "экологическая раса" он означает экологически дифференцированные популяции, в словосочетании "микрорегеографическая раса" он применяется к локальным популяциям» (Майр, 1968).

Э. Майр отмечает также, что термины «географическая» и «экологическая» расы, как правило, обозначают одно и то же, а также то, что расы — это *открытые генетические системы*, в результате обмена генами между которыми возможно образование смешанных по происхождению популяций.

Как мы видим, в общей биологии, и в зоологии в частности, «раса» отражает вполне определенное понятие биологической общности популяций. В антропологии разные исследователи в разные периоды под «расой» имели в виду достаточно отличные понятия. Приведем несколько определений для примера.

Раса — это «комбинация наследственных характеристик с определенной наследственностью, с помощью которой члены одной расы отличают себя от другой» (Залер, 1931).

«Раса — это группа людей, имеющая общие физические черты» (Кун, 1939).

«... Раса есть совокупность людей, обладающих общностью физического типа, происхождение которого связано с определенным ареалом» (Рогинский, Левин, 1978).

«Раса — это большая популяция индивидов, у которых значительная часть генов общая и которую можно отличить от других рас по общему для нее генофонду» (Фогель, Мотульски, 1990).

При таком разнообразии определений неудивительно, что и расовые классификации сильно различаются у разных авторов.

Общее в понятии «раса» в зоологии и антропологии — это определенность ареала и сходство. Главное различие заключено в том, что у человека по мере развития общества и трудовой деятельности существенно изменяются взаимоотношения с окружающей средой. Он становится более защищенным через культурную адаптацию. Более важную роль в распространении или утере признаков в популяциях человека играют исторические события. Социальные барьеры могут быть более эффективными, чем географические.

Таким образом, понятия «раса» и «популяция» имеют значительные зоны перекрытия, но первый термин принадлежит систематику-классификатору, а второй — эволюционисту. Систематик отдает предпочтение ареалу и фенотипическому сходству, эволюционист — панмиксии и генеалогическому родству. Оба подхода не исключают друг друга, как не противоречат друг другу статика и динамика в физике.

§ 1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНЫЕ ТЕРМИНЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ОБЩНОСТЕЙ

Довольно часто антропологу задают вопрос: «Скажите, пожалуйста, к какой национальности я принадлежу по своему внешнему виду?» Этот вопрос отражает широко распространенное мнение о причинной связи особенностей внешности с принадлежностью к тому или иному народу. Способствовали распространению данного мнения многие писатели и путешественники. Художественные произведения и дневниковые записи пестрят выражениями типа: «Когда мы переехали в другую местность, то обнаружили, что люди здесь не только говорят на другом языке, но и выше (ниже) ростом, светлее (смуглее) кожей...» и т.д. Или: «у Н. Н. было лицо типичного итальянца (англичанина, русского...)». Да и наш повседневный опыт, казалось бы, говорит о существовании взаимосвязи внешности с национальностью.

В формулировке определений «племя», «народ», «народность», «нация», «национальность» последуем за Ю. В. Бромлеем (1983). Он вводит понятие «этнос», которое происходит от древнегреческого *«ethnos»* и имеет много значений (народ, племя, группа людей, стадо и т.д.). Но главное значение имеют все-таки понятия «племя», «народ», а в средние века — «люди».

Этнос определяется «... как исторически сложившаяся на определенной территории устойчивая межпоколенная совокупность людей, обладающих не только общими чертами, но и относительно стабильными особенностями культуры (включая язык) и психики, а также сознанием своего единства и отличия от все других подобных образований (самосознание), фиксированном в самоназвании (этнониме)». При таком определении понятие «этнос» близко к обыденному — «национальность». Наиболее важной характеристикой этноса является самосознание, которое, как правило, сопряжено с самоназванием. Другие его характеристики (территориальность, культура, язык, психика) могут быть достаточно подвижными и изменчивыми.

При историческом развитии социальной организации понятию этноса соответствовал ряд: племя — народность — нация. Нации возникли из народностей с развитием капиталистических отношений. При этом возможно, что из одной народности образуется несколько наций (например, немцы и австрийцы) и, наоборот, одна нация образуется из нескольких народностей. Над уровнем этноса (народа) существует категория метаэтнической общности (группы народов), а на нижнем этаже — этнографические группы (части народов).

Все три понятия — «популяция», «раса» и «этнос» — в своих определениях имеют один общий признак. Это единство ареала либо обитания, либо происхождения. Единство ареала способствует единообразию генофонда и культуры, так как сходство обоих параметров обеспечивается обменом информации (генетической — через браки, культурной — через общение). Поэтому параллели между физическим типом и теми или иными характеристиками этноса могут возникать, но нет никакой обязательной связи между ними. Например, большинство темнокожего населения Африки говорит на языках нигеро-кордофанской семьи, а монголоидного населения Азии — на языках тибето-бирманской семьи, но многие миллионы темнокожего и монголоидного населения США говорят на языках индоевропейской семьи. У большинства из них и самосознание — «американец». В любом случае их самосознание отличается от самосознания их предков-иммигрантов, а физической тип изменился незначительно (главным образом за счет некоторого смещения с другими группами). Ввиду этого неверно говорить об английской или славянской расах. Есть английская нация и есть группа родственных народов, говорящих на славянских языках, но нет таких рас.

Так как самосознание этноса выражается в самоназвании, а последнее, как правило, совпадает с названием его языка, то лингвистическая классификация дает неплохое представление о крупных подразделениях человечества. В табл. 19 приведены классификация языков народов мира и относительная численность населения, говорящего на них. Кроме своего прямого систематизирующего значения, данные таблицы имеют важное значение и для антропологических классификаций. Языковый барьер может быть одним из, тех социальных барьеров, который ограничивает вероятность вступления в брак.

Мы совершенно не касались многих сложных вопросов развития и становления этносов. Для этого надо знакомиться со специальной литературой. Существуют и некоторые разногласия в определении самого понятия «этнос». Например, Л. Н. Гумилев придает большой вес стереотипам поведения и подчеркивает существенное воздействие на процесс этногенеза климатогеографических условий. По его определению, «этнос — естественно сложившийся на основе оригинального стереотипа поведения коллектив людей, существующий как энергетическая система (структура), противопоставляющая себя всем другим таким же коллективам, исходя из ощущения комплементарности». Комплементарность Л. Н. Гумилев определяет как «...ощущение подсознательной взаимной симпатии (антипатии) особей, определяющее деление на "своих" и "чужих"...» (Гумилев, 1989).

Относительная численность языковых семей, % (по Брук, 1981)

Семья	СССР	Западная Европа	Зарубежная Азия	Африка	Америка	Австралия и Океания	Мир в целом
Все население	6,2	11,3	57,9	10,4	13,7	0,5	100,0
Индоевропейская	4,9	10,7	16,4	0,3	12,8	0,4	45,5
Китайско-тибетская	0,0*	0,0	23,3	0,0	0,0	0,0	23,3
Нигеро-кордофанская	—	0,0	0,0	5,7	—	—	5,7
Австронезийская	—	0,0	4,6	0,2	—	0,05	4,85
Семито-хамитская	0,0	0,1	1,1	3,6	0,0	0,0	4,8
Дравидийская	—	—	3,8	—	—	—	3,8
Японцы	—	0,0	2,7	—	0,0	—	2,7
Алтайская	1,0	0,0	1,5	—	0,0	—	2,5
Австроазиатская	—	0,0	1,7	—	—	—	1,7
Тайская	—	—	1,4	—	—	—	1,4
Корейцы	0,0	0,0	1,3	—	0,0	—	1,3
Индийские семьи	—	—	—	—	0,9	—	0,9
Нило-сахарская	—	—	—	0,6	—	—	0,6
Уральская	0,1	0,5	—	—	0,0	0,0	0,6
Кавказская	0,2	—	0,0	—	—	—	0,2
Папуасские	—	—	0,0	—	—	0,05	0,05
Другие семьи, в том числе неизвестные	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1

* Цифры 0,0 поставлены в тех случаях, когда представители языковой семьи составляют менее 0,05% населения региона.

Есть группы населения и целые этносы, которые двуязычны. Встречаются значительные по численности группы населения с неопределенным этническим самосознанием (например, некоторые группы мигрантов и группы смешанного происхождения, особенно первых поколений). Ввиду этого абсолютизировать этнические категории и их отличительные признаки, закрывая глаза на сложные диалектические процессы исторического развития, с научной точки зрения неверно.

§ 2. ТИПОЛОГИЧЕСКИЙ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОДЫ ПРИ КЛАССИФИЦИРОВАНИИ

Все современные исследователи признают, что человек современного вида не только очень полиморфен (напомним, полиморфизм — это видовая и популяционная характеристика), но и очень политипичен.

Политипия обычно является следствием значительной изолированности популяций друг от друга. *Политипический вид можно определить как вид, состоящий из двух или более подвидов (Майр, 1968)*. При этом действуют два фактора, постепенно приводящие популяции к значительным различиям в генофондах, — это различное направление векторов отбора

и случайное закрепление мутаций. Широкое расселение современного человечества с древнейших времен обеспечило необходимое разнообразие климатогеографических факторов и достаточную изоляцию многих популяций. Систематизация и классификация разнообразия современного человечества всегда занимали важное место в антропологии. До недавнего времени все классификации были построены на основе типологических представлений. В настоящее время часто применяются различные количественные методы.

В основе типологической концепции лежит представление о существовании вполне определенных морфологических типов, степень различия между которыми достаточно постоянна, а внутригрупповое разнообразие невелико и носит случайный характер. Границы между типами — это границы между выбранными для классификации признаками. Часто говорят о близости этой концепции к философским представлениям Платона об идеях. По этому поводу Аристотель пишет в «Метафизике», что, восприняв воззрения Кратила и Гераклита, согласно которым «... все чувственно воспринимаемое постоянно течет, а знания в нем нет...», а также Сократа — об определениях, Платон «...доказывал, что такие определения относятся не к чувственно воспринимаемому, а к чему-то другому, ибо, считал он, нельзя дать общего определения чего-либо из чувственно воспринимаемого, поскольку оно постоянно изменяется. А вот это другое из сущего он назвал идеями, а все чувственно воспринимаемое, говорил он, существует помимо них и именуется сообразно с ними, ибо через причастность эйдосам существует все множество одноименных с ними (вещей)... Но что такое причастность, или подражание эйдосам, исследовать это они предоставили другим» (Аристотель, 1976).

В сопоставлении типологических представлений с эйдосами Платона есть значительная доля истины. Трансцендентная сущность эйдосов (типов) ясно звучит и в высказывании французского антрополога Топинара: «Раса при настоящем положении вещей — абстрактная концепция, представление о непрерывности в прерывистом, о единстве в различии. Это реконструкция реальной, но непосредственно не достижимой вещи».

Практически любая систематизация (не только в антропологии) часто связана с типологизацией, и это обычное явление. Но, когда типологизм становится образом мышления о сути процессов эволюции, он превращается в серьезный тормоз.

В типологическом представлении первооснова — это тип, а индивидуальные особенности — несущественное отклонение. В современной биологии первоосновой считается индивидуальная изменчивость как основной источник эволюционных изменений (Майр, 1968; Заренков, 1988). Эта последняя точка зрения называется популяционной и восходит к представлениям Ч. Дарвина. Если ее принять, возникает законный вопрос: зачем вообще нужны классификации? Во-первых, классификации очень удобны для целей обучения, когда нужно через определенную абстракцию систематизировать (упорядочить) какую-то сумму фактов. Во-вторых, в биологии крайне распространен метод сравнительного исследования. Расы представляют собой относительно изолированные генофонды, и их ареалы могут занимать различные экологические ниши,

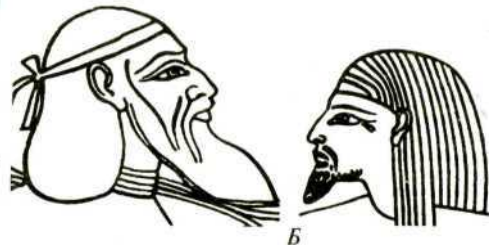
поэтому их можно использовать как биологически реальные единицы для ориентировочной оценки генетических расстояний. Возможно, что с разработкой количественных методов такой оценки нужна в расовых классификациях отпадет (Baker, 1969).

История классификаций. Судя по различным историческим источникам, люди уже достаточно давно обратили внимание на существование территориальных различий во внешнем облике себе подобных (рис. 94-96). Традиционно приводится пример египтян, которые в середине II тысячелетия до н. э. использовали четыре цвета при изображении людей разного происхождения: красный — для египтян, желтый — для народов востока, белый — для народов севера, черный — для южных народов. К этому добавим, что для многих народов, как в древности, так и в наше время, основным разграничительным морфологическим признаком является пигментация, и в первую очередь цвет кожи.

Первые научные классификации появились сравнительно поздно. По традиции первым упоминается Франсуа Бернье, который в конце XVII в. разделил человечество на четыре расы (по современной терминологии — европеиды, монголоиды, негроиды и лапоноиды). Карл Линней также выделил четыре расы, но четвертой у него была не лапоноидная, а американоидная раса (индейцы). Бюффон добавил к ним южноазиатскую. При последующих классификациях преобладали две тенденции. В одной из них классификации построены по иерархическому принципу: несколько основных, «больших» единиц, которые последовательно подразделяются на более мелкие категории (малые расы, антропологические типы и т. п.). При такой системе некоторые группы и популяции не находят себе места и в зависимости от установленного или предполагаемого происхождения признаются промежуточными либо получают самостоятельный статус без указания таксономического ранга. Вторая тенденция связана с выделением значительного числа рас одинакового ранга. При этом не имеют значения численность и другие особенности. Элемент иерархичности в этих построениях либо отсутствует полностью, либо он достаточно неопределенный.

Разнообразие классификаций очень велико, что заставляет признать правоту Э. Майра, считавшего классификационные системы современного человечества самыми произвольными в биологии. Во многом это связано с принципами, которые закладывают исследователи в план построения своих классификаций. Немалое значение имеют и признаки, по которым ведется систематизирование, а также то, как устанавливается их иерархия. Речь идет о понятии таксономической ценности признака. Наиболее ценными А. И. Ярхо считал признаки филогенетически более древние. Установление иерархии признаков является довольно обычной процедурой при типологическом подходе (Шаталкин, 1988).

Значительные усилия прилагаются для того, чтобы придать классификациям филогенетический смысл, т.е. увязать их с происхождением, при этом на первый план выдвигается сходство по родству — генеалогия. На первый взгляд представляется, что чем больше сходство, тем более родственны организмы (т.е. у них больше общих предков). Но это совсем не обязательно, так как мы имеем дело с фенотипом, и сходство может быть вызвано средовыми воздействиями, параллельно возникающими мутациями с близкими фенотипическими проявлениями.



А

Б

Рис. 94. Негроид и европеоид, а также варианты европеоидов, изображенные на древнеегипетской фреске (А и Б соответственно); изображение людей эпохи бронзы Кипра (В)



В



Рис. 95. Скульптура воина из Китая (середина I тыс. до н.э.)



Рис. 96. Изображения древних майя

Такое понимание привело к признанию приоритета географического ареала над морфологическим сходством. Данное направление в классификации особенно широко развивалось в отечественной антропологии. При этом подходе во главу угла ставится географическое распределение вариации признаков, а не индивидуальная типология. Иными словами, под расой понимается сочетание определенных признаков в популяции, а не у отдельных индивидов, поскольку обычно каждый из них не обладает всем набором признаков, характеризующих расу или тип. Подобное понимание расы более соответствует популяционным представлениям, так как учитывает индивидуальную изменчивость. Характеристика дается главным образом по средним величинам, а внутрипопуляционное единство генотипа контролируется через коэффициенты корреляции признаков друг с другом. Если эти коэффициенты существенно отклоняются от внутригрупповых величин, популяция признается внутренне неоднородной и может быть подразделена на составляющие ее морфотипы.

Данный метод не решает всех проблем. Остается достаточная степень неопределенности, но она проистекает главным образом из специфики биологического классифицирования, которое, по мнению Н.А. Заренкова (1988), не аналогично классифицированию неживых объектов, поскольку изучение особенностей... «жизни как особой формы движения материи... предполагает особую логику». Биологические системы — это открытые системы, пребывающие в состоянии постоянного изменения. Аналогично обстоит дело с популяциями и расами. В.В. Бунак (1938) выразил этот взгляд следующим образом: *«Раса — не абсолютная категория, а историческая, некоторый этап формообразования. Каждая эпоха имеет свои расы в их конкретном проявлении».*

Несомненно, что при такой ситуации очень многое зависит от мировоззренческих установок исследователя, его субъективного отношения ко многим вопросам эволюции. Некоторые проблемы решаются интуитивно в результате прямой нехватки информации. Некоторые классификации критикуются как «импрессионистские».

Приведем краткое описание ряда различных классификаций. В 1902 г. была опубликована классификация И. Деникера, которая считается основополагающей для очень многих последующих. Она основана только на морфологических признаках. Деникер ввел понятие «соматологических единиц», к которым относил отдельных особей. «Эти единицы... — пишет Деникер, — служат *теоретическими типами*, состоящими из совокупности физических признаков, сочетанных друг с другом определенным образом» (Деникер, 1902). Эти типы он называл расами и подрасами, которые объединялись в шесть групп (по современной терминологии их назвали бы «большими расами»). Ведущим признаком была форма волос, а вторым по таксономической ценности — цвет кожи. Деникер получил 29 типов. Несмотря на некоторые слабости его классификации (например, ассирийцы попали в одну группу с папуасами), надо отдать должное Деникеру как выдающемуся типологу-классификатору. Он старался не придерживаться жесткой схемы в наборе признаков и, обладая часто далеко не полными сведениями, принимал интуитивные решения. Большинство его «диагнозов» подтвердилось впоследствии.

Несколько иной подход применил Е. Эйкштедт (1934). Внутри классического тройного деления на лейкодермов (светлокожих), ксантодермов (желтокожих) и меланодермов (чернокожих) он выделил основные типы («круги рас»), затем расы, начавшие свое формирование с основными, но рано отделившиеся и изолированные — «боковые расы», и далее — «переходные расы», в физическом типе которых соединены признаки «основных», а особняком поставил «своеобразные расы». В его системе явно прослеживается стремление использовать факторы эволюции (смешение, изоляцию и т.д.) для систематизации наблюдаемого разнообразия.

С. Гарн построил свою классификацию следующим образом. Он выделил девять «географических рас». Под этим термином Гарн понимал сборную группу популяций, отделенную от другой группы значительным географическим барьером. Эти расы следующие: американская (под этим названием всегда имеется в виду коренное население Америки), полинезийская, микронезийская, меланезийско-папуасская, австралийская, азиатская, индийская, европейская, африканская. К ним он добавляет 32 «локальные расы», понимая под этим термином скрещивающиеся популяции, адаптированные к локальному давлению отбора и сохраняющиеся благодаря наличию естественных или социальных барьеров. Эти расы следующие: северо-западная европейская, северо-восточная европейская, альпийская, средиземноморская, иранская, восточноафриканская, суданская, лесные негры, банту, турецкая, тибетская, северокитайская, крайне монголоидная, юго-восточная азиатская, индусская, дравидийская, североамериканская, центральноамериканская, южноамериканская, огнеземельская, лопарская, «негрито», тихоокеанская, африканские пигмеи, эскимосская, айнская, мюррейская и карпентарийская в Австралии, бушмено-готтентотская и четыре гибридные популяции недавнего

Классификация рас по Э. Эйкштедт

	Лейкодермы	Меланодермы	Ксантодермы
Круги рас	европиды	негриды	монголиды
Боковые расы	полинезиды	меланезиды	индианиды
Переходные расы	айнуиды	австралиды	коисаниды
Своеобразные расы	веддиды	пигмиды	эскимиды

В европидный круг рас включаются:

- а) депигментированные северные расы — северная и восточноевропейская;
- б) центральные — альпийцы, динариды, армениды, тураниды;
- в) южноевразийские — средиземноморская, восточная, индийская.

В негридный круг рас включаются:

- а) контактная с европеоидами — эфиопская;
- б) саванная — суданская, нилотская, бантоидная;
- в) тропическая горная — палеонегроидная;
- г) меланезиды подразделяются на индомеланидов, неомеланезидов, палеомеланезидов.

В монголидный круг рас включаются:

- а) контактная с европеоидами — сибириды;
- б) северные — тунгиды, синиды;
- в) южная — палеомонголоидная.

В индианидную боковую включаются:

- а) северные малорослые — пацифиды, централиды;
- б) северные высокорослые — сильвиды, маргиды;
- в) южные малорослые — андиды, патагониды;
- г) южные высокорослые — бразилиды, лагиды.

происхождения — североамериканские «цветные», южноафриканские «цветные», ладино (смешанные группы тихоокеанского побережья Южной Америки) и неогавайская. С. Гарн полагает выделить еще микрогеографические расы, которые представляют собой анклав и соседства внутри популяций и городских поселений, образующиеся в силу ограниченности расстояния миграций при выборе супруги.

Проводя границы между своими расами по степени изолированности, С. Гарн придерживается популяционных принципов, но упускает фактор времени. Микронезийцы и полинезийцы оказались одного ранга с европеоидами, монголоидами и негроидами. Плохо понятно объединение очень разнообразного и часто изолированного друг от друга населения Индии в одну расу. К достоинствам его классификации следует отнести выделение смешанных типов недавнего происхождения в самостоятельные таксономические единицы.

В нашей стране наиболее известны три классификации. Одна приведена в учебнике «Антропология» Я.Я. Рогинского и М.Г. Левина, вторая предложена Г.Ф. Дебецем, третья разработана В.В. Бунаком.

Первая имеет довольно строгую структуру: три большие расы подразделяются на малые расы, промежутки между большими заполнены шестью промежуточными расами. В названиях соблюден географический принцип. Символ схемы — круг (рис. 97).

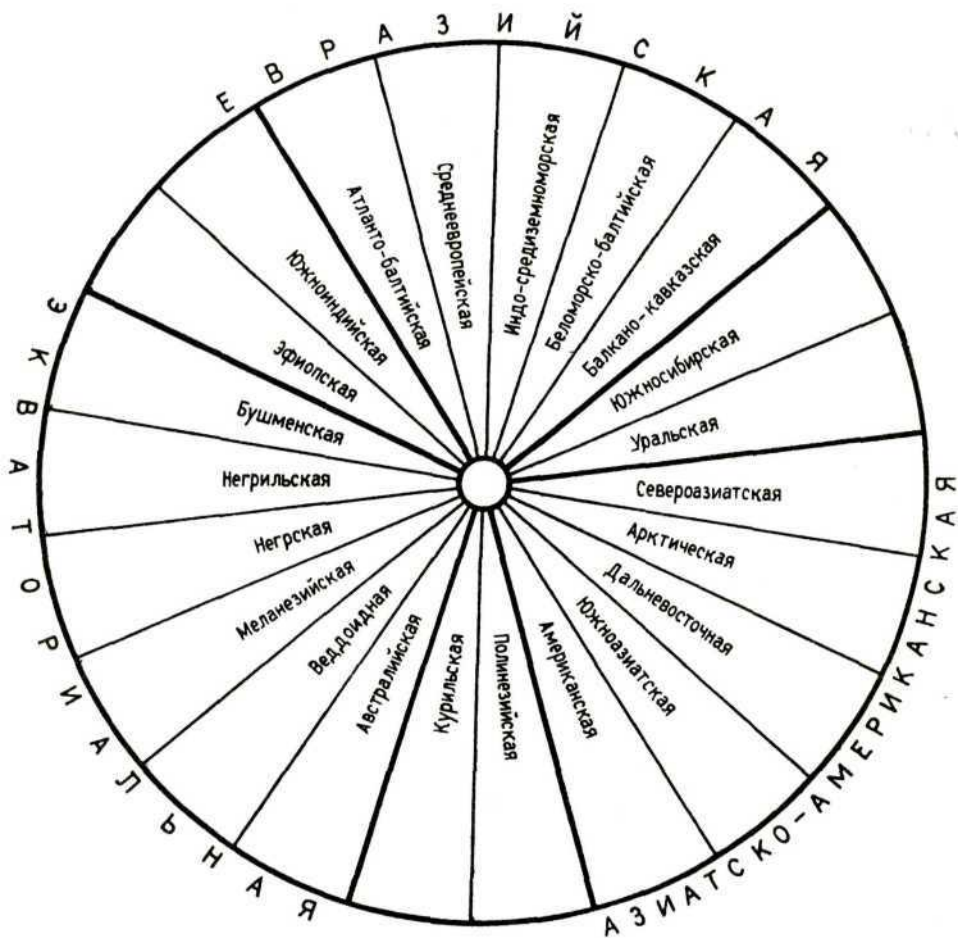


Рис. 97. Схема расовой классификации из учебника «Антропология» (Рогинский, Левин, 1978). На схеме видно, что промежуточное место между экваториальной и евразийской большими расами занимают две расы: эфиопская и южноиндийская. Между евразийской и азиатско-американской размещаются также две расы — южносибирская и уральская; наконец, особое место по значительной части признаков, промежуточное между экваториальной и азиатско-американской, занимают полинезийская и курильская расы

Классификация Г. Ф. Дебеца в логике построения имеет тройную иерархию, а переплетения и слияния ветвей отражают процессы смешения при образовании антропологических типов. Символ схемы — дерево (рис. 98).

Классификация В. В. Бунака также имеет тройную иерархию. Для нее характерен отказ от принципа дихотомии при ветвлении. Символ схемы — куст (рис. 99).

В свою классификацию В. В. Бунак ввел меру различий между иерархическими уровнями, которую он описывает следующим образом. «Для характеристики различий между формами современных гоминид английский морфолог Кизс (Keith, 1923) предложил термин, указывающий степень различимости («диакритичности») типов. Типы, различимые с

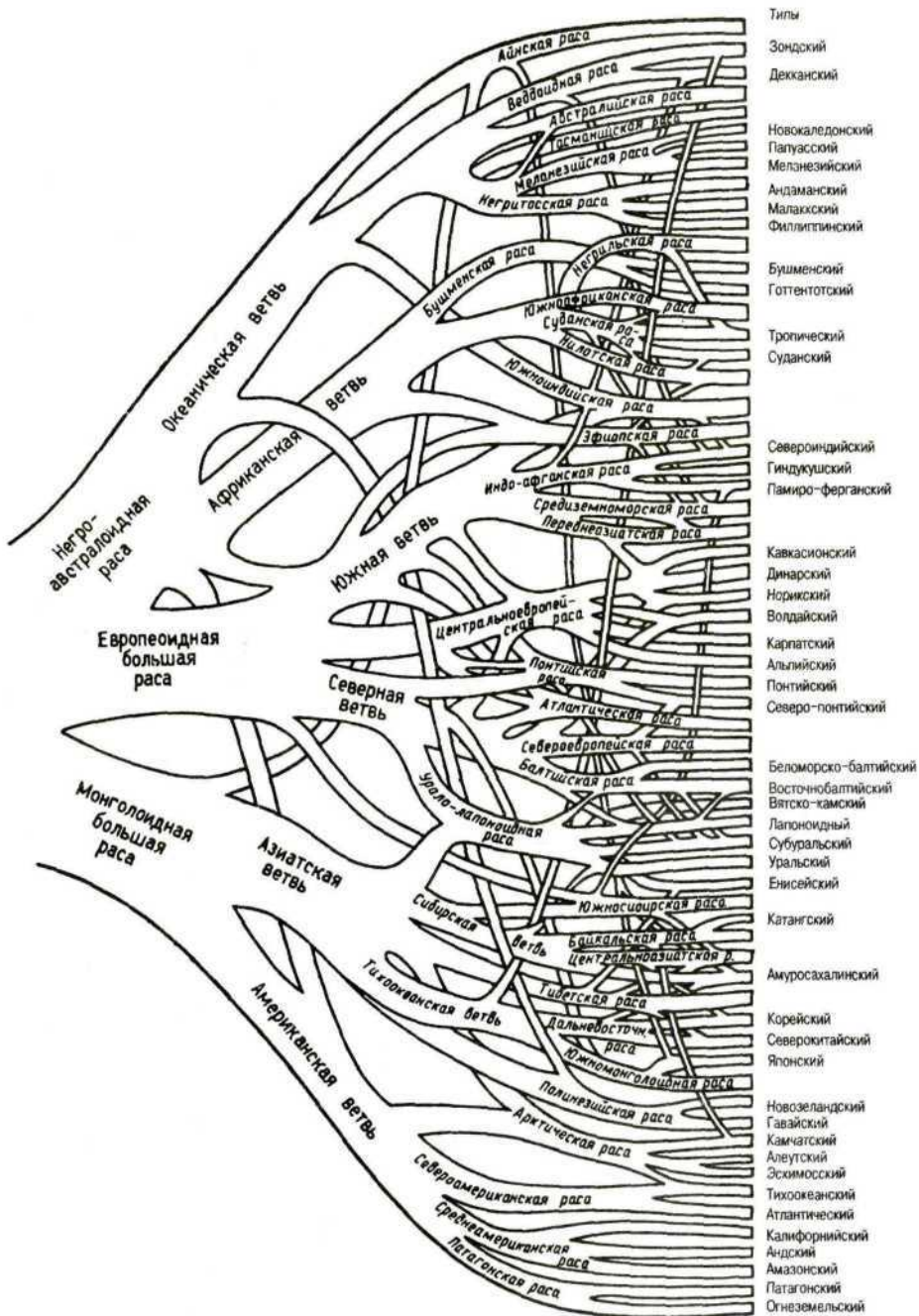
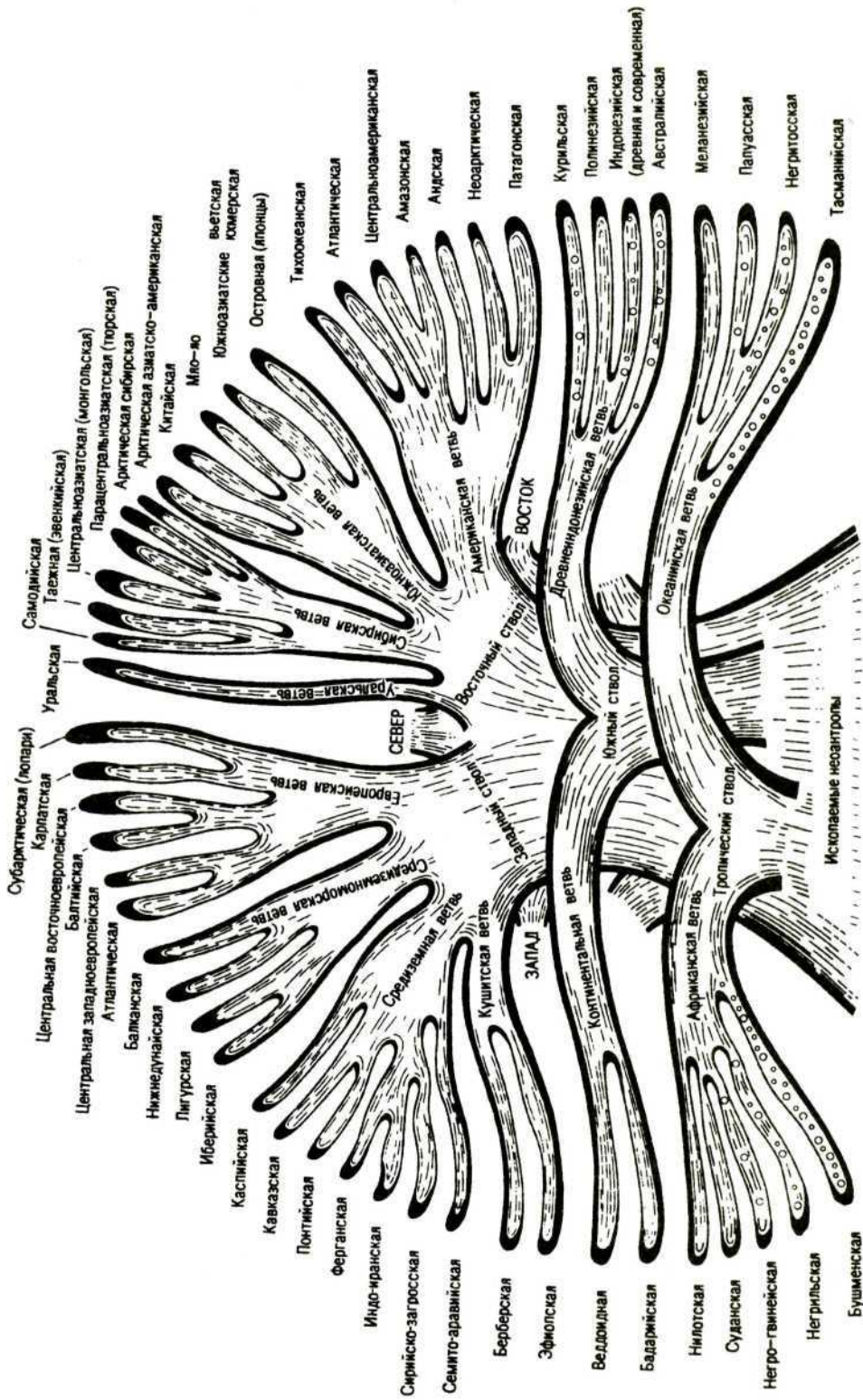


Рис. 98. Схема классификации человеческих рас по Г.Ф. Дебцу (1958). Переплетение и слияние ветвей отражают процессы смешения, имевшие место в различные периоды эволюции современного вида



«первого взгляда», т.е. состоящие из индивидуумов, несущих полный набор отличий группы, Кизс назвал «пандиакритическими». Если различимы не менее 80% индивидуумов, то тип называется макродиакритическим, при 50% различимости тип определяется как мезодиакритический. Древние типы и типы, характерные для континентов, виды и стволы принадлежат к разряду пандиакритических, ветви соответствуют макродиакритическим формам, подветви — мезодиакритическим, конечные разветвления — микродиакритическим».

§ 3. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ «БОЛЬШИХ» РАС

Из предыдущего изложения видно, что при большом количестве разных классификаций у исследователей существует некое «молчаливое» согласие по многим отдельным антропологическим типам и их группировке в более крупные подразделения. Практически во всех классификациях упоминаются следующие антропологические типы независимо от их ранга: европеоиды (евразийская, кавказоидная раса), среди которых обязательно выделяют светло- и темнопигментированные, а также лопарский варианты; монголоиды (азиатско-американская) с американоидным, эскимоидным и дальневосточным типами: негроиды (экваториальная) с австралоидным, меланезийским, негритосским, собственно негрским, бушменским южноафриканским, койсанским, капоидным) и пигмейским (негрильским, центральноафриканским) типами. В самостоятельные варианты со спорным происхождением выделяются: полинезийская, айнская (курульская), эфиопская (восточноафриканская), веддоидная, дравидийская (южноиндийская). В заведомо смешанные причисляются: южносибирская (туранская) и уральская (угорская). Очень часто в категорию самостоятельных или смешанных рас попадают: австралийская, бушменская, лопарская, негритосская и негрильская, американоидная.

Европеоидная раса. Цвет кожи варьирует от очень светлых до смугловатых оттенков. Популяции на север от широтной горной системы Пиренеи — Альпы — Балканы — Кавказ — Тянь-Шань имеют значительную частоту светлых радужин и светлых оттенков волос. Наиболее депигментирована северо-западная и северо-восточная части Европы (рис. 100). Уже давно замечено, что карта распределения пигментации по Европе напоминает карту оледенения. Надо также иметь в виду, что большая часть

Рис. 99. Схема происхождения и расселения человеческих рас по В. В. Бунаку (1980). «Ветви выражают разделение целостного слоя на части. Сходство ветвей по средним величинам или процентам, частоты признаков нередко перекрещиваются и не полностью определяют степень сходства. Смежные группы различаются не по типу дихотомии. Небольшие различия в проценте однородных вариантов при условии территориальной близости (если близость не нарушается вторжением постороннего типа) не имеют решающего значения для определения родства малых ветвей одной большой ветви. Долю влияния внутригрупповой изменчивости и генетической близости установить не всегда можно... Ветви схемы несут штрихи двоякого рода — линии и кружки; последние отличают древнейшие формы и в некоторых случаях нанесены совместно с линиями, если в настоящее время в типе сохраняются черты древней формации. Расхождение ветвей приблизительно показано глубиной вырезки в корневой части схемы... Подразделение одной ветви характеризует степень обособленности общего для ветви слоя и в гораздо меньшей степени определяет меру морфологического сходства современных групп населения данной территории» (Бунак, 1980)

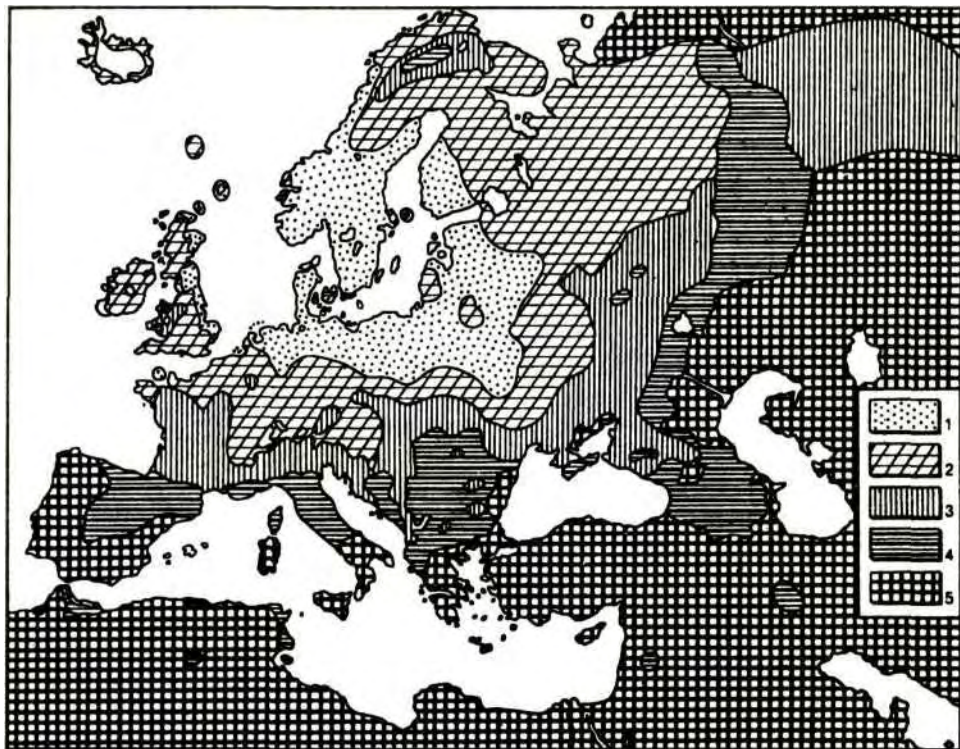


Рис. 100. Географическое распространение пигментации волос и глаз в Европе: 1 — существенное преобладание светлых и смешанных оттенков; 2 — светлых и смешанных оттенков больше, чем темных; 3 — одинаковая частота светлых со смешанными и темными; 4 — темных больше, чем светлых и смешанных; 5 — темные преобладают (Coop, 1939)

европеоидов имеет темные волосы и глаза. С этой точки зрения цвет кожи считается более важным признаком при объединении европеоидов в единую группу. Волосы чаще либо мягкие и прямые, либо волнистые. Курчавоволосость и узковолнистость чаще наблюдаются в южных районах, но спорадически встречаются повсеместно. Нос обычно со средним или высоким переносьем, узкий, прямой или с выпуклой спинкой. В северных популяциях частота вогнутых спинок носа может достигать 30—40%. Складка верхнего века развита значительно в северных группах и практически отсутствует в большинстве южных популяций. Разрез глаз горизонтальный (точнее, со слегка заметным поднятием наружного угла глаза). Горизонтальная профилировка от сильной (т.е. лицо очень клиногнатно) до умеренной. Последняя характеристика часто встречается в северо-восточных группах. Вертикальная профилировка лица ортомезогнатная. Третичный волосяной покров развит от сильного до умеренного. Иногда встречаются группы, где обволошенность (особенно тела) в среднем ослаблена. Они локализованы на севере и на юге, в промежуточной зоне третичный волосяной покров, как правило, сильный.

Групповые значения длины тела колеблются от высоких значений до низесредних. Как уже говорилось, для пропорций тела характерна мезоморфия (рис. 101).

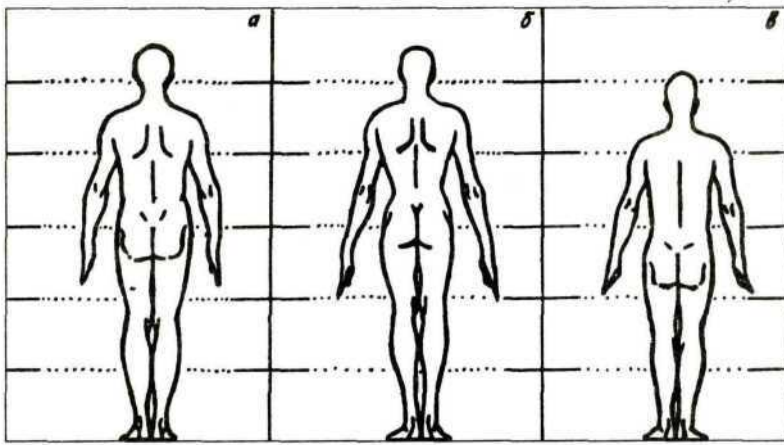


Рис. 101. Особенности телосложения и пропорций тела американских белых (а), американских негров (б) и японцев, живущих в США (в). По вертикали — длина тела. Мужчины всех трех выборок имеют очень близкий возраст (23-24 года, приведены средние обхваты по большим выборкам)

Австрало-негроидная раса. Цвет кожи — от очень темных до желто-бурых (у бушменской расы) оттенков. Темные явно преобладают, но очень темных немного. Цвет волос и глаз темный. Описаны единичные случаи светлоглазых негров в Африке. Видимо, частота их близка к частоте мутаций. Есть популяции австралийских аборигенов, у которых с небольшой частотой встречаются светловолосые индивиды; это в первую очередь дети (10—15%) и немногие молодые женщины. Небольшая тенденция к рыжеволосости описана у папуасов. Форма волос — от очень курчавых до широковолнистых (в австралоидной ветви). Нос со средневысоким или низким переносьем, часто очень широкий, маловыступающий (у папуасов бывает также сильное выступание с выпуклой спинкой). Губы часто с очень большой слизистой частью. Альвеолярная часть лица выступает вперед (прогнатна). Горизонтальная профилировка лица средняя или сильная. В сравнении с европеоидами у негроидов относительно более тяжелый скелет (табл. 20).

Таблица 20

Масса обезжиренного скелета (в граммах) у американцев европейского и африканского происхождения (по Seale, 1959)

Группа	n	x	s
Американцы-европеоиды:			
мужчины	25	3419	486
женщины	25	2303	482
Американцы-негроиды:			
мужчины	25	3853	540
женщины	25	2828	587

Примечание: различия в массе скелета между расовыми группами и между полами одной расы достоверны на 0,001-м уровне; расовые различия в первую очередь обусловлены более тяжелым скелетом конечностей у негроидов.

Вариация средних величин длины тела очень значительна. В данной большой расе есть по крайней мере два пигмоидных типа (негрилли и негритосы). Есть и просто малорослые варианты (бушмены, папуасы и т.д.).

Монголоидная раса. Цвет кожи — от смуглого до светлого (в основном у североазиатских групп). Цвет волос темный, у некоторых вариантов очень темный (иссиня-черный). Волосы, как правило, жесткие и прямые, но в южной Азии есть группы со значительной частотой волнистых волос, в Северной Азии нередко мягкие волосы. Нос обычно довольно узкий, с малой или средней высотой переносья, выступает незначительно, но есть варианты с сильно выступающим носом. В целом нос по величине и форме значительно варьирует, в противоположность устоявшемуся стереотипу о «малоносости» монголоидов как характерной черте. Складка верхнего века развита значительно. Эпикантус может достигать частоты 90-95%, но во многих группах (Америка, Южная Азия) он редок. Наружный угол глаза приподнят. Третичный волосяной покров развит слабо на лице и практически полностью отсутствует на теле.

Длина тела варьирует меньше, чем у негроидов, но по-настоящему высокорослых групп немного, как нет и очень малорослых.

§ 4. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ И КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ОСНОВНЫХ АНТРОПОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

По понятным причинам, дать антропологию каждого из примерно 2000 этносов, населяющих Землю, в учебнике такого рода нет возможности. К тому же следует иметь в виду, что любое подобное описание является как бы моментальным снимком со сложного, а зачастую и недостаточно известного процесса наложения биологических характеристик и их эволюции (расогенез) на социально-исторические (этногенез). Обычная ошибка, которая допускается неспециалистами, — это перенос во времени (из современности в древность или наоборот) связки — антропологический тип и этническое определение. Под одним и тем же этнонимом могут выступать популяции с отличающимися антропологическими типами, например древние и современные египтяне. В других случаях антропологический тип практически остался прежним, но возник новый этноним (исландцы — потомки норвежцев и ирландцев). Так как в дальнейшем изложении мы будем часто говорить о преобладании тех или иных антропологических типов в определенных этносах или группах этносов, это не означает, что такое же соотношение было в прошлом и сохранится в будущем. Именно это обстоятельство делает антропологические данные историческим источником с самостоятельным значением. Очень часто важные исторические события оказываются скрытыми за ширмами этнонимов.

Названия антропологических типов обычно не совпадают с этнонимами и являются производными от географических терминов. В отношении некоторых существует разнобой в терминологии. Произошло это в силу того обстоятельства, что первое название расы или типа давалось по лингвистической принадлежности или из каких-либо других соображений, например по отличительной черте морфологии. В таких случаях вступает в силу правило приоритета первого названия. К сожалению, это также не всегда выдерживалось, и разнобой в терминологии существует.

С европеоидов наиболее удобно начать описание расовых особенностей, так как они изучены несколько лучше других. Дело в том, что это, во-первых, самая большая по численности группа (около 2/3 общей численности населения Земли), а во-вторых, антропология как наука зародилась именно в Европе, поэтому многие описания неевропейских народов сделаны в сравнительном плане по отношению к европеоидам.

В настоящий момент европеоиды населяют практически всю обитаемую сушу, но еще сравнительно недавно (до эпохи Великих географических открытий) европеоидные антропологические типы занимали территории Европы, Северной Африки, Передней и Средней Азии, Среднего Востока и Индии. Естественно, что границы их ареала были подвижны, а в «контактных» зонах, населенных другими антропологическими типами, возникали формы смешанного происхождения.

В рассматриваемой зоне преобладают различные варианты умеренного и средиземноморского климата. Вследствие очень большой протяженности береговой линии значительная часть населения проживает в условиях морского климата, для которого, так же как и для средиземноморского, характерна относительно мягкая зима. К востоку и югу от указанных регионов нарастает сухость. Для средних и высоких широт Европы характерны значительные колебания в длительности светового дня по сезонам. Вся зона разделена горными массивами в направлении с запада на восток: Пиренеи — Альпы — Балканы — Кавказ — Копетдаг — Тянь-Шань. На антропологические особенности оказало воздействие и то обстоятельство, что северные районы Европы и некоторые горные районы сравнительно недавно (около 10 тыс. лет назад) окончательно освободились от ледника. С одной стороны, это дало новые площади для заселения, а с другой — образовались проходы для контакта южных и северных групп населения. Сложение и современная локализация антропологических типов главным образом были обусловлены событиями неолита. Этот период часто называют «неолитической революцией» (автор термина и его содержания — Г. Чайлд). В период с VIII—VII тыс. до н.э. и примерно до рубежа II—I тыс. до н.э. на всей территории современных европеоидов был осуществлен переход от присваивающего хозяйства к производящему. Это имело весьма важные последствия для структуры общего генофонда. Производящее хозяйство как более эффективное привело к росту численности населения, его плотности и более оседлому образу жизни (кочевое скотоводство — довольно поздний этап, но развилось далеко не везде и датируется серединой I тыс. до н.э.). Переход к производящему хозяйству начинался в южных районах. В среднеевропейских районах и в Заволжье производящее хозяйство распространилось позже в результате как заимствования хозяйственных навыков, так и собственного развития. Имели значение и переселения неолитических групп с юга на север по мере улучшения климатических условий, технической вооруженности, в поисках новых земель. Все это сопровождалось неравномерным ростом численности населения, миграциями, контактами групп и смешением.

Стремление увязать воедино изменения климатических условий географических регионов и культурно-хозяйственной эволюции с антропологическими классификациями привело к уже упомянутой разногласию в терминологии. Древние антропологические типы чаще всего называют по месту находки «типичного», или первого, скелета («кроманьонская» раса, «брюнская» раса и т.д.). Антропологические типы неолита и раннего железа чаще всего названы по археологическим культурам: тип «культуры ленточной керамики», «мегалитический» тип и т.д. Современная номенклатура использует обычно географическую терминологию («балтийская» раса, «памиро-ферганская» раса и т.д.). Она довольно запутана, и в ней хорошо ориентируются только несколько десятков специалистов.

Несмотря на достаточно интенсивные миграционные процессы и смешение среди европеоидов, можно установить несколько тенденций в географическом распределении признаков. Во-первых, наиболее светлая пигментация глаз и волос концентрируется вокруг Балтийского бассейна и постепенно уменьшается на юг и восток. Во многих группах южных европеоидов светлые глаза и волосы не встречаются. В направлении с севера на юг увеличивается частота волнистых волос, ослабляется складка верхнего века, падает частота вогнутых спинных носа, усиливается третичный волосяной покров, чаще встречаются смуглые оттенки кожи. В среднем северные европеоиды более массивны, орбиты у них более низкие. Население Восточной Европы по сравнению с Западной и Южной имеет более широкое лицо.

Вторая тенденция проявляется в своеобразии народов, населяющих упомянутый выше горный пояс. По некоторым признакам они нарушают постепенную картину изменчивости по вектору «север-юг». Для всего этого пояса характерны максимальные величины головного указателя (брахицефалия), третичного волосяного покрова, достаточно часты высокие и средние значения широтных размеров лица и длины тела. Часты смешанные оттенки окраски радужины. Многие альпийские, балканские и кавказские антропологические типы отличаются повышенной массивностью. Посветление пигментации цвета волос идет в красновато-рыжие оттенки.

На север и на юг от этого горного пояса головной указатель снижается, развитие третичного волосяного покрова уменьшается. По цвету кожи они ближе к населению северных территорий, а по цвету глаз и волос — к южанам. Близкая картина наблюдается и в азиатской части ареала европеоидов. Сходные особенности имеют горцы Памира и Гиндукуша.

На краях основного европеоидного ареала на границе с Сахарой в Северной Африке, в Восточной Африке, Южной Аравии и Индии, в Средней Азии и Западной Сибири появляются новые клины по признакам. Здесь градиенты уже не внутриевропеоидные, а межрасовые. В направлении к экваторам усиливаются прогнатизм, ширина носа, частота курчавых волос и т.д., в направлении к востоку — уплощенность лица, ослабление третичного волосяного покрова и т.д.

Данная общая картина со сравнительно постепенной клинальной изменчивостью морфологических признаков имеет аналоги и в других признаках. Например, частота аллеля *B* системы групп крови *ABO* и аллеля *d* системы *Rhesus* также постепенно изменяются. Такое постепенное изменение частоты какого-либо признака или гена может быть обусловлено средовыми градиентами и потоком генов в зонах контакта.

Географическая изменчивость биологических особенностей европеоидов может быть представлена и в дискретной форме через типологические схемы. В такой системе описания изменчивости антропология населения региона или иной структурной единицы предстает в виде набора заранее установленных антропологических типов (или рас) и их удельного веса в населении. Содержательность такого метода зависит от унифицированности классификаций с точки зрения применяемых признаков и методов выделения дискретных типов.

Многие антропологи, следуя за Т. Гексли, первую разграничительную линию у европеоидов проводят между северными и южными группами типов («ксантохройные» — светлые и «меланохройные» — темные). Это разделение по степени пигментации. Большую популярность получила тройная классификация У. Риплея, который к указанным двум добавил альпийскую расу, локализованную им в горном поясе между северной и средиземноморской расами.

Внутри северной группы антропологических типов наиболее часто выделяют: атлантико-балтийский и беломоро-балтийский типы.

Атлантико-балтийская малая раса (или тип). Основной ареал — Скандинавия, Британские о-ва, северные районы Западной и Восточной Европы. Данная раса является важным элементом антропологического состава норвежцев, шведов, шотландцев, исландцев, датчан, русских, белорусов, прибалтийских народов, частично встречается в популяциях северных районов Франции, Германии и у финнов. В небольшой доле эта раса встречается и у других европейских народов. Для популяций основного ареала данной расы характерна светлая пигментация кожи, частота светлых глаз может достигать 75%, а светлых волос — до 50%. Волосы широковолнистые и прямые, мягкие. Рост бороды средний и выше среднего. Третичный волосной покров на теле — от среднего до слабого. Лицо и голова достаточно крупные. Головной указатель — на границе долихо- и мезоцефалии, высота лица несколько преобладает над шириной. Высота нижнего отдела лица значительная. Нос обычно прямой и узкий, с высоким переносьем. По мнению К. Куна, этот тип исходно принадлежит к кругу средиземноморских форм, претерпевших процесс депигментации.

Как неоднократно отмечалось антропологами, характеристика общего типа совершенно не означает, что большинство индивидов популяций данного региона соответствуют этому описанию. Подобная характеристика означает лишь то, что в данном регионе (В. В. Бунак использовал для него термин «расовая зона», который «...означает зону пересечения векторов изменчивости различных признаков») многие индивиды, а также средние величины признаков в популяциях будут приближаться к ней. Как мы видим, это классический пример типологического образа мышления.

Беломоро-балтийская малая раса. Зона распространения та же, что и у предыдущей, но наиболее часто встречается от Балтийского до Белого моря. Это самая светлопигментированная раса, особенно это касается цвета волос. Форма и жесткость волос такие же. Весь третичный волосной покров несколько слабее. Длина тела меньше. Головной указатель выше (тенденция к брахикефалии). Лицо шире и ниже. Одно из главных физиономических отличий от атлантико-балтийской расы — более короткий нос, который сравнительно часто имеет вогнутую спинку (до

30-40% случаев). Есть основания полагать, что данный вариант — прямой наследник древнего населения Средней и Северной Европы.

Среднеевропейская малая раса. Распространена практически по всей Европе, но основной ее ареал — Североевропейская равнина от Атлантики до Волги. Чаще всего встречается у немцев, чехов и словаков, поляков, австрийцев, северных итальянцев, украинцев, русских. По многим своим признакам близка к предыдущим, но характеризуется более темной пигментацией волос. Занимаемый ею регион часто называют «поясом шатенов». В нем выделяют целую серию подтипов. Головной указатель, как правило, умеренно брахикефальный. Большинство пропорций лица имеют средние значения. Рост бороды средний и выше среднего, третичный волосяной покров на теле умеренный. Нос с прямой спинкой и высоким переносьем, длина его варьирует. Восточные варианты этой расы светлее. Многие исследователи полагают, что средневропейская раса имеет смешанное происхождение. Численно средневропейцы преобладают в Европе.

Балкано-кавказская малая раса. Популяции, для которых характерен данный антропологический тип, занимают в основном район евразийского горного пояса. В различных классификациях к нему отнесены альпийская, динарская, арменоидная и другие расы. Длина тела средняя и выше среднего. Волосы темные, чаще волнистые. Глаза темных и смешанных оттенков встречаются примерно в равной пропорции, светлые в разных группах — от 2 до 20%. Третичный волосяной покров развит сильно (в некоторых популяциях мировой максимум). Голова брахикефальная. Пропорции лица варьируют, но ширина лица — от средней до выше средней. Нос обычно крупный, часто с выпуклой спинкой. В некоторых вариантах часты опущенные кончик и основание носа. Из этой обобщенной характеристики несколько выделяются варианты на флангах ареала. Альпийская раса на западе в своем классическом определении имеет относительно небольшой нос, а его спинка может иметь вогнутую форму. Горцы Памира и Гиндукуша также имеют менее крупный нос и не столь сильное развитие третичного волосяного покрова.

Индо-средиземноморская малая раса. Распространена в некоторых южных районах Европы, Северной Африке, Аравии и других южных районах Евразии до Индии. Достаточно часто встречается среди испанцев и португальцев, южных итальянцев, марокканцев, алжирцев, ливийцев, египтян, различных арабских и семитских групп, у иранцев, иракцев, афганцев, народов Средней Азии и индусов. Длина тела средняя и ниже средней. Цвет кожи смуглый, но бывают и достаточно светлые оттенки, особенно в Европе. Цвет волос темный. Волнистые волосы преобладают. Глаза преимущественно темные, но в большинстве популяций встречается до 10—25% смешанных оттенков, светлые очень редки. Третичный волосяной покров развит умеренно, в некоторых популяциях ниже среднего. Нос обычно прямой и узкий, с высоким переносьем. Средний сегмент лица доминирует. Глазное яблоко широко открыто. Складка верхнего века развита слабо. Телосложение часто достаточно лептосомное.

Внутри этой малой расы есть региональные варианты, отличающиеся от основной характеристики. Например, на крайнем северо-западе ареала — атланти-средиземноморский и на крайнем северо-востоке — ирано-

афганский варианты имеют высокий рост, а у последнего часто выпуклая спинка носа и сильный рост бороды.

Лапоноидная раса. В настоящее время распространена на севере Фенноскандии. Составляет основу антропологического типа саамов (лопарей). Есть основания предполагать ее широкое распространение в древности в северных районах Европы. Своеобразие данной расы значительно. Многие антропологи склонны придавать ей высокий таксономический ранг, иногда даже наравне с другими большими расами. Другие считают, что ее своеобразие есть следствие смешения европеоидов и монголоидов в древности. Часть антропологов считает ее своеобразной древней европеоидной формой. Морфологический тип, несмотря на существование локальной популяционной изменчивости, достаточно единообразен. Кожа светлая, с примесью смуглых оттенков, волосы обычно темные, прямые или широковолнистые, мягкие. Темные глаза преобладают, но много (до 30-40%) и смешанных оттенков, светлые глаза редки. Третичный волосяной покров слабый. Голова относительно крупная. Лицо низкое, в основном за счет очень малой высоты нижнего отдела. Нос часто короткий и широкий в крыльях. Межглазничное расстояние большое. Длина тела небольшая, ноги относительно короткие, руки длинные, корпус широкий.

Древние европеоиды. Кроме указанных морфологических вариантов, формирование которых можно отнести к эпохе неолита и более поздней, среди европеоидов достаточно ясно фиксируются антропологические типы, близкие к верхнепалеолитическому и мезолитическому населению. Они зачастую не имеют непрерывного ареала и не составляют большинства населения какого-либо региона. Основные особенности данных вариантов были описаны выше. К ним можно добавить следующее. Наибольший процент данных вариантов встречается на Британских островах, в Скандинавии, Бельгии и Центральной Германии, в горных районах Европы и Северной Африке. При изучении особенностей внешности современного населения данных территорий (особенно Ирландии) удастся с некоторой вероятностью восстановить отдельные дополнительные признаки верхнепалеолитического и мезолитического населения Европы. В целом эта характеристика такова: высокий рост, широкие плечи, крупная грудная клетка, большая голова, надбровье сильное или умеренное, лоб широкий и высокий, лицо широкое и несколько уплощенное, рот большой, со средней толщиной губ, носогубные складки сильно выражены, вся нижняя челюсть широкая и высокая, с выступающим подбородком. Нос средней величины или крупный, с прямым или вогнутым профилем и приподнятым кончиком. Волосы темно-русые и волнистые, часто рыжеватые. Третичный волосяной покров на лице и теле развит средне. Глаза смешанных и светлых оттенков (голубоватые). Цвет кожи очень белый, с наклоном к образованию веснушек. В некоторых горных районах (Черногория, Кавказ) есть популяции близкого облика, но они обычно несколько более пигментированы и имеют более выпуклую спинку носа. Есть серьезные основания полагать, что в этих горных убежищах частично сохранился физический облик древнеевропейских групп. В III—II тыс. до н.э. близкий по общей морфологии вариант был широко распространен в степной зоне Евразии от Днепра до Алтае-Саян. В отечественной антропологии он получил название палеоевропейского.

Обитают практически во всех климатогеографических зонах. В сравнении с европеоидами монголоиды освоили свой современный ареал значительно раньше. Например, американский континент имел постоянное население во всех регионах как минимум несколько тысяч лет назад.

Ареал расселения монголоидных популяций можно с некоторым приближением разделить на «центр» и «периферию». «Центр» — это практически вся Азия. «Периферия» — это Юго-Восточная Азия, Индонезия, острова Тихого океана, Мадагаскар, Северная и Южная Америка. В центральной зоне обитает большая часть современных монголоидов, а их физический тип близок к обобщенной характеристике, приведенной ранее. На периферии не только меньше численность, но и антропологический тип популяций часто существенно отличается либо в результате изоляции от основной массы населения, либо как результат смешения с европеоидами и экваториалами.

Как и в случае с европеоидами, можно в общих чертах наметить изменения в частотах основных признаков внутри ареала. Цвет кожи становится более темным по мере продвижения от полюсов к экватору, но очень темных оттенков у монголоидов не бывает. Пигментация волос имеет небольшую тенденцию к усилению в направлении с запада на восток (в пределах темных оттенков шкалы). В низких широтах увеличивается частота волнистых волос. Частота эпикантуса уменьшается от центральной зоны к периферии. Примерно так же уменьшается степень уплощенности лица. В центральной части ареала монголоидные особенности древних популяций ясно фиксируются уже с неолита. На окраинных территориях эти признаки более позднего происхождения, независимо от наличия там домонголоидного населения.

Тихоокеанские монголоиды включают две малые расы: дальневосточную и южноазиатскую. Основной район этой группы вариантов ограничен на западе Индостаном и Тибетом, на севере — центральноазиатскими пустынями и горными системами Хингана и Станового хребта, на юге — линией Уоллеса, проводимой между Зондскими островами и так называемой Большой Австралией, которая включает Новую Гвинею и Австралию.

Дальневосточная малая раса. Цвет кожи смуглый. Глаза темные, как у остальных монголоидов. Волосы прямые, жесткие и очень темные. У взрослых эпикантус встречается от 70 до 95% случаев. Третичный волосяной покров развит слабо. Длина тела средняя или выше средней. Лицо узкое, средней ширины, высокое, плоское. Мозговой череп в горизонтальном сечении небольшой, но высокий. Нос довольно длинный, с прямой спинкой, слабо- или средневыступающий. Значительный процент населения Китая, Кореи, Японии имеет ясно выраженные черты дальневосточной расы.

Южноазиатская малая раса. Цвет кожи более темный, чем у дальневосточной расы. Есть некоторый процент волнистых волос. Эпикантус встречается реже (20-50%). Лицо менее уплощено и относительно ниже. Губы более толстые, а нос относительно шире. Мозговой череп также небольшой и относительно широкий. Лоб часто имеет выпуклую форму. Длина тела небольшая. Раса широко распространена в странах Южной и Юго-Восточной Азии.

Северные монголоиды. Их современная западная граница проходит приблизительно по Енисею, южная граница соответствует северной для дальневосточной расы, северная и восточная границы океанические.

Североазиатская малая раса. Цвет кожи более светлый, чем у предыдущих, в некоторых группах значительный процент светлокожих. Волосы темные и темно-русые, обычно прямые и жесткие, но есть популяции (например, эвенки), у которых достаточно часто встречаются мягкие волосы. Часто встречаются и светло-карие оттенки окраски радужины. Лицо, как правило, высокое и широкое, очень плоское. Встречаются относительно низколицие варианты. Мозговой череп с большими горизонтальными диаметрами и малым высотным. Это один из важных разграничительных признаков северных и тихоокеанских монголоидов. Нос варьирует по величине и степени выступания. Есть группы с очень плоским переносом. Часто встречается эпикантус. Разрез глаз очень небольшой. Длина тела средняя и ниже средней. Эта малая раса довольно явно подразделяется на два морфотипа — байкальский и центральноазиатский. Байкальский обладает своеобразным сочетанием: максимум монголоидности в морфологии лица (максимальная уплощенность) и минимум в пигментации (самый светлый среди монголоидов). Черты североазиатской расы лежат в основе антропологического типа многих коренных народов Сибири: эвенков, якутов, бурят и т.д.

Арктическая малая раса. Ареал распространения — примерно от Верхоянского хребта на западе до Гренландии. Южная граница проходит примерно по 60° сев. шир. Пигментация более темная, чем у североазиатской расы (ближе к тихоокеанской). Волосы прямые и жесткие, эпикантус — от 30 до 50%. Выступание носа умеренно-слабое. Лицо менее уплощено, но более прогнатно, чем у североазиатской расы. Лицо часто имеет пентагоноидное очертание за счет большого расстояния между углами нижней челюсти. Характерная для многих монголоидных популяций образная форма ног у арктической расы выражена слабо. По некоторым пропорциям тела эти монголоиды значительно отличаются от континентальных (корпус и рука относительно короче, нога длиннее, грудь более округлая). При сильно развитом костяке и мышцах подкожный жир развит слабо, что тоже существенно отличает арктические группы от других монголоидов. Данный антропологический тип встречается у эскимосов, чукчей, американских индейцев, коряков, но наиболее четко выражен у эскимосов.

Американская раса. Занимает обширную территорию Американского континента с самыми различными экологическими условиями. Несмотря на то что внутри расы выделяют несколько морфотипов, она достаточно едина в основных чертах. При этом отличия от остальных монголоидов довольно существенны, что дает некоторым исследователям основание выделять ее в отдельную большую расу. Для большинства популяций и морфотипов американских индейцев характерен крупный нос, иногда с выпуклой спинкой. Уплощенность лица часто умеренная и даже небольшая. Эпикантус редок. Тотальные размеры лица и головы часто большие. Длина тела средняя и большая. Для большинства популяций характерна повышенная массивность (при полноценном питании). Некоторая «нетипичность» американских индейцев часто рассматривается как сохранение морфологических особенностей древних монголоидов.

В экваториальную расу включают все популяции к югу от тропика Рака в Африке, а также некоторые группы населения Индонезии, Новой Гвинеи, Меланезии и все аборигенное население Австралии. Ведущим признаком считается темный цвет кожи. Основные климатогеографические зоны обитания: саванны, тропические леса, пустыни, океанические острова. Общие закономерности в географическом распределении признаков в популяциях экваториалов не очень четкие, но можно отметить, что наиболее темнокожие и низкорослые группы, вплоть до пигмоидов, сосредоточены в экваториальных тропических лесах. Пустынные и саванные группы более светлокожи и высокорослы. Ареал расы разорван, и между океанической и африканской частями поток генов отсутствует, но некоторые исследователи полагают его существование в древности. Политипия внутри расы значительна.

Африканские негроиды традиционно включают по крайней мере три малые расы.

Негрская малая раса. Популяции этой расы наиболее многочисленные в Африке. Они обитают в саванне и прилесной зоне. Классическая характеристика негроидов восходит именно к особенностям негрской расы. Внутри нее есть подтипы, но мы их не рассматриваем. Цвет кожи темный и очень темный. Цвет глаз темный, как и у всех остальных жителей экваториальной области. Волосы сильно курчавые и спирально завитые. Нос широкий в крыльях, с низким и плоским переносьем. Губы толстые, слизистая часть как бы «вывернута». Сильный альвеолярный прогнатизм. Третичный волосяной покров средний и слабый. Глазная щель широко открыта, глазное яблоко несколько выступает вперед. Межорбитальное расстояние большое. Длина тела средняя или выше средней. Корпус относительно короткий, конечности длинные, особенно предплечье и голень. Кисть часто длинная и узкая. Таз относительно небольшой. Поясничный лордоз сильный.

Бушменская малая раса. В настоящее время обитает в пустынных и полупустынных районах Южной Африки. Цвет кожи желтовато-бурый. Волосы и глаза темные. Волосы спирально завитые, слабо растут в длину. Нос широкий, с низким переносьем. Третичный волосяной покров слабый. Разрез глаз меньше, чем у негрской расы, складка верхнего века развита хорошо, встречается эпикантус. Лицо несколько уплощено, его размеры небольшие. Нижняя челюсть очень грацильна. Длина тела ниже средней. Сильный поясничный лордоз сочетается со значительной стеатопигией (жироотложение на ягодицах), особенно у женщин. У взрослых сильно выражена рано развивающаяся морщинистость кожи. Приведенное сочетание признаков достаточно своеобразно, и потому некоторые антропологи выделяют бушменскую расу (под названием «капоидная») в самостоятельную большую, наравне с собственно негроидами. Предполагается, что в древности она была распространена более широко, в том числе обитала на север от экватора. Особенности этой расы достаточно хорошо фиксируются в ископаемых находках палеолита и мезолита Африки. Наиболее ясно представлена у бушменов.

Негрильская малая раса. К ней принадлежат популяции аборигенного населения тропического леса Африки. Пигментация и форма волос такие же, как у негрской расы. Нос еще более широкий, но сильнее выступает вперед. Разрез глаз значительный, глазное яблоко часто очень сильно выступает вперед. Третичный волосяной покров развит достаточно сильно. Длина тела очень малая, ноги относительно короткие, руки длинные. Суставы очень подвижны. Время возникновения неизвестно, так как нет ископаемого материала.

Между всеми тремя основными расами африканской зоны негроидов существуют промежуточные типы, которые мы здесь специально не описываем.

Океанийские австралоиды. Австралийская раса. Представлена главным образом коренным населением Австралии. Цвет кожи темный, но не столь темный, как у негрской расы. Цвет волос — от коричневых до черных. Волосы на концах имеют тенденцию «выгорать». В некоторых популяциях пустынь Западного плато у детей часто встречаются очень светлые волосы, вплоть до белокурых, которые с возрастом темнеют. Около 20% молодых женщин сохраняют относительную светловолосость. Форма волос изменчива: от широковолнистых до узковолнистых и локоновых. Глаза сильно пигментированы, глыбки пигмента могут выходить за пределы собственно радужины. Третичный волосяной покров на лице развит хорошо, на теле умеренно. Нос очень широкий в крыльях, имеет очень низкое переносье. Разрез глаз большой, но глазное яблоко посажено очень глубоко. Губы средней толщины. Есть прогнатизм. Длина тела средняя и выше средней. Корпус короткий, конечности длинные. Грудная клетка и ее мышцы развиты очень хорошо, шея коротковатая. Интересно, что общая массивность посткраниального скелета средняя или даже небольшая, в то время как череп бывает очень массивный, с сильно развитыми надбровными дугами и мощными челюстями и т.д. Все это создает общее впечатление, что центр тяжести тела смещен вверх. Региональные колебания в морфотипах, несомненно, имеются. Например, в горных районах восточного побережья обитают небольшие популяции с малой длиной тела и курчавыми волосами. Эта раса часто рассматривается как большая.

Меланезийская малая раса. Распространена на Новой Гвинее и островах Меланезии. Изоляция между островами и горными долинами привела к значительной политипии. Выделяют до четырех самостоятельных типов. В целом они отличаются от австралийской расы преобладанием курчавых волос (у детей часто бывают волнистые), меньшим ростом (есть очень малорослые группы — негрито), более слабым развитием третичного волосяного покрова. Папуасы часто имеют крупный, с выпуклой спинкой и опущенным кончиком нос, напоминающий нос переднеазиатских европеоидов.

Веддоидная малая раса. Распространена на островах Индонезии, в Шри-Ланка и Южной Индии. По многим своим особенностям представляет как бы уменьшенный (грацильный) морфотип австралоидов. Умеренно темная кожа, волнистые волосы, средняя толщина губ и умеренный прогнатизм. Нос в крыльях несколько уже, переносье не слишком низкое. Третичный волосяной покров довольно слабый. Длина тела средняя и ниже средней. Часто эту расу объединяют с австралоидной в

одну большую расу, В древности данные морфотипы были распространены гораздо шире. Так называемые «австралоидные особенности» часто фиксируются вплоть до 30° сев. шир.

Кроме перечисленных рас есть и такие, которые с трудом поддаются классификации. Они преобладают в контактных зонах между большими расами. При решении вопроса о происхождении таких рас обычно рассматриваются две альтернативные гипотезы: а) либо это самостоятельная группа, сохранившая древний, «недифференцированный» антропологический тип с эпохи формирования современных расовых типов, б) либо данный антропологический тип возник в результате смешения. В зоне контакта европеоидов и монголоидов выделяют две малые расы — уральскую и южносибирскую.

Уральская малая раса. Локализована в Приуралье, Зауралье и частично в Западной Сибири. Цвет кожи преимущественно светлый. Волосы темные и темно-русые, прямые и широковолнистые, часто мягкие. Цвет глаз преимущественно смешанных и темных оттенков, но есть и небольшой процент светлых. Эпикантус встречается в 10-20% случаев. Нос прямой или с вогнутой спинкой, кончик бывает приподнят, переносье средней высоты. Лицо небольшое и относительно широкое, низкое и умеренно уплощенное. Губы средней толщины. Третичный волосяной покров ослаблен. Длина тела средняя и ниже средней. Как видно из описания, уральская раса имеет некоторое сходство с лапоноидной, но крупнее и несколько более монголоидна. Тем не менее в некоторых классификациях их объединяют в одну расу. В своих различных вариантах уральская раса составляет основу антропологического типа манси, хантов, селькупов, некоторых поволжских народов, а также народов Алтае-Саянского нагорья.

Южносибирская малая раса. Популяции с преобладанием этого типа концентрируются в степях Казахстана, горных районах Тянь-Шаня и Алтае-Саянах. Цвет кожи смуглый и светлый. Пигментация волос и глаз близка к уральской, но немного темнее. Нос с прямой и иногда выпуклой спинкой, более крупный, переносье средней высоты. Лицо обычно довольно высокое и широкое. Волосы чаще прямые и жесткие. Длина тела средняя. В целом этот вариант более массивный, чем уральский. Широко распространен среди казахов и киргизов.

Среди исследователей существует разногласие о происхождении уральской расы. С точки зрения одних, она возникла в результате смешения европеоидных и монголоидных групп в древности (мезолит-неолит). По мнению других, это древний самостоятельный морфотип.

Южносибирская раса, по мнению всех исследователей, имеет смешанное происхождение. Для такого суждения есть достаточно антропологических данных по древним эпохам. Начало смешения европеоидов и монголоидов в евразийских степях достаточно точно датируется серединой I тыс. до н.э. Начиная с этого момента можно провести непрерывную линию преемственности до современных групп южносибирского расового типа.

Эфиопская малая раса. Локализована в Восточной Африке (Эфиопское нагорье и Африканский Рог) на стыке европеоидов и экваториалов. Цвет кожи варьирует в пределах различных коричневых оттенков. Цвет волос и глаз темный. Волосы обычно курчавые, узковолнистые. Третичный волосяной покров ослаблен. Нос, как правило, прямой, с довольно высоким

переносим и неширокий. Лицо узкое, губы средней толщины. Длина тела средняя и выше средней, телосложение долихоморфное. Разные варианты этой расы широко представлены среди эфиопских, сомалийских, кенийских и суданских этносов. Морфологически близкие костные остатки найдены на данной территории в мезолите — неолите. Вполне вероятно предположение, что это древний своеобразный вариант, который в последующие эпохи постоянно испытывал влияние потока генов от европеоидов и экваториалов.

Дравидийская (южноиндийская) малая раса. Популяции обитают в Южной Индии на стыке южных европеоидов и веддоидов. Кожа коричневатых оттенков. Глаза и волосы темные. Волосы прямые и волнистые, пропорции лица и его деталей ближе к средним.

В отношении обеих последних рас неоднократно высказывалось мнение, что они относятся как бы к одному кругу форм контактной зоны. Об их смешанном происхождении говорят данные по группам крови и сывороточным белкам, по частотам которых они также занимают промежуточное положение. Правда, как уже указывалось, это может быть и следствием более поздних контактов с соседями.

Айнская (курильская) малая раса. В настоящее время занимает в Хоккайдо. В древности была распространена шире: на островах Японии, Курильской гряде. Современные айны сильно смешаны с японцами. При сопоставлении различных по степени смешанности айнских групп характеристика курильской расы (без учета японской примеси) выглядит следующим образом. Цвет кожи смугловатый. Волосы темные, жесткие, волнистые. Глаза светло-карие. Эпикантус либо редок, либо полностью отсутствует. Третичный волосяной покров, особенно на лице, очень сильный (мировой максимум). Лицо низкое и широкое, немного уплощенное. Нос, рот и уши крупные, губы полные. Длина тела небольшая, шея короткая, руки длинноватые. Ноги относительно короткие, телосложение массивное.

Мнения о происхождении айнов сильно расходятся. Их считают древними европеоидами, австралоидами, исходной формой европеоидно-монголоидной ветви и т.д. Своеобразие генофонда айнов подчеркивается существенной частотой редких аллелей и аллотипов, зачастую свойственных только им. Ввиду этого можно понять и тех исследователей, которые выделяют айнов в отдельную большую расу.

Полинезийская малая раса. Распространена на островах Тихого океана и в Новой Зеландии. Кожа смуглая, иногда довольно светлых, желтоватых оттенков. Волосы темные, волнистые или прямые. Глаза темные. Третичный волосяной покров на теле слабый, на лице увеличивается до средних значений. Эпикантус редок. Нос средневыступающий и относительно широкий. Губы полноватые. Характерны крупные размеры, как тотальные, так и отдельных сегментов. Очень часто встречается эурипластический тип конституции в широком понимании этого термина. Эту расу разные авторы причисляют либо к монголоидам, либо европеоидам, либо австралоидам. Есть гипотезы о ее смешанном происхождении между указанными типами. Нейтральная морфология полинезийской расы в сочетании с отсутствием архаических черт позволила В. В. Бунаку высказать предположение о том, что это некая панэйкуменная группа.

§ 5. СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНТРОПОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

Европа. Основу народов Европы составляют различные варианты практически всех вышеперечисленных европеоидных рас (рис. 102, 103). Численно преобладают среднеевропейские варианты. За последние столетия и особенно в XX в. в Европу прибыло, осело и частично смешалось с коренным населением значительное число мигрантов с антропологическими характеристиками внеевропейских средиземноморцев, а также различное смешанное население. Главным образом это население либо бывших колоний европейских держав (например, индусы, алжирцы), либо стран с высокой рождаемостью и высоким уровнем безработицы. Особенно смешанными становятся большие города и промышленные центры. В крупных европейских городах без особого труда можно обнаружить многие аллели внеевропейского происхождения.

В истории Европы неоднократно происходили также значительные перемещения и смешение собственного населения. В результате этого практически во всех европейских государствах мы можем в настоящий момент обнаружить большинство антропологических типов и всевозможные промежуточные варианты. Национальные, государственные, лингвистические, религиозные и другие границы не соответствуют антропологическим. Даже такой своеобразный антропологический вариант, как лапоноидная раса, имеющая достаточно ясный и небольшой географический ареал и привязанная практически к одному этносу, распределенному по трем странам (Норвегия, Финляндия, Россия), в виде заметной примеси фиксируется среди другого населения этих государств: норвежцев, финнов, карелов и др. С другой стороны, в саамских популяциях существенна примесь атланти-балтийской и беломоро-балтийской рас. Генофонд народов Европы по своей пространственной структуре достаточно однороден. Близкие результаты были получены и при анализе групповых факторов крови (Рычков, Ящук, 1985).

Азия. Азия существенно более разнообразна в антропологическом отношении, чем Европа. Доминируют по численности различные монголоидные и европеоидные группы. Небольшую долю составляют группы смешанного происхождения. Как мы уже отмечали, наиболее распространены дальневосточная, южноазиатская и средиземноморская расы. Преобладающее население Северной Азии имеет восточноевропейское происхождение. Кроме групп смешанного происхождения, в контактных зонах есть большое количество анклавов смешанного происхождения, расселенных дисперсно среди основного населения. Это смешанные группы Сибири, англоиндусы Индии и другие «евразийцы» (как в целом обозначают такие популяции независимо от расовой принадлежности исходных групп). Азия в новейшее время была меньше затронута миграциями и смешением, чем Европа. Во многом этому способствовал сельский уклад жизни в большинстве регионов. Процесс образования метаэтнических городских общностей в Азии идет интенсивно, но еще не достиг европейских масштабов, так как многие конгломераты городов и промышленных центров моноэтничны (например, в Японии).

Африка. Северная Африка с верхнего палеолита заселена европеоидами и является частью средиземноморского региона. Главные изменения в

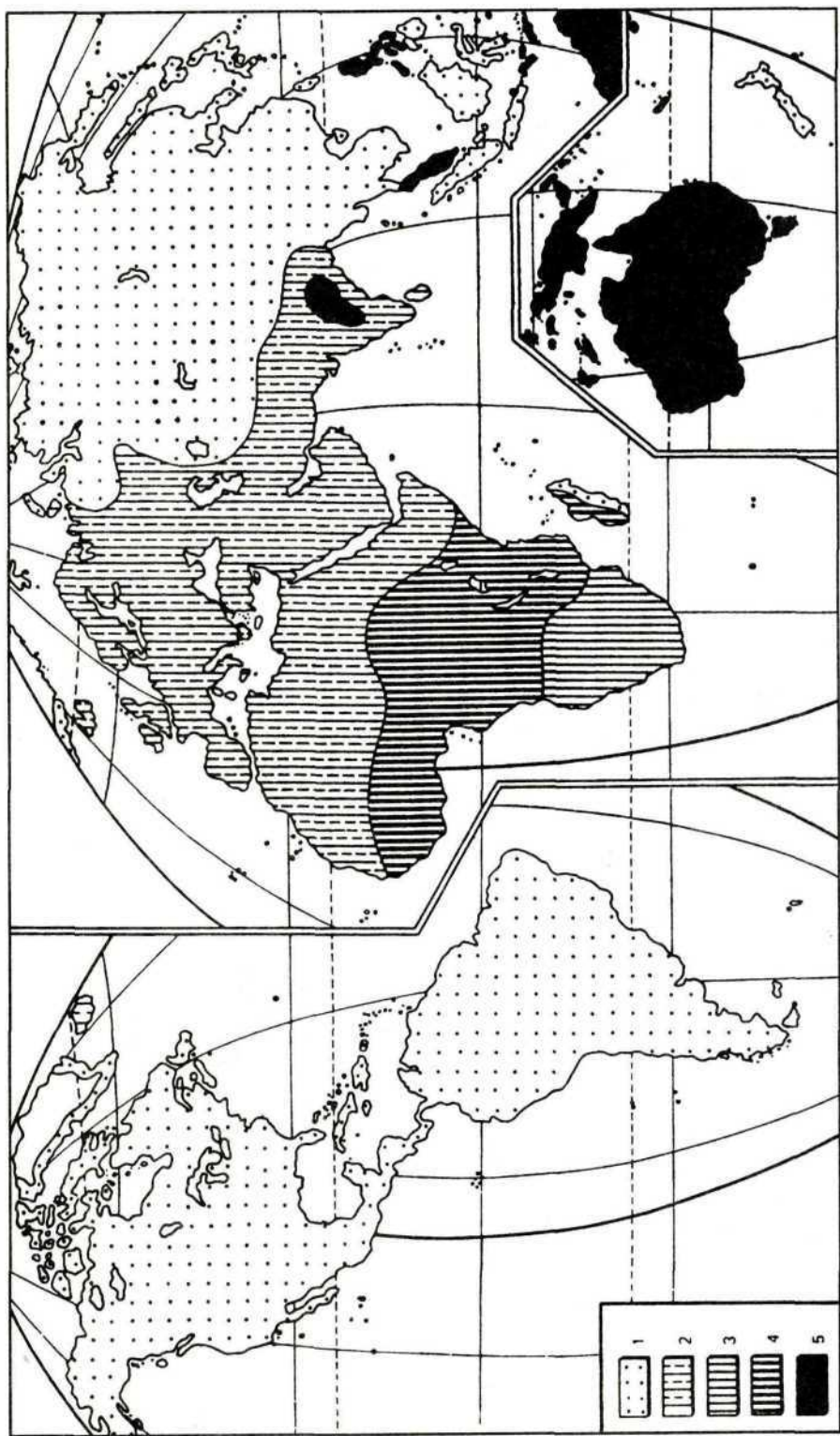


Рис. 102. Примерные ареалы распространения больших рас к 1492 г. Классификация по К. Куну: 1 — монголоиды, 2 — кавказоиды, 3 — каптоиды, 4 — конгоиды, 5 — австралоиды (Сооп, 1965)

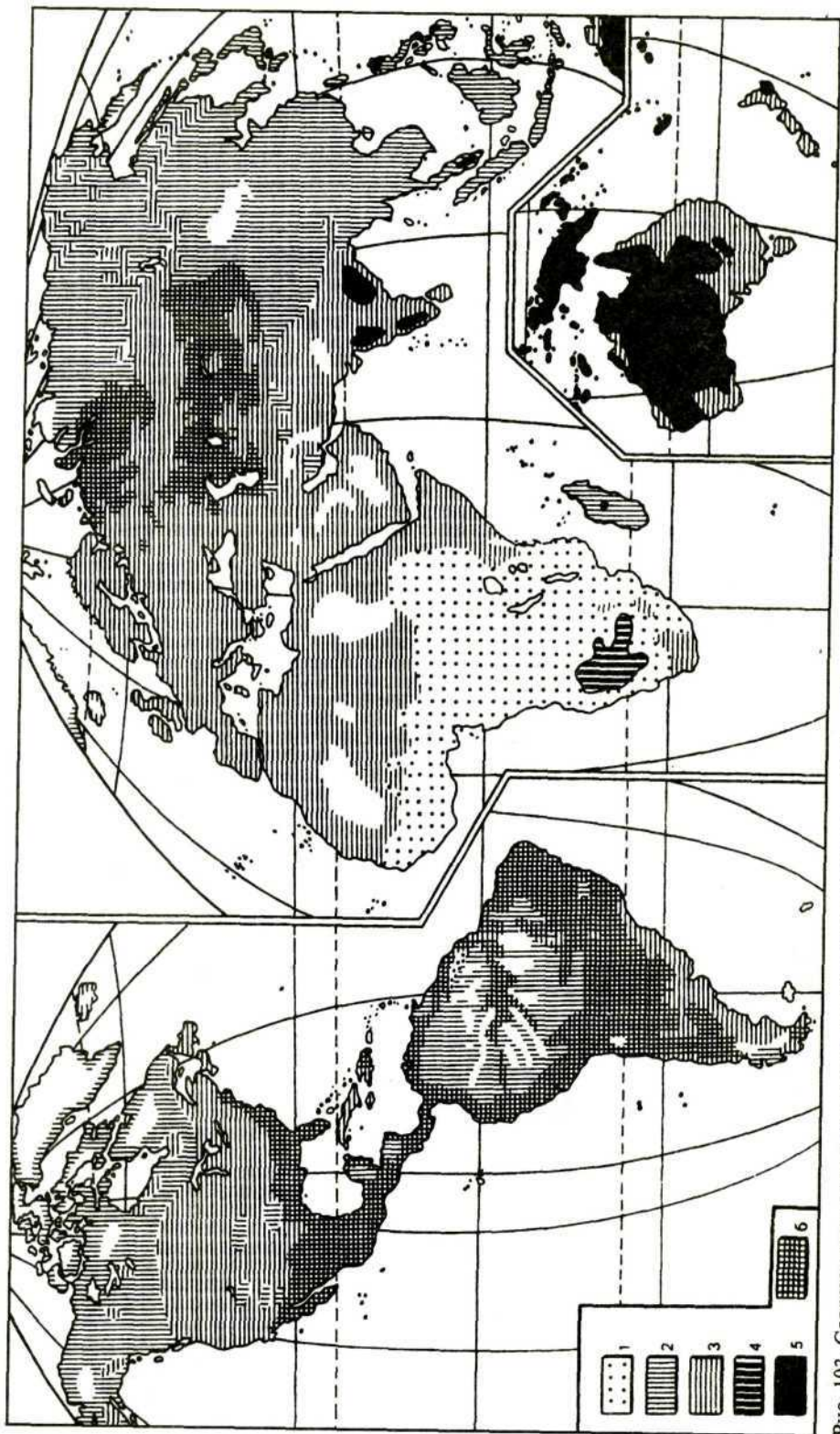


Рис. 103. Современное примерное распространение больших рас по К. Куну. Зоны смешения и смешанного проживания даны смешанной штриховкой: 1 — конгоиды, 2 — монголоиды, 3 — европеиды, 4 — капоиды, 5 — австралоиды, 6 — смешанное население (Сооп, 1965)

антропологическом типе были связаны с миграциями населения из Аравии и Передней Азии в раннем средневековье. Наибольшие изменения произошли в последние столетия на юге Африки. Во-первых, это продвижение собственно негрских типов на юг в обход тропического леса по восточноафриканскому коридору (так называемые миграции банту). Во-вторых, заселение южной оконечности континента средневропейцами, индусами и некоторыми другими пришлыми группами. Там же возникли и значительные анклавы смешанного населения. Ортров Мадагаскар населен различными типами смешанного происхождения между южноазиатской и негроидной расами. Существует и большое число «внутриафриканских» метисов: европеоидно-негроидные — в Северной Африке (например, многие популяции туарегов Сахары), восточноафриканской и негрской рас — в Восточной Африке (многие сомалийские, кенийские и суданские группы), негрской и негрильской — в Центральной Африке.

Австралия и Океания. Коренное население, которое относилось к австралоидной, меланезийской и полинезийской расам, сейчас составляет меньшинство по отношению к южноазиатской (в Индонезии) и различным европеоидным вариантам — мигрантам из Европы и Индии (в Австралии, Новой Зеландии и Полинезии). Довольно много и представителей дальневосточной расы (китайцы и японцы). Значительный процент населения — потомки смешанных браков. Некоторые антропологи уже выделяют неогавайскую расу тригибридного происхождения: европеоиды — полинезийцы — монголоиды.

Америка. Как и в предыдущем регионе, коренное население составляет меньшинство по сравнению с различными вариантами европеоидов и многочисленных смешанных групп населения между европеоидами, негроидами и монголоидами. В Центральной и Южной Америке большинство населения является в той или иной степени смешанным.

Некоторое представление о разнообразии физических типов современного населения дают таблицы 21 и 22.

§ 6 КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИЙ

Стремление объективизировать классификации достаточно давно привело антропологов к идее использования количественных критериев. Задача сводится к определению количественной меры различий (сходства) и иерархической группировки популяций. Из практических соображений меру различий лучше иметь в виде одной цифры, которая с наименьшими информационными потерями суммирует различия по множеству признаков. Эту меру чаще всего называют *расстоянием*, так как геометрически различия между двумя точками можно представить величиной соединяющего их отрезка на плоскости — в случае двух признаков, и в многомерном пространстве — в случае многих признаков. Общие принципы их расчета близки для количественных и дискретных признаков, но сами методы могут различаться. Взаимная группировка популяций чаще всего выполняется различными типами кластерного анализа. В последнее время появились методы не только пространственного, но и временного упорядочивания популяций, т.е. методы расчета длительности их существования. Спектр признаков в количественных методах очень велик: от обычных морфологических размеров до нуклеотидов ДНК.

Морфологические особенности строения

Признак	Австралийцы (Procorcor, 1977)	Лины (Kogane, 1894)	Монголоиды				Арабы (Gasiccki, 1971)
			семинолы (Crogman, 1935)	тайванцы (Tsuli, Tsai, 1964)	эскимосы (Смирнова, Клевцова, 1974)	якуты	
Длина тела, см	169,4	156,7	169,6	157,6	162,8	162,5	165,8
Длина тела сидя, см	83,6	82,0	87,6	83,6	84,0**	85,0**	90,0**
Длина корпуса, см	75,2	74,7	80,2	75,5	75,4	76,4	80,1
Длина руки, см	78,8	72,2	75,7	67,3	70,2	72,7	74,9
Длина ноги, см	94,2*	82,0*	89,4	82,1*	87,4	86,1	90,2
Ширина плеч, см	36,4	37,0	38,6	36,4	38,7	37,9	37,7
Ширина таза, см	25,7	—	31,6	26,4	28,4	27,3	28,0
Поперечный диаметр груди, см	25,5	—	—	25,7	28,0	27,7	26,0
Продольный диаметр груди, см	17,9	—	—	19,6	21,2	19,9	19,6
Длина тела сидя/длина тела	49,4	52,3	51,7	53,0	51,6**	52,3**	54,2
Длина корпуса/длина тела	44,4	47,7	47,3	47,9	46,3	47,0	48,4
Ширина таза/ширина плеч	70,6	—	81,9	72,5	73,4	72,0	74,2
Длина руки/длина ноги	83,7	88,0	84,6	82,0	80,3	84,4	83,0
Поперечный диаметр груди/ продольный диаметр груди	70,7	—	—	76,3	75,7	72,1	75,5
Длина корпуса/длина ноги	80,6	91,1	89,9	92,0	86,3	88,7	88,8
Длина ноги/длина тела	55,6	52,3	52,7	52,1	53,7	53,0	54,4
Длина руки/длина тела	46,5	46,1	44,6	42,7	43,1	44,7	45,3
Ширина плеч/длина тела	21,5	23,6	22,7	23,1	23,8	23,4	22,7
Ширина таза/длина тела	15,2	—	18,6	16,7	17,4	16,8	16,9
Вес тела, кг	58,9	—	—	—	62,2	62,0	61,6
Вес тела, 100/длина тела ³	1,21	—	—	—	1,48	1,44	1,35

Примечание. * Длина ноги рассчитана вычитанием 3,5, 4,0 и 4,5см из высоты
 ** Длина тела сидя рассчитана через межгрупповую линию регрессии

При работе с количественными признаками основным методом является суммирование разниц средних арифметических величин, нормированных по дисперсиям.

Одним из наиболее ранних был «коэффициент расового сходства» К. Пирсона:

$$\left[\frac{1}{N} \cdot \frac{1}{\Sigma} \left(\frac{(\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{ik})^2}{(s_{ij}^2/N_j) + (s_{ik}^2/N_k)} \right) \right]^{\frac{1}{2}} - \frac{2}{N},$$

где \bar{x}_{ij} и \bar{x}_{ik} — выборочные средние, s_{ij} и s_{ik} — выборочные дисперсии, N_j и N_k — численности сравниваемых выборок, $N = \Sigma n$.

Недостатком этого показателя, как и ему подобных, является игнорирование корреляционной зависимости между признаками, которая может сильно варьировать по величине и значительно влиять на оценку

тела некоторых групп населения Земли

Европеоиды			Негроиды			Готтентоты (Grobbe- lar, 1954)	Пигмеи (Gusinde, 1948)	Среднее			Русские, У
индусы (Волков- Дуброин, 1974)	русские (Смир- нова, 1976)	чехи (Проко- рес, 1977)	тутси (Hier- наух, 1954)	сара (Crog- nier, 1973)	нунда (Hier- наух, 1956)			\bar{x}	σ	У	
168,3	168,2	172,6	176,5	173,9	164,0	160,1	144,0	164,8	8,2	4,9	3,7
87,0**	89,0**	90,6**	87,9	89,0	83,8	81,7	70,3	85,0	5,0	5,9	—
76,9	78,2	78,5*	76,2	78,1	74,9	74,6	67,0**	76,0	3,1	4,1	3,8
75,9	74,2	75,8	78,5	80,4	73,9	72,7	64,9	73,9	4,2	5,6	4,7
91,6	90,1	94,0*	100,3*	95,9*	89,1*	85,5*	77,0*	89,0	6,0	6,7	4,8
38,1	38,1	38,9	36,8	38,4	36,2	36,1	31,5	37,7	1,8	4,9	4,9
27,6	28,2	28,9	26,5	26,4	25,0	24,7	24,0	27,1	1,8	7,3	5,4
26,7	27,9	29,4	25,7	27,0	25,6	—	23,7	26,7	1,5	5,7	5,4
17,9	20,9	20,8	18,7	19,3	18,7	—	17,7	19,3	1,2	6,3	7,7
51,7**	52,9**	52,5	50,0	51,2	51,2	50,9	49,0	51,6	1,4	2,7	—
45,7	46,5	45,5	43,2	44,9	45,7	46,6	46,5**	46,2	1,4	3,0	4,8
72,4	74,0	74,3	72,0	68,7	69,1	68,4	76,2	72,8	3,5	4,8	5,3
82,7	82,3	80,6	78,3	83,8	82,9	85,0	84,2*	83,1	2,3	2,7	—
67,0	74,9	70,7	71,1	71,3	71,1	—	72,9	72,4	2,7	3,8	7,4
83,9	86,8	83,5	76,0	81,4	84,1	87,3	87,0**	85,8	4,3	5,0	4,8
54,4	53,6	54,5	56,8	55,1	54,1	53,4	53,4	53,9	1,3	2,3	2,1
45,1	44,1	43,9	44,3	46,3	45,1	45,3	45,1	44,8	1,1	2,4	2,5
22,6	22,7	22,5	20,9	22,1	21,9	22,5	21,9	22,5	0,8	3,5	4,8
16,4	16,8	16,7	15,1	15,2	15,2	15,3	16,7	16,3	1,0	6,3	4,3
54,3	66,8	75,2	57,4	66,1	56,5	49,0	39,8	59,1	9,0	15,3	10,4
1,14	1,40	1,46	1,04	1,26	1,28	1,19	1,33	1,30	0,14	10,5	—

илио-спинале в зависимости от длины тела, этого размера на длину корпуса.

расстояний. Именно поэтому К. Пирсон рекомендовал использовать независимые признаки для вычисления коэффициента.

Широко используется в антропологии мера различий, предложенная Л. Пенроузом. Популярность метода объясняется, с одной стороны, тем, что суммарное расстояние может быть разложено на две компоненты — суммарные различия по «форме» и суммарные различия по «размеру», а с другой — введением среднего коэффициента корреляции между используемыми признаками. Наиболее часто используют следующую формулу:

$$C_R^2 = C_H^2 - \frac{mR}{1 - R + mR} C_Q^2,$$

где

$$C_H^2 = \frac{\sum d^2}{m} \text{ — различия по «форме»,}$$

Измерительные признаки головы у представителей некоторых групп Земли

Группа	Автор, год	Продольный диаметр, мм	Полеречный диаметр, мм	Скуловой диаметр, мм	Морфологическая высота лица, мм	Головной указатель	Лицевой указатель	Носовой указатель	Длина тела, мм
Австралийцы	Ртосорес, 1969	197	139	140	116	70,6	82,9	93,9	1694
Айны	Koganei, 1894	194	150	144	125	77,3	86,9	68,0	1567
Сиу (С. Америка)	Hrdlicka, 1931	199	157	151	128	78,9	85,1	70,4	1740
Ифугао (Филиппины)	Бартон, 1925	192	144	136	117	75,3	86,2	85,1	1579
Эвенки	Дебец, Рычков, 1961	189	157	149	132	83,8	88,9	62,6	1576
Корейцы	Левин, Дебец, 1848	182	156	144	131	85,4	91,1	61,0	1651
Арабы (Йемен)	Сооп, 1939	188	143	132	121	76,0	92,0	61,0	1640
Парсы (Индия)	Mahalwala, 1966	185	150	136	117	80,7	87,5	58,5	1670
Норвежцы (Валле)	Schreiner, 1931	198	155	143	128	78,3	89,9	61,6	1747
Русские	Бунак, Алексеева, 1965	190	155	141	126	81,4	89,7	66,0	1670
Грузины-имеретины	Дебец, 1956	186	157	144	125	84,3	87,3	65,0	1679
Тутси (В. Африка)	Niemaux, 1974	198	147	134	125	74,5	92,8	69,5	1760
Сара (В. Африка)	Crognier, 1969	190	154	144	121	81,1	83,5	83,7	1740
Бира (Ш. Африка)	Sporoc, 1975	189	145	138	117	77,0	84,5	88,7	1612
Пигмен (Ш. Африка)	Gusinde, 1948	184	142	133	104	77,0	78,3	103,8	1440
Средняя (\bar{x}), $n = 15$		190,7	150,1	140,6	122,2	78,8	87,1	73,3	1610
σ межгрупповая		5,5	6,3	5,7	7,2	4,1	3,9	14,1	8,6
σ внутргрупповая		2,9	4,2	4,1	5,9	5,1	4,5	19,3	5,2
в средняя внутргрупповая по русским		3,2	3,2	3,6	4,9	3,8	5,5	9,5	3,3

$$C_Q^2 = \frac{(\sum d)^2}{m} \text{ — различия по «размеру»}.$$

В этих формулах $d = \frac{\bar{x} - \bar{y}}{\sigma}$, где \bar{x} и \bar{y} — средние величины, m — число признаков, R — средний коэффициент корреляции. Формула Л. Пенроуза очень часто применяется при краниологических исследованиях и R принимается равным 0,236.

Расстояния К. Пирсона и Л. Пенроуза являются частными случаями более общего показателя — «обобщенного расстояния» Махаланобиса (D^2), которое учитывает всю матрицу корреляций признаков. Расчет D^2 довольно громоздкий, но использование компьютеров делает его доступным.

Существенную роль имеет принцип подбора признаков для расчета расстояний. Есть два пути: а) включать в расчет максимально возможное число признаков с целью увеличения достоверности оценки расстояния; б) использовать лишь наиболее информативные в каждом конкретном случае признаки, т.е. ввести понятие таксономической ценности признака. Второй метод более распространен и для определения таксономической ценности есть различные приемы (Дерябин, 1983).

Когда число групп более двух, величины расстояний могут быть сгруппированы по принципу сходства таким образом, что вся совокупность выборок разобьется на подгруппы, называемые кластерами. Вариация между группами внутри кластеров меньше, чем по всей совокупности выборок. Кластеры можно представить в виде иерархической структуры, которая в графическом виде представляет собой дендрограмму. Есть разные методы кластеризации, но нужно иметь в виду, что по одним и тем же данным можно построить разные по своей структуре дендрограммы. Число возможных вариантов быстро нарастает с увеличением числа сравниваемых популяций (при 15 популяциях более 3 млн вариантов!). Выбор определенной дендрограммы зависит от дополнительной информации и опыта исследователя. Обязательность принципа дихотомии также налагает ограничения на метод.

Для определения расстояний по дискретным признакам есть значительное число формул, их выбор зависит от целей и вкусов исследователя. Широкое распространение получило расстояние (обычно называемое «генетическим расстоянием»), предложенное А. Эдвардсом и Л. Кавалли-Сфорца:

$$D^2 = \frac{2}{\sum_{i=1}^m f_i} \sum_{i=1}^m \left(1 - \sum_{j=1}^{r_i} \sqrt{p_{1ij} p_{2ij}} \right),$$

где m — число признаков, r_i — число аллелей, или форм признака, p_{1ij} и p_{2ij} — частоты признаков в сравниваемых популяциях, f_i — число степеней свободы, равное $r_i - 1$.

Все до сих пор приведенные расстояния не пропорциональны времени эволюции. Для учета вектора времени также было предложено несколько

формул, из которых приведем две, основанные на одинаковой предпосылке ведущей роли генетического дрейфа в дивергенции популяций, но несколько отличающиеся по технике вычисления расстояния. Одна из них предложена М. Малютовым и В. Пасековым:

$$R^2 = \frac{\sum_{i=1}^m \left[\arccos \left(\frac{t_i}{\sum_{k=1}^{t_i} \sqrt{x_{ik} y_{ik}}} \right) \right]^2}{\sum_{i=1}^m (t_i - 1)},$$

где R^2 пропорционально времени дивергенции, m — число признаков, x_{ik} и y_{ik} — частоты генов. Данное расстояние является угловым, т.е. равно углу между векторами, представляющими популяции в пространстве признаков, выражается в радианах.

М. Неем предложен способ, где единицей генетического расстояния является число генных замен на локус. «Так как замещение генов — основа эволюционного процесса, эта мера может быть использована для описания как долговременных, так и весьма ограниченных по времени эволюционных процессов» (Ней, 1981). Генетическое расстояние, по М. Нею, равно

$$D = -\log e^I,$$

где

$$I = J_{xy} / \sqrt{J_x J_y} = \frac{\sum_i \sum_j x_{ij} y_{ij}}{\sqrt{\sum_i \sum_j x_{ij}^2 \sum_i \sum_j y_{ij}^2}};$$

$$J_x = \frac{\sum_i \sum_j x_{ij}^2}{r}; \quad J_y = \frac{\sum_i \sum_j y_{ij}^2}{r}; \quad J_{xy} = \frac{\sum_i \sum_j x_{ij} y_{ij}}{r}.$$

В этих формулах x_{ij} и y_{ij} — частоты i -х аллелей j -го локуса в популяциях x и y , r — число изученных локусов. Для малых выборок рассчитаны несмещенные оценки. Фактически мера М. Нея J_{xy} является мерой родства между индивидами двух популяций, J_x и J_y — коэффициенты инбридинга внутри них.

При постоянной скорости замены гена на локус в поколение взаимосвязь генетической идентичности и времени дивергенции описывается соотношением

$$I_A = e^{-2at},$$

где a — скорость замены, t — номер поколения после дивергенции двух популяций, e — основание натурального логарифма. Если a не одинаково для всех локусов (что и наблюдается в действительности) и средний уровень гетерозиготности в популяциях не очень высок, то формула усложняется. В модели с бесконечным числом аллелей

$$D = 2at,$$

т.е. D растет пропорционально времени эволюции, но не во всех случаях эта зависимость линейна: линейность нарушается, когда время становится больше 1 млн лет (время в этих расчетах исчисляется в годах, а не в поколениях, так как в большей степени определяется числом прошедших лет).

Все вышеперечисленные методы количественной систематики неоднократно применялись с классификационными целями) в антропологии. Различные примеры приведены на рис. 104-109.

Первое, что обращает на себя внимание при рассмотрении результатов количественных оценок, это их значительное сходство с традиционными представлениями. Более того, когда количественные методы дают резкие отклонения от классических схем, исследователи склонны искать ошибку в новых методах. Во-вторых, разные системы признаков часто дают сходные классификации. В-третьих, основные различия между группами признаков затрагивают, как правило, первое иерархическое деление на две ветви. В одном случае расы экваториального пояса противопоставляются расам умеренного (вектор север-юг), а в другом — евроафриканский район противопоставляется тихоокеанскому (вектор запад-восток). Но в целом, с точки зрения собственно классификационной, новые методы не внесли существенных изменений в традиционные схемы, т.е. старые и новые схемы сопоставимы как по величине разнообразия, так и по общей картине сходства и различий популяций.

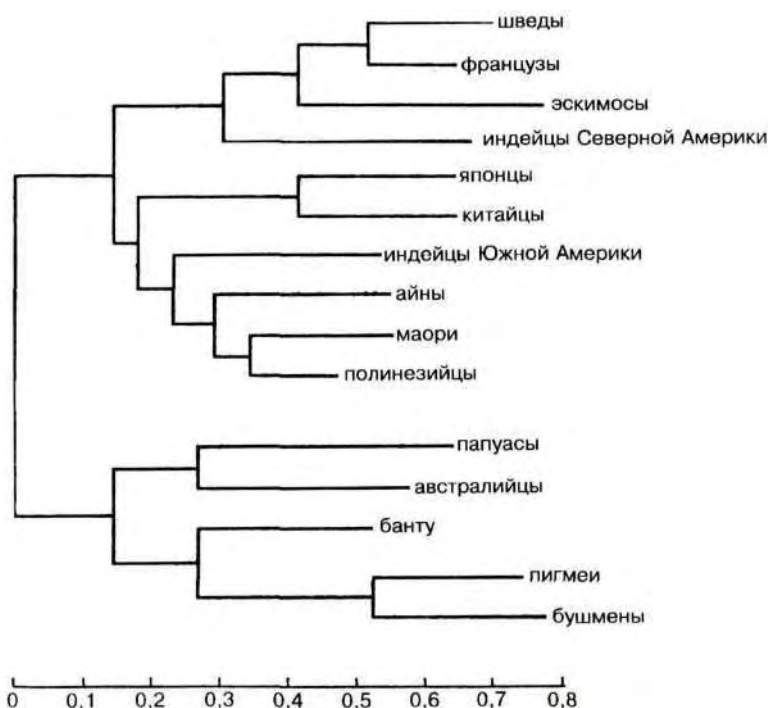


Рис. 104. Кладограмма «антропометрического дерева», рассчитанная по 26 признакам, включая длину и вес тела, пропорции туловища и конечностей, индексы лопатки, высоты и ширины черепа, лица, носа и орбит, углы, характеризующие прогнатизм, цвет кожи, жесткость волос, ширину рта и длину уха (Cavalli-Sforza, Edwards, 1965; цит. по: Howells, 1976)

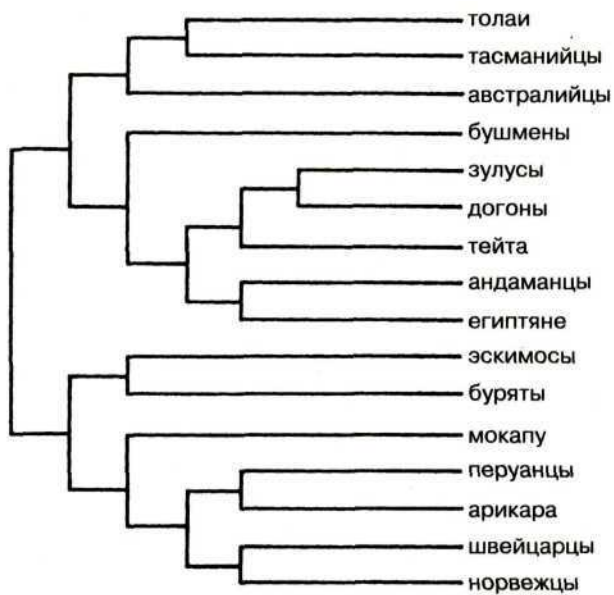


Рис. 105. Краниометрическое древо. Кластерный анализ 16 краниологических серий с последовательной бифуркацией (Kidd, 1973; цит. по: Howells, 1976)

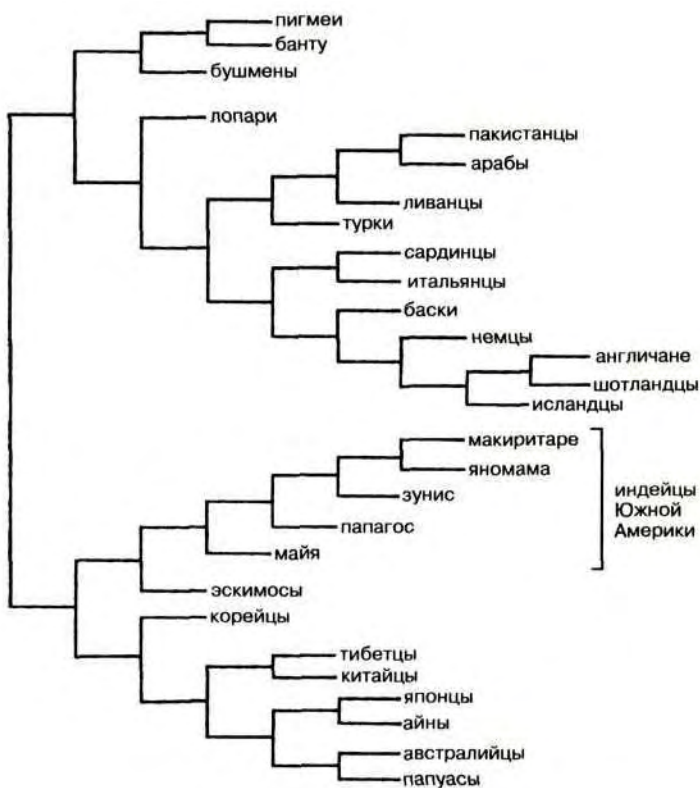


Рис. 106. Результаты кластерного анализа по 17 системам групп крови, близкого по смыслу анализу, приведенному на рис. 105 (Piazza et al., 1976; цит. по: Маур, 1976)

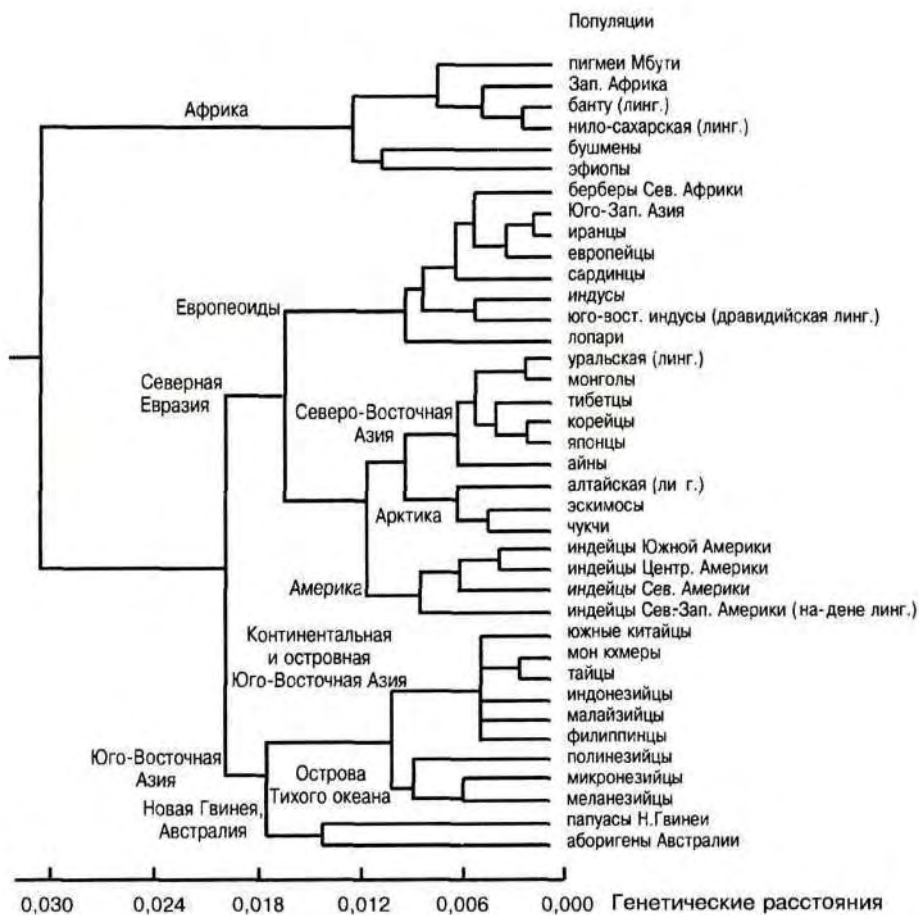


Рис. 107. Генетическое древо 42 популяций, изученных по 120 аллелям. Пометка (линг.) обозначает популяции, сгруппированные в соответствии с лингвистическими классификациями (по Cavalli-Sforza et al., 1988)

Из этих результатов можно сделать следующие выводы: а) антропологи, разумно сочетавшие в своих классификациях типологоморфологические критерии с географическими и историческими, достигали удовлетворительных результатов с небольшим набором признаков; б) значительное сходство в схемах, основанных на разных системах признаков, скорее всего свидетельствует о том, что *дифференциация достаточно равномерно затрагивает весь геном, а гены признаков с высокой таксономической ценностью (пигментация, форма волосит. д.), по-видимому, равномерно распределены по геному.*

Значительный интерес представляют расчеты времени дивергенции и оценки современного генетического разнообразия человечества. На рис. 107 приведен один из подобных расчетов, сделанных М. Неем (Ней, 1981). Обращает на себя внимание значительная общая древность современного вида человека, которая примерно в три раза выше традиционной оценки — 40 тыс. лет.

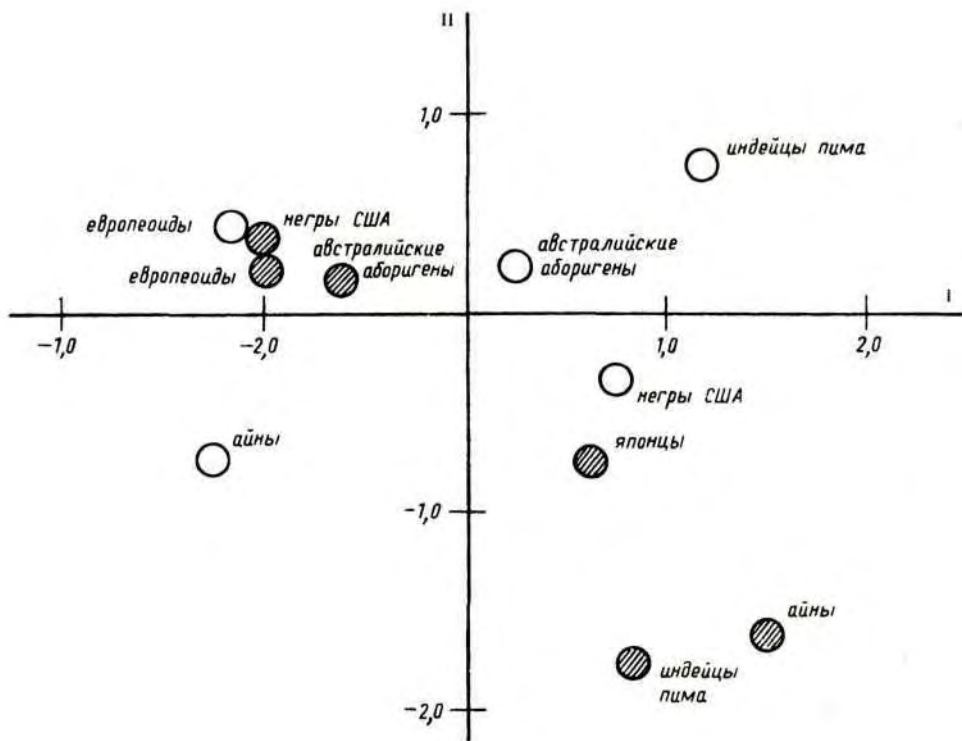


Рис. 108. Графическое изображение результатов анализа различий по одонтологическим признакам с использованием метода Пенроуза, который позволяет разделять компоненты «размера» (O) и «формы» (©) (Hanihara, 1977)

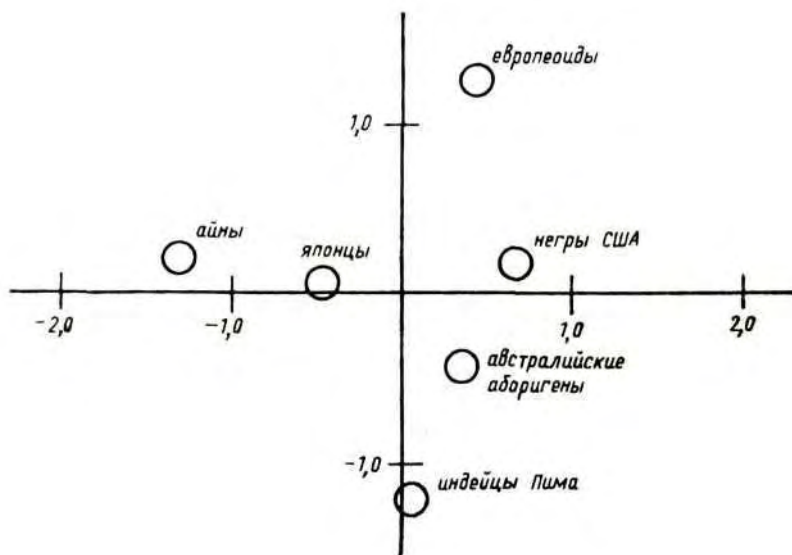


Рис. 109. Графическое изображение результатов канонического анализа обобщенных состояний D^2 по одонтологическим признакам (Hanihara, 1977)

Генетические расстояния между популяциями могут быть использованы и для расчетов времени дивергенции в недавнем прошлом (Шереметьева, Рычков, 1978). В этом случае оценки более точны, что подтверждается контролем через исторические сведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Политипия человека современного вида может считаться общепризнанной. В биологии политипия вида выражается через таксономическую категорию «подвид» и систематическую категорию «раса». Большинство биологов применяет эти два термина как синонимы. В связи с тем что расовые классификации человека связаны с типологической концепцией, а последняя часто противоречит современным популяционным представлениям, существуют сомнения как в обоснованности самих классификаций, так и в применении термина «раса». Немаловажным следует считать и исторически сложившуюся идеологическую нагрузку на слово «раса» в общественном сознании. Ввиду этих и некоторых других причин многие антропологи избегают применять данный термин при описании политипии человека, а некоторые отрицают и сам факт политипии.

Одной из причин такого положения является смешение биологического понятия о расах с социальным термином «этнос» (национальность). Более чем оправданная обеспокоенность общественности в отношении джина национализма оказывается связанной с ложным представлением о причинной связи тех или иных биологических характеристик с определенными этносами. В некоторых странах претворяется в жизнь идея, что если отказаться в признании политипии у человечества, то расовая проблема сама собой исчезнет. Подобная «страусиная» тактика не учитывает того обстоятельства, что расизм и национализм связаны с фундаментальными психологическими установками на распознавание «свой-чужой», определяемыми как особенностями формирования образов в постнатальном онтогенезе, так и очень древними установками группового поведения. В этой ситуации отказ от слова-символа (кстати, достаточно недавнего происхождения) — не более чем косметическое решение.

Несмотря на существование заметных различий в классификационных схемах различных исследователей, в первую очередь по числу выделяемых антропологических вариантов, большая часть населения Земли может быть вполне удовлетворительно систематизирована. Наиболее обоснованы классификации, которые придают главенствующее значение географическому ареалу распространения генофондов. Данный метод в наибольшей степени приближается к популяционной концепции и наиболее последовательно используется в отечественной антропологии.

В позиции исследователей по вопросу о происхождении так называемых «больших» рас наиболее ясно проявляются их взгляды на ведущие силы внутривидовой эволюции современного человека. По сравнению с другими видами *Homo sapiens* значительную роль сыграли социальные факторы, которые во взаимосвязи с переходом к производящему хозяйству в неолите (неолитическая «революция») и изменениями в демографической ситуации предопределили усложнение взаимоотношения в экосистеме «человек—среда». Обратная связь в этой системе, видимо, имела решающее влияние на генофонд современного человечества и его пространственную изменчивость.

На разных этапах развития современного человечества могли преобладать какие-то определенные эволюционные силы, но рост численности населения Земли и его традиционная значительная подвижность привели к тому, что в последние тысячелетия изменения в генофонде популяций все больше определяются направленными процессами смешения ранее изолированных групп и, как предполагают, адаптацией. Величина разнообразия человека современного вида в значительной степени зависит от взаимодействия этих двух факторов.

Часть V

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА И ПОЛИТИПИИ *HOMO SAPIENS*

Глава 13

ДРЕВНИЙ *HOMO SAPIENS* (*HOMO SAPIENS FOSSILIS*)

§ 1. Некоторые генетико-популяционные, демографические и экологические понятия. § 2. Климатогеографические особенности верхнего плейстоцена. § 3. Osteологические признаки *Homo sapiens*. § 4. Морфологический тип *Homo sapiens fossilis*. § 5. Демографо-экологическая характеристика развития *Homo sapiens*.

Глава 14

СМЕШЕНИЕ, АДАПТАЦИЯ И ИЗОЛЯЦИЯ *HOMO SAPIENS*

§ 1. Миграции и мигранты. § 2. Адаптация и антропологические особенности. § 3. Смешение и генный поток как факторы изменчивости. § 4. Изоляция и политипия.

Глава 15

ЭТНИЧЕСКАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

ДРЕВНИЙ *HOMO SAPIENS* (*HOMO SAPIENS FOSSILIS*)

В предыдущих главах нас интересовали два вопроса: как велика изменчивость человека современного вида и как распределена она в пространстве? Введем новую координату — время. С эволюционной точки зрения изменчивость во времени — основная координата. Биологическая история нашего вида становится как бы трехмерной, но этому есть два серьезных препятствия. Во-первых, чем дальше мы спускаемся по лестнице истории к своим истокам, тем меньше находок и тем хуже их состояние. Во-вторых, существенно сокращается число признаков, которые мы можем использовать. В наибольшей степени утрачиваются признаки внешности — пигментация, форма волос, строение мягких тканей лица, развитие третичного волосяного покрова. До глубины письменных источников (примерно до II тысячелетия до н.э.) еще удастся воспользоваться описаниями внешности разных групп, сделанными древними авторами. Практически до верхнего палеолита можно иногда увидеть изображение нашего пращура в исполнении древнего художника. Изредка в особых условиях захоронения (вечная мерзлота или большая сухость) встречаются мумифицированные останки древних людей. При изучении временной изменчивости *H. sapiens*, как и в антропогенезе, основу составляют остеологические признаки. Главный источник информации — величина и форма скелета и чаще всего — черепа. Поэтому антрополог старается использовать всю массу сведений и методов — от палеоклиматической обстановки до моделирования эволюционного процесса на компьютере. Фактически палеоантрополог, восстанавливая эволюцию *H. sapiens*, становится экологом. Верно и обратное утверждение о том, что правильная перспектива в изучении экологии человека невозможна без знания его биологической истории.

§ 1. НЕКОТОРЫЕ ГЕНЕТИКО-ПОПУЛЯЦИОННЫЕ, ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ

Упрощенное представление об эволюции как изменении частот генов во времени, от поколения к поколению, вполне достаточно, чтобы определить интерес антропологов к популяционной генетике, демографическим параметрам современных и древних популяций и их экологии. Построение временных рядов ископаемых остатков в зависимости от степени морфологического сходства далеко не всегда дает удовлетворительные результаты, в первую очередь потому, что ничего не говорит о причинах тех или иных изменений, и, как мы уже отмечали, отвечает на вопрос о фенотипическом сходстве, но не о родстве.

Динамика и статика эволюции. Основные факторы, порождающие изменчивость, — мутации, хромосомные перестройки и рекомбинации. Индивидуальная изменчивость на генотипическом и фенотипическом уровнях представляет собой важную предпосылку эволюции, но это не

сама эволюция. Индивид не эволюционирует, единицей эволюции является популяция. Только в ней наследственная информация, пройдя апробацию на фенотипическом уровне, передается из поколения в поколение.

Генотип определяет границы и способы реагирования организма, но эта его потенциальная способность реализуется только в процессе развертывания онтогенетической программы в конкретных средовых условиях. Условия окружающей человека среды как в древности, так и в наши дни очень разнообразны, причем, несмотря на свои технические возможности, человек не может стать полностью независимым от нее. Даже создавая «свою» среду, он вынужден к ней активно приспосабливаться.

Изменение генных частот на популяционном уровне зависит от действия главным образом трех факторов — отбора, «потока» генов и так называемого «дрейфа» генов, или генетико-автоматических процессов.

Отбор — это дифференциальное переживание и воспроизведение особей и генотипов. Связь между отбором и генотипом идет через фенотип. Обычно рассматриваются три основных типа отбора. *Направленный* отбор — при нем частоты признаков или средние величины изменяются в одном направлении. Чаще всего данный тип отбора имеет место при освоении новой среды обитания или при изменениях климата и т.п. *Стабилизирующий* отбор имеет место при достаточно постоянных средовых условиях, когда популяция уже к ним приспособлена. Отбор в этом случае идет в пользу средних значений, против крайних вариантов. *Дизруптивный* отбор, напротив, действует в пользу крайних вариантов и против средних (промежуточных). Как правило, он имеет место, когда ареал группы занимает два или несколько так называемых адаптивных пика.

Поток генов — это изменение в генофонде популяций за счет брачных контактов с другими популяциями. Это понятие тесно связано с понятием миграции, так как гены перемещаются только со своими носителями, индивидами. Понятно, что мигрант должен вступить в брак в новой популяции и оставить потомство. В известном смысле, когда речь идет о новом для популяции аллеле, поток генов близок по смыслу мутации. Но есть один важный момент, который придает потоку генов как источнику изменчивости и эволюционному фактору вполне самостоятельное содержание. Очень важно, что гены передаются не поодиночке, а в группах сцепления. Поток генов может поставлять уже апробированные, пусть в другой популяции, в других внешних условиях, гены вместе с иным генетическим окружением. Их шансы на закрепление выше, чем у мутационных аллелей.

Дрейф генов — это случайные колебания частот генов от поколения к поколению в популяции. Величина дрейфа генов связана с размером популяции и с его изменением во времени («популяционные волны» Четверикова). Если в больших популяциях (несколько тысяч и более) влияние его на генофонд незначительно, то в малых случайные процессы могут иметь решающее значение для определения судьбы того или иного гена.

Описанные эволюционные силы можно рассматривать как динамические. Каждая из них изменяет частоту гена, а это часто и рассматривается как основа эволюции. Но что произойдет, если эти динамические

силы перестанут ощутимо влиять на генофонд популяции? В этом случае частоты аллелей и генотипов определяются законом Харди—Вайнберга. Суть его заключена в следующем утверждении: если нет мутаций, отбора, потока генов, а численность популяции велика (стремится к бесконечности) и образование родительских пар не зависит от их генотипов и фенотипов (панмиксия), то частоты аллелей какого-либо аутосомного гена не будут изменяться от поколения к поколению, а после первого поколения панмиксии не будут меняться и частоты генотипа.

Для случая двуаллельного локуса (гена) Aa при обозначении частоты аллеля A через p и аллеля a через q (при $p + q = 1$) равновесные частоты генотипов равны:

$$AA = p^2, Aa = 2pq, aa = q^2,$$

т.е. формуле квадрата двучлена $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$. В случае трех аллелей это будет разложение квадрата трехчлена:

$$(p + q + r)^2 = p^2(A_1A_1) + 2pq(A_1A_2) + \\ + 2pr(A_1A_3) + q^2(A_2A_2) + 2qr(A_2A_3) + r^2(A_3A_3).$$

Часто говорят о состоянии равновесия в популяции, если частота реально определенных генотипов близка к теоретически ожидаемым частотам. Следует заметить, что ни в какой реальной популяции условия равновесия не соблюдаются. Даже если нет отбора по данному локусу и давления потока генов, а мутации в нем какое-то время не происходят, популяция всегда имеет ограниченную численность, а если она становится очень большой, то нарушается принцип панмиксии (изоляция расстоянием). Поэтому соотношение Харди—Вайнберга есть лишь выражение предела при идеализированной ситуации. Тем не менее очень часто в реальных популяциях соотношение частот генотипов недостоверно отличается от приведенного. Причины этого нам здесь не важны, но заметим, что данное соответствие не обязательно означает неизменность частот генов в череде поколений (подробнее об этом см. в работе: Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973). Если не иметь этого в виду, возникает парадокс: множество популяций по многим генам находится формально в равновесии, а эволюция (изменение частот генов) идет.

Все эти рассуждения имеют силу при рассмотрении ситуации в одном локусе или при серии независимых (не сцепленных) локусов. При сцепленных локусах равновесие генотипов достигается медленнее, чем за одно поколение. При этом скорость достижения равновесия обратно пропорциональна силе сцепления.

Интересно, что при нарушении одного из условий соотношения Харди—Вайнберга — панмиксии, т.е. при наличии в популяции инбридинга, частота генов в последовательных поколениях также не изменяется, но меняется соотношение частот генотипов. Происходит накопление гомозиготных генотипов. Внутри популяции идет своеобразное перераспределение изменчивости в пользу накопления частот генотипов, противоположных по аллельному составу, без собственно эволюционных изменений.

Все воздействующие на популяцию силы можно увязать между собой через несколько аналитических формул, но перед тем как привести их, рассмотрим несколько важных характеристик самой популяции.

N — общая численность популяции; N_e — эффективная численность популяции, т.е. та ее часть, которая участвует в репродукции.

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f},$$

где N_m и N_f — число мужчин и женщин в репродуктивном возрасте. Эта формула описывает так называемый случай неперекрывающихся поколений. Для случая более реалистичного — для человеческих популяций с перекрывающимися поколениями —

$$N_e = rN_a,$$

где N_a — число особей, достигающих ежегодно среднего репродуктивного возраста; r — длительность поколения, или средний репродуктивный возраст.

При стабильности популяции

$$N_e = Nbp,$$

где b — скорость рождений в год; p — вероятность достижения новорожденным среднего репродуктивного возраста.

Рассмотрим теперь основные формулы.

Мутации. Частота, с которой аллель A мутирует в аллель a , обозначается через u , обратная мутация — v . Если исходные частоты аллелей A и a обозначить через p_0 и q_0 соответственно, то частоты аллелей в следующем поколении (p_1 и q_1) с учетом обоих типов мутаций находят по формулам

$$p_1 = p_0 - (up_0) + (vq_0),$$

$$q_1 = q_0 - (vq_0) + (up_0).$$

Изменение частоты аллелей равно

$$\Delta p = p_1 - p_0 = (vq_0) - (up_0)$$

при равновесном состоянии, т.е. когда $\Delta p = \Delta q = 0$,

$$q = \frac{u}{u + v}.$$

Заметим, что частоты обратных мутаций обычно ниже примерно в 10 раз.

Генный поток по смыслу близок мутациям. Изменение частоты гена дается формулой

$$\Delta p = eq_0 - ip_0,$$

где i — частота иммиграции нового аллеля, e — частота его эмиграции соответственно при равновесии

$$q = \frac{i}{i + e}.$$

Если в популяциях, обменивающихся мигрантами, имеются различия не в типах аллелей, а в их относительной частоте, то частота после смешения равна

$$q_1 = mq_m + (1 - m)q_0 = m(q_m - q_0) + q_0,$$

где m — доля иммигрантов (часто называемая коэффициентом иммиграции), q_m — частота аллеля у иммигрантов, q_0 — частота аллеля в принимающей популяции. Соответственно $\Delta q = q_1 - q_0 = m(q_m - q_0)$.

Отбор — основной показатель приспособленности (адаптивная ценность). Приспособленность может быть абсолютной (m) — участие особи в создании следующего поколения, и относительной (w) — вклад данного генотипа по сравнению с другими. Индивидуальная приспособленность

обозначается m и w , средние значения для популяции — \bar{M} и \bar{W} . Обычно рассматривается относительная приспособленность. Важно понимать, что в популяционной генетике под приспособленностью подразумевают «...число генов, привносимых данным индивидом в поколение потомков» (Ли, 1978). Прочие его качества (физическая сила и другие способности) могут рассматриваться как приспособительные только с точки зрения основного значения термина. Как пишет В. Грант (1980), приспособленность — «это количественная мера успеха размножения». Ввиду этого приспособленность можно оценить только *после* окончания репродуктивного периода. Относительная приспособленность равна:

$$W = \frac{\text{частота размножения аллеля, которому не благоприятствует отбор}}{\text{частота размножения аллеля, которому благоприятствует отбор}}$$

Часто используют так называемый коэффициент отбора s :

$$s = 1 - W.$$

Если $s = 0,01$, это означает, что один из аллелей обладает 1%-м преимуществом перед другим, т.е. обладатель этого аллеля оставляет на 0,01 больше потомков (генотипов).

Дрейф генов зависит не только от величины популяции, но и взаимосвязан с тремя предыдущими параметрами — u , m , s . Формулы этих взаимосвязей были выведены С. Райтом. Дрейф генов становится ведущим фактором при

$$N \leq \frac{1}{2s}, \quad \text{или} \quad s \leq \frac{1}{2N};$$

$$N \leq \frac{1}{2m}, \quad \text{или} \quad m \leq \frac{1}{2N};$$

$$N \leq \frac{1}{2u}, \quad \text{или} \quad u \leq \frac{1}{2N}.$$

Частоты генов регулируются отбором при

$$N \geq \frac{1}{4s}, \quad \text{или} \quad s \geq \frac{1}{4N};$$

потоком генов при

$$N \geq \frac{1}{4m}, \quad \text{или} \quad m \geq \frac{1}{4N};$$

мутациями при

$$N \geq \frac{1}{4u}, \quad \text{или} \quad u \geq \frac{1}{4N}.$$

При промежуточных соотношениях частоты генов будут регулироваться взаимодействием всех факторов (рис. 110).

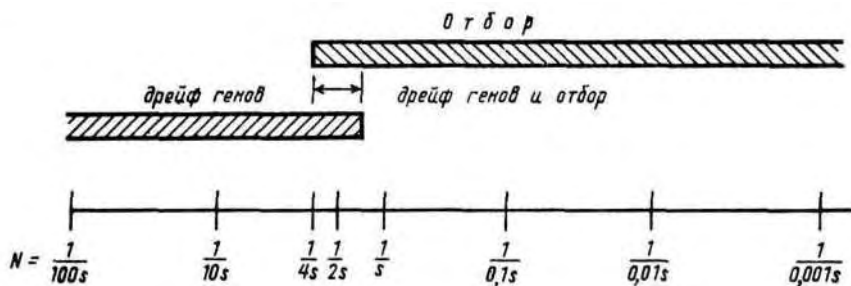


Рис. 110. Графическое изображение области дрейфа генов и отбора при различных соотношениях N и s (Грант, 1980)

Приведенные соотношения дают возможность сделать следующие выводы:

любые, сколько-нибудь значительные коэффициенты отбора и миграции (например, порядка 0,05) оказывают решающее влияние на определение частоты гена даже в очень малой группе;

мутации с их обычной частотой (10^{-5} - 10^{-6}) могут быть действительны только в очень больших популяциях;

численность популяции имеет решающее значение для ее эволюционной пластичности.

Моделирование эволюционного процесса. Аппарат популяционной генетики удобен, когда надо представить какое-либо эволюционное событие в количественной форме. Правда, следует заметить, что многие формулы и модели популяционной генетики не являются строгими с математической точки зрения и имеют эвристический характер. Многие постулаты предваряются многократным повторением слова «если» (как, например, закон Харди-Вайберга: «если популяция бесконечно большая», «если осуществляется панмиксия и т.д.»). Это не мешает строить рабочие модели и отсекаать заведомо невозможные эволюционные события или, наоборот, подтверждать их возможность, не утверждая обязательность. Приведем пример подобного расчета.

Ф. Ливингстон интересовался временем, необходимым для установления различий по цвету кожи. Эксперимент проводился моделированием процесса дифференциации на ЭВМ. При этом были сделаны следующие предположения (Livingstone, 1969):

1) цвет кожи наследуется четырьмя несцепленными локусами, по два аллеля в каждом;

2) рассматривались случаи без доминирования и с 80%-й доминантностью. Последнее означает, что гетерозигота имеет фенотипическое значение, которое является суммой средней фенотипических значений обеих гомозигот и 80%-й разницы между этими значениями и доминантной гомозиготой (иными словами, фенотип гетерозиготы очень близок к доминантной гомозиготе);

3) из четырех локусов два считались уменьшающими количество меланина (аналоги ингибиторов), а два — увеличивающими его (аналоги тирозиназы и др.);

4) прямые и обратные мутации происходят с обычной частотой: 10^{-5} — 10^{-6} ;

5) для всех локусов аллель с главным эффектом считался доминантным, так что для двух локусов доминировал «светлый» аллель, а для двух — «темный»;

6) мутации включались в модель с одной и той же частотой от всех рецессивов к доминантам и с другой, но тоже одинаковой, — в обратном направлении;

7) приспособленность каждой гаметной комбинации определялась как разница между количеством меланина, продуцированного этой комбинацией, и оптимальным фенотипом. Количество меланина (степень пигментации) определялась в балловой шкале от 0,0 до 8,0.

Все эти предположения достаточно реалистичны в свете того, что нам известно о наследовании цвета кожи у человека и физиологических особенностях образования меланина. Эксперимент показал следующее.

1. При значительном давлении отбора в пользу темной кожи (оптимальный фенотип — 8,0) популяция из промежуточного состояния (баллы 3,4) через 200 поколений становится практически гомозиготной по аллелям темнокожести. При этом средняя приспособленность (W) увеличивается с 0,94 до 0,998.

2. В отсутствие доминантности при сильном давлении отбора популяция из одного крайнего состояния в другое переходит также за 200 поколений (рис. 111,), а при отборе, который слабее в 4 раза, — за 800 поколений (рис. 112). При наличии доминантности процесс замедляется и даже через 1500 поколений большинство в популяции будет иметь средние оттенки (рис. 113).

3. При введении параметра миграции 5% (также достаточно реалистичного для сельских групп доиндустриальной эпохи) с доминантностью и слабым отбором, а также с исходными частотами аллелей 0,5 образуется клина в аллельных частотах в ряду из 25 популяций.

Главный вывод Ливингстона сводится к следующему: при 6% различий в приспособленности современная изменчивость цвета кожи могла быть достигнута за 800 поколений в отсутствие доминантности и через 1500 поколений при 80%-й доминантности. Даже при миграции 5% между соседними изолятами в линейной их последовательности возникают значительные различия в цвете кожи. Напомним, что от верхнего палеолита нас отделяет около 2000 поколений, если принять длительность поколения 20 лет. Иными словами, современное типологическое разнообразие в цвете кожи *могло* возникнуть *после* возникновения *H. sapiens*. Не обязательно, что это было именно так, но теоретически это могло быть,

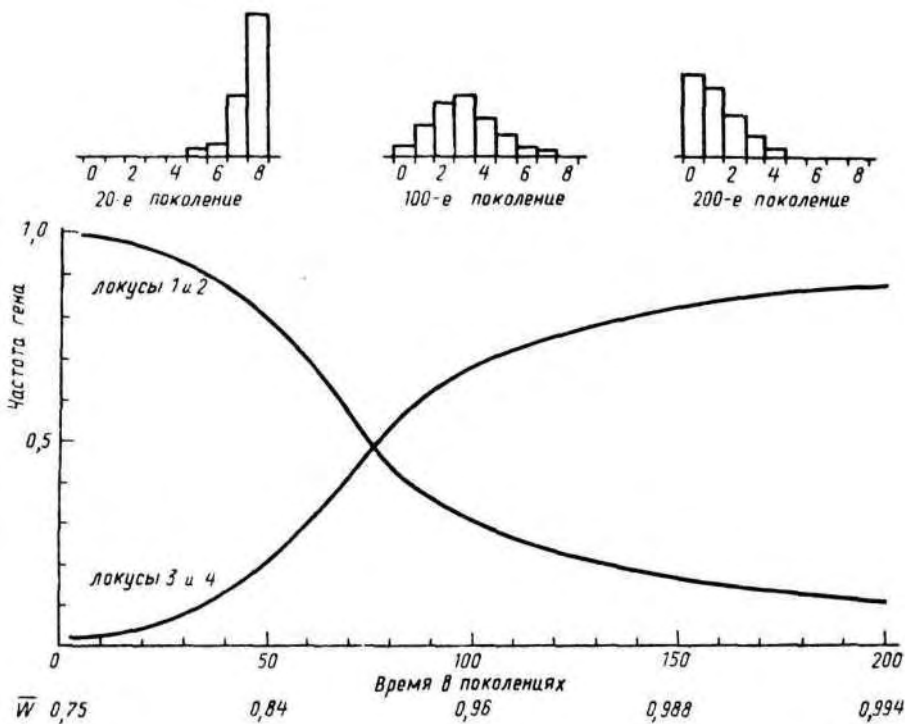


Рис. 111. Изменение частот аллелей и распределение фенотипов в модельном эксперименте эволюции темного цвета кожи при отсутствии доминантности (Livingstone, 1969)

что является важным выводом из этой работы. Как всегда, при подобного рода экспериментах результаты указывают на перспективные направления исследований. В нашем случае — это определение коэффициентов отбора по цвету кожи и коэффициентов миграций.

Экология и демография как факторы разнообразия современного человека. Пример модельного расчета образования полиморфизма по цвету кожи из предыдущего раздела показывает, как могло быть, если бы мы точно знали значения нескольких очень важных параметров для популяционно-генетических расчетов. К этим параметрам в первую очередь относятся численность популяций и популяционных систем, взаимоотношение популяций с окружающей средой и друг с другом. Для этого нам необходимо дать определение еще нескольким важным показателям.

Для того чтобы определить число особей в популяции, надо знать эту численность в какой-то предшествующий момент и скорость роста популяции, которая описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN = rN,$$

где N — число особей в популяции в некоторый момент времени; b — рождаемость, d — смертность; r — константа, специфичная для данного вида и среды, которая называется истинной скоростью увеличения численности популяции и равна $(b - d)$, т.е. рождаемость минус смертность.

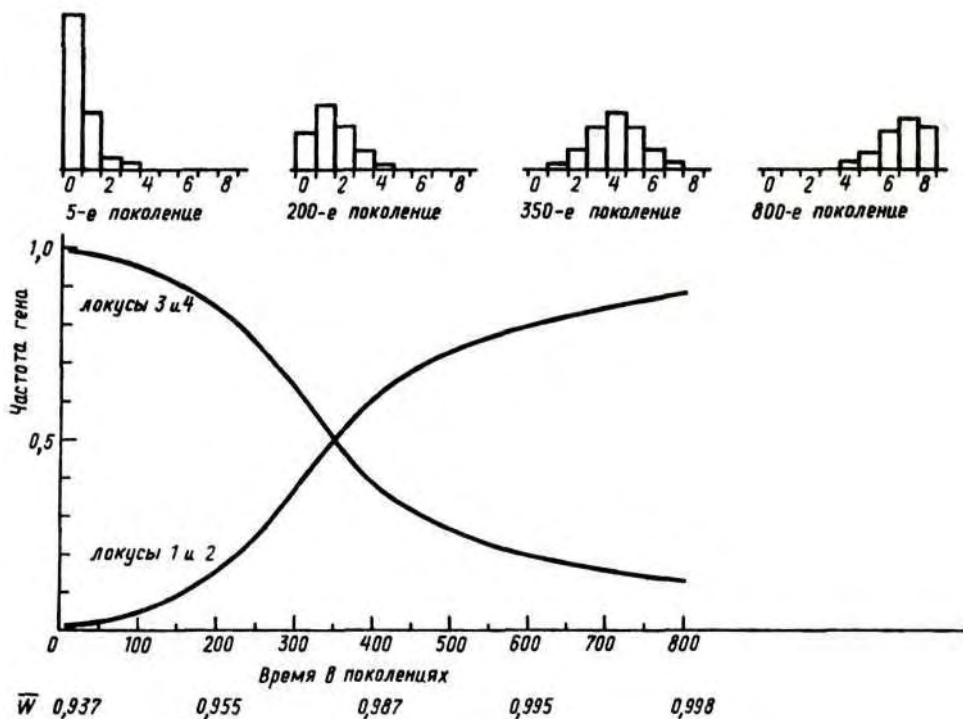


Рис. 112. Изменение частот аллелей и распределение фенотипов в модельном эксперименте эволюции темного цвета кожи при отсутствии доминантности с другими значениями поиспособленности (Livinstone. 1969)

Число особей в данный момент находят по формуле

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где N_0 — число особей в начальный момент; N_t — число особей в момент времени t . Эта формула описывает экспоненциальный рост. При таком росте численности популяция быстро заполняет среду. Когда недостаток пищи и пространства останавливает рост и скорость роста становится равной нулю, то ее размер в этот момент называется *емкостью среды* и обозначается буквой K .

Более общая модель роста описывается логистическим уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN \left| \frac{K - N}{K} \right|.$$

В реальных популяциях логистическая модель не выдерживается, так как ни r , ни K не бывают постоянными, а также потому, что нет мгновенной обратной связи между этими показателями и срабатывает момент инерции, т.е. реальные численности уходят за верхний предел (асимптоту), а затем вниз. Происходят колебания численности, прежде чем она стабилизируется на уровне емкости среды. Логистическое уравнение можно представить в форме

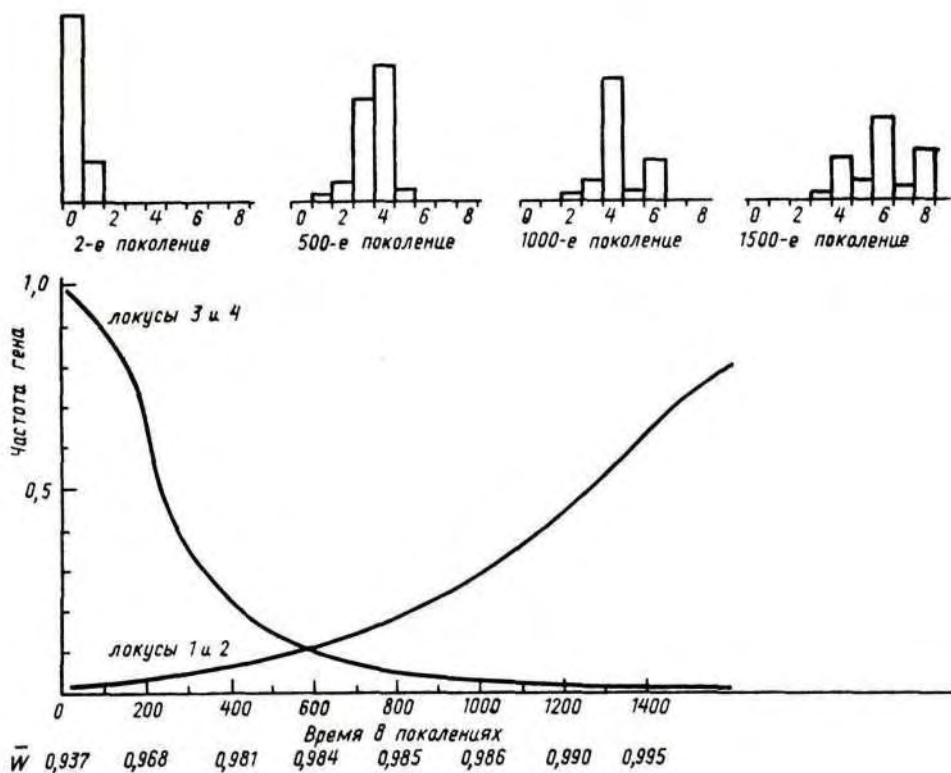


Рис. 113. Изменение частот аллелей и распределение фенотипов в модельном эксперименте эволюции темного цвета кожи при наличии доминантности (Livingstone, 1969)

$$N = \frac{K}{1 + e^{a-t}}$$

где a — постоянная интегрирования, определяющая положение кривой относительно начала координат и равная $\frac{|K - N|}{N}$ при $t = 0$. Она характе-

ризует возрастание сопротивления среды вместе с другими параметрами по мере приближения численности популяции к предельной емкости и все большего уменьшения потенциальной скорости размножения.

Модели экспоненциального и логистического роста предполагают закрытую систему, а реальные популяции — системы со входом и выходом, т. е. их численность может меняться за счет эмиграции и иммиграции.

Дадим еще несколько словесных определений демографических терминов (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982; Одум, 1986).

Плотность популяции — величина популяции, отнесенная к некоторой единице пространства. Она может быть *средней* (на все пространство) и *удельной*, или *экологической* (на обитаемое, или доступное пространство).

Рождаемость — способность популяции к увеличению численности. Она может быть *максимальной* (в идеальных условиях) и *экологической*, т. е. реальной.

Смертность — характеризует гибель особей в популяции. Она также подразделяется на *минимальную* (в идеальных условиях) и *экологическую реальную смертность*. Смертность в идеальных условиях определяет *физиологическую продолжительность жизни*, которая превышает реальную *среднюю экологическую продолжительность жизни*. Под термином *выживаемость* понимают $(1 - M)$, где M — число погибших.

Так как уровень рождаемости и смертности не одинаков в разные возрастные периоды, то составляются *таблицы выживания*. Построенные по таким таблицам графики дают хорошее представление о ситуации в исследуемой группе.

Популяции и иные сообщества — открытые системы еще и в том смысле, что они взаимодействуют с окружающей средой, обмениваясь с ней энергией. Характер этого взаимодействия изучает наука *экология*. Сообщества и среда образуют *экосистемы* (биогеоценозы). Крупные экосистемы называются *биомами*. Самая крупная система — *биосфера* (Вернадский). Каждый уровень экосистем характеризуется двумя типами свойств. Одни из них являются простой суммой свойств составляющих ее компонентов (например, индивидов в популяции). Другие являются качественно новыми, и их нельзя предсказать из свойств составляющих компонентов. Первые свойства называются *совокупными*, а вторые *эмерджентными*. Эмерджентные свойства есть результат взаимодействия компонентов, и они специфичны для каждого иерархического уровня организации экосистем. Важной их особенностью является то обстоятельство, что для их изучения не обязательно знать свойства отдельных компонентов.

В терминах энергетического обмена важнейшей особенностью экосистем является способность поддерживать высокую степень внутренней

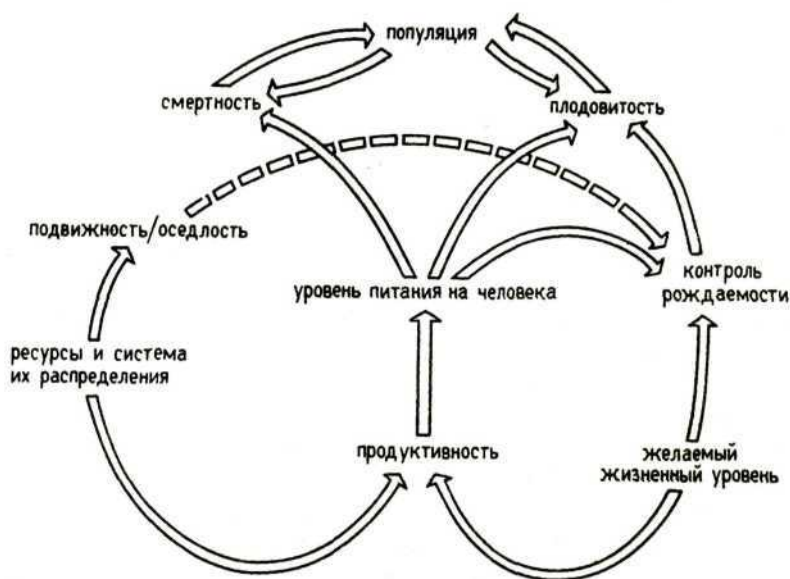


Рис. 114. Схематическая модель, показывающая взаимосвязь между естественными ресурсами, подвижностью населения и увеличением численности популяции (рождаемость — смертность) (Hassan, 1973; схема на форзаце того же автора)

упорядоченности (т.е. низкую энтропию), но по мере увеличения размеров и сложности системы увеличивается энергетическая стоимость поддержания ее функционирования (рис. 114). При стационарном состоянии лимитирующим фактором для системы будет то жизненно важное вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму (закон минимума Либиха). Лимитирующим фактором может быть не только нехватка, но и избыток вещества. Лимитирующие минимум и максимум задают пределы толерантности системы.

§ 2. КЛИМАТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕРХНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА

Начало верхнего плейстоцена по абсолютным датам приходится на 125 000 лет до н.э., а конец — на 10 000 лет до н.э. (естественно, что все цифры округленные). От 10 000 лет до н.э. до современности — период голоцена. Примерно до 75 000 лет до н.э. продолжалось ресс-вюрмское межледниковье, а затем наступило вюрмское оледенение, окончившееся примерно 12 000 лет назад. Вюрмское оледенение имело периоды потепления. Одно из них приходится на 35 000–20 000 лет до н.э.

Чаще всего в зоне современного умеренного климата потепление сопровождалось увеличением влажности. Холодные периоды были суше. Вследствие концентрации воды в ледниковых массивах (высокоширотных и горных) уровень Мирового океана опускался, возникали сухопутные мосты: мост между Евразией и Америкой в районе Берингова пролива; вся территория современной островной Индонезии объединялась с Южной Азией; Австралия, Новая Гвинея и Тасмания также были единой сушей; в Европе Британские острова становились частью материка.

В зонах, далеких от края ледников, климат также претерпевал изменения. Не только климатические и ландшафтные зоны были сдвинуты к экватору или по вертикали — с гор на равнину, но и сами характеристики зон были иные. В максимум похолодания в Крыму была тундра и была, например, такая зона, как тундростепь. К этому следует прибавить значительную вулканическую активность во многих районах земного шара. Как сейчас точно доказано, сильные извержения даже одиночных вулканов могут серьезно влиять на климат всей планеты, создавая для популяций человека стрессовые ситуации. По своим масштабам они не были столь серьезны, как наступание ледников. Их опасность заключалась в быстроте изменений климата. Ледниковый период создавал не только сухопутные мосты, но и труднопреодолимые барьеры. Особенно это касается горных районов. Покрытые льдом горы надолго изолировали человеческие популяции друг от друга. Ледники часто подпруживали реки, в результате чего образовывались большие внутриматериковые водные акватории. Многие современные густонаселенные районы были непригодны по крайней мере для постоянного обитания, а современные малонаселенные области были заселены достаточно плотно (например, Сахара). В целом надо отметить, что более 3/4 периода своего существования современный человек провел в условиях, отличавшихся от современных. Современные климатические условия стали складываться только около 11 000 лет назад, а окончательно установились еще позднее.

Таким образом, состояние биосферы достаточно сильно изменялось в течение последних 100 000 лет, и развивающийся *H. sapiens* имел возможность на протяжении этого времени испытать свои способности к выживанию в очень различающихся экосистемах. С другой стороны, изменения в ситуации вынуждали его к переселениям. Именно в этот период были заселены Америка и Австралия. Современные датировки этих событий часто превышают 25 000—30 000 лет до н.э. По-видимому, лишь миграции зачастую были единственным средством уберечься от вымирания. Естественно, что далеко не все популяции выживали в подобных условиях.

Кратко резюмируя, можно сказать, что климатогеографическая ситуация в истории человеческих популяций была очень разнообразна и способствовала различным генетико-популяционным процессам. Популяции человека могли попадать в стрессовые ситуации и вымирать, могли на длительные периоды оказываться в изоляции, совершали дальние миграции.

§ 3. ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Многие остеологические признаки упоминались в предыдущих разделах и главах, поэтому здесь мы лишь кратко остановимся на некоторых специфических особенностях при работе с ископаемым материалом.

1. Длина тела восстанавливается через корреляционную зависимость общей длины тела и длины отдельных костей скелета. При наличии всех длинных костей точность восстановления прижизненной длины тела составляет ± 3 см. Длина тела, восстанавливаемая по длине I пястной кости, имеет ошибку $\pm 2-3\%$.

2. Вес тела восстанавливается через коррелятивную связь размеров и массивности скелета с общей массой тела. Точность метода меньше, главным образом из-за трудности учета жировой составляющей массы тела. Тем не менее оценки достаточны для суждения о средних величинах для популяции.

3. Объем и общие размеры черепа определяются непосредственно измерением.

4. Пропорции тела легко определяются при наличии достаточно полного костяка. Ширина плеч хорошо устанавливается по длине ключицы, а ширина таза — непосредственным измерением таза.

5. Некоторые признаки на черепе определяются даже проще и точнее, чем на живом человеке, например углы горизонтальной и вертикальной профилировки, углы выступления носа к линии профиля и др.

6. Достаточно хорошо разработаны методы определения пола и возраста. Опытный антрополог сравнительно мало ошибается в определении пола, а при применении дискриминантной функции точность анализа может подниматься до 95%. Сложнее, а иногда просто невозможно определить пол у детей и подростков, но здесь часто помогают находки сопровождающего инвентаря и т.д. Возраст для некоторых интервалов онтогенеза определяется достаточно точно: $\pm 2-3$ года. Обычно учитывают состояние зубной системы, степень зарастания швов черепа, состояние суставных поверхностей и т.д.

7. По состоянию костной системы можно определить многие особенности состояния здоровья, сферу привычной деятельности человека и причину смерти.

Из этого перечня признаков ясно, что полного представления о внешности они не дают. В случае очень хорошей сохранности погребенного иногда удается определить некоторые антигены крови (системы *ABO*, *Rhesus*, *HLA*) в мумифицированных тканях и в губчатой части трубчатых костей и позвонков. По системе *ABO* сделано около 5000 определений в древнем материале — от неолита до средневековья. Значителен материал по эпигенетическим признакам черепа, упомянутым в предыдущей главе.

Ввиду этого, когда говорят о расах верхнего палеолита, речь идет об остеологических расах. Например, если ставится диагноз «негроид» по большой величине грушевидного отверстия и прогнатизму, то совсем не обязательно, что они сопровождалась курчавыми темными волосами и темной кожей. Достаточно вспомнить австралийских аборигенов из Центральной пустыни.

§ 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ТИП *HOMO SAPIENS FOSSILIS*

Характеристику антропологического типа ископаемой формы современного человека удобнее представить как сравнительную.

Ее отличия от палеоантропа следующие: объем мозговой полости несколько меньше; свод черепа выше; сплошной надглазничный валик отсутствует; лобная кость более вертикальна; затылок более округлый, без так называемого «шиньона»; углы вертикальной профилировки без значительного прогнатизма; максимальная ширина черепа существенно приподнята над плоскостью основания; есть клыковые ямки; лицо шире, ниже и более уплощенно в горизонтальном профиле; нос уже и более выступающий; затылочное отверстие ближе к середине линии *nasion-inion*; на нижней челюсти ясно обозначен подбородочный выступ, а сама челюсть менее массивна; кости черепа тоньше; сосцевидные отростки, наоборот, развиты сильнее; посткраниальный скелет менее массивен, в отличие от тазовых костей: они, напротив, несколько более массивны и имеют несколько иную конфигурацию; зубы меньшего размера, меньше площадь нёба; глазница ниже и шире; судя по конфигурации эндокрана, есть различия в макроструктуре мозга; длинные кости более прямые; дистальные отделы конечностей относительно длиннее; кисть меньше и с более удлиненными пропорциями; длина тела больше.

Есть и другие различия, но, как часто шутят антропологи, побритый, помытый и в современной одежде неандерталец не обратил бы на себя специального внимания на улице современного города.

Если сравнивать морфологию верхнепалеолитического человека с людьми последних тысячелетий, выявляется следующая картина. Для него характерно своеобразное сочетание признаков (в среднем и не у всех!): большой объем мозговой полости; повышенная массивность черепа и посткраниального скелета; большой прогнатизм и низкие угловатые орбиты; длинный и обычно долихокранный череп; чаще низкое и широкое лицо; большой половой диморфизм, т. е. большие различия в тотальных размерах

и признаках массивности между мужчинами и женщинами. Но, конечно, сходство ископаемого *H. sapiens* с современным очень большое, и достаточное количество индивидов из современных популяций имеют полный набор признаков своих далеких предков. Неандерталоидные особенности встречаются редко и не образуют комплексов.

Несмотря на то что в морфологии ископаемого современного человека есть некоторые «неандерталоидные» особенности, его трудно рассматривать как промежуточное звено между *H. neanderthalensis* и человеком постмезолитической эпохи.

Очень много дискутировался вопрос о типологических подразделениях древнего человека и их сопоставимости с расами современного человека. Как правило, этот вопрос рассматривался только по отношению к большим расам. Эта проблема тесно переплетается с выбором между моно- и полицентристскими концепциями происхождения человека современного вида (см. обсуждение в первом разделе), но все-таки оба вопроса не обязательно полностью взаимосвязаны. Существует очень много точек зрения на них. Как часто бывает, многочисленность позиций объясняется не только разными взглядами на предполагаемый ход эволюционного процесса, но и недостатком фактического материала. Для ориентации в этом вопросе полезно рассмотреть различные точки зрения.

1. Широко расселенные группы *H. erectus*, а может быть, даже и австралопитековые, будучи существенно изолированными друг от друга, эволюционировали в направлении к *H. sapiens* параллельно. Эти самостоятельные линии дали современные большие расы. Их отличительные физические признаки есть следствие отбора в различных климатогеографических зонах. Параллельность эволюции в разных регионах вызвана одинаковым прогрессом в культуре (орудия труда, речь и т.д.). Барьер по плодovitости не образовался из-за генетического обмена между регионами. Признаки расовые и признаки общеэволюционные причинно не взаимосвязаны: первые связаны с адаптацией к определенной среде, вторые — с общим развитием рода *Homo*. Можно сказать, что первое — это результат пассивной адаптации, а вторые — активной. Неравномерность морфологической эволюции возможна, но все современные расы находятся на одной эволюционной стадии — *H. sapiens*.

Многие антропологи считают, что период самостоятельного регионального существования охватывает лишь стадию *H. neanderthalensis* и *H. sapiens*. По другой точке зрения, региональный процесс расообразования проходил сравнительно недавно (мезолит — неолит). Если считать неандертальского и современного человека одним видом, то стадийный аспект полицентризма исчезает. Остается его адаптационная аргументация.

Иногда эту точку зрения называют гипотезой «неандертальской фазы» (Howells, 1976).

2. Расы современного человека связаны только со стадией *H. sapiens*, который возник в одном регионе и затем распространился по всему миру. Соответственно не все популяции неандертальцев трансформировались в современные формы, а скорее всего только одна. Распространяясь по земле и все более отдаляясь друг от друга, различные группы в силу случайных процессов и адаптации к местным условиям значительно дивергировали. В этой гипотезе есть вариант, по которому считается, что на региональные

различия повлияло смешение продвигавшихся сапиентных групп с местным древним населением, т.е. фактически признается принадлежность *H. sapiens* и *H. neanderthalensis* к одному виду. В основе данной точки зрения лежит механизм миграций и отсутствие адаптации. Иногда эту теорию называют гипотезой «ноева ковчега», имея в виду трех сыновей Ноя — Сима, Хама и Яфета.

При современном положении дел в антропологии ситуация такова, что имеющиеся факты могут быть истолкованы в любую сторону. Естественно, что для сторонников теории отсутствия расовых подразделений у человека, точнее, об их искусственности, проблемы выбора между моно- и полицентризмом нет.

Вернемся к проблеме соответствия верхнепалеолитических и современных рас (т.е. *H. sapiens fossilis* и *H. sapiens recent*), или несколько поиному — позднеплейстоценового и голоценового типов; прежде всего рассмотрим вопрос о морфотипах и политипии населения верхнего палеолита и мезолита.

В Европе выделяют, как минимум, два типа: кроманьонский и комб-капелльский; в Африке — пять типов: Афалу-Мекта, Эльментейта, Боском, Асселяр, Флорисбад; в Передней Азии — один: Кафзех, Тешик-Таш; в Индии — веддоидный (тип Бадари в Египте); в Восточной Азии — Шандидунь; в Индокитае — негритосский и индонезийский; в островной Юго-Восточной Азии — ниасский; в Австралии — массивный и грацильный; в Америке — американский. Итого 17 антропологических типов. Ни один из них не имеет полных аналогий с современными подразделениями по комплексу признаков. Относительно родства этих типов с современными на тех же территориях есть две точки зрения. Согласно одной из них, черты современных рас уже намечены в верхнем палеолите на тех же ареалах, где живут их современные наследники, но негроидные особенности наблюдаются в более северных широтах, а их ареал не был разорван, как сейчас. По другой точке зрения, это была полиморфная группа, политипия которой не соответствует современной, и поэтому нельзя указать конкретных потомков определенных верхнепалеолитических популяций (Бунак, 1959). По этой гипотезе, формирование современных типов произошло в неолите.

Заметим, что обе точки зрения согласны в признании своеобразия биологии верхнепалеолитического человека по отношению к своим предкам и потомкам.

Таким образом, согласно представленным гипотезам, время расхождения современных расовых вариантов перекрывает практически весь период антропогенеза — от австралопитековых до неолитического *Homo sapiens*.

§ 5. ДЕМОГРАФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ *HOMO SAPIENS*

Сведения о древних популяциях, как правило, восстанавливаются по четырем источникам. Первый источник — физиологические особенности современного человека, которые могут быть с достаточной достоверностью перенесены на древних людей в силу того обстоятельства, что мы принадлежим к одному виду; второй — палеоклиматические, археологические

и другие сведения о внешней среде и культуре древних людей; третий — палеобиологические сведения о физическом состоянии древних людей; четвертый — изучение современных групп населения, которые по своим культурно-хозяйственным особенностям близки к древним группам. Здесь сразу следует оговориться, что современные группы населения с культурно-хозяйственным бытом, *близким* к древним группам, нельзя считать «отсталыми», как это часто представляется в популярной литературе. Например, доиндустриальные агроэкосистемы не только гармонировали с природными экосистемами, но и требовали меньше энергии на единицу продукции. Поливное земледелие на Новой Гвинее имеет соотношение полученной и затраченной энергии 16: 1, а современное механизированное — 1: 1, т.е. налицо 16-кратное превышение энергозатрат. Таким образом, по энергетическим показателям современные методы агрохозяйствования оказываются более отсталыми, чем многие древние.

Плотность населения охотников и собирателей верхнего палеолита и мезолита оценивается 0,01—0,5 человека на 1 км² в зависимости от внешних условий, причем нижние оценки, видимо, ближе к истинным. Численность всего населения Земли оценивается от нескольких десятков тысяч до примерно 500 000. Есть серьезные основания считать, что в этот период могли быть существенные колебания численности.

По данным этнографических исследований известно, что в среднем в группе было до 25 человек. При благоприятных природных ресурсах локальная группа может иметь до 100 человек. Собственно популяция, если ее определять так, как это сделали мы, была больше и достигала 250—400 человек. Небольшие локальные группы были недостаточно приспособлены к длительному автономному существованию, так как потеря нескольких взрослых особей ставила их на грань гибели.

Оценки ежегодного прироста популяции верхнего палеолита колеблются между цифрами 0,001 и 0,01%. Время удвоения численности при таких скоростях достигает порядка 20 000—40 000 лет. Все эти расчеты показывают, что популяции древних охотников и собирателей не имели возможности быстро увеличить свою численность. Столь малый прирост объясняется малой продолжительностью жизни: 30—40 лет. Если принять возраст менархе 16 лет, а средний возраст смерти женщины 34 года, то на репродуктивный период остается 18 лет. Специальные расчеты показывают, что с учетом стерильности, материнской смертности и т.д. на одну женщину приходилось приблизительно 5—6 детей. До полового созревания доживало 2-3 ребенка, что должно было дать больший прирост, чем наблюдался фактически. Есть три объяснения этому феномену. Во-первых, по этнографическим данным хорошо известно, что среди групп охотников-собирателей было широко распространено детоубийство с целью контроля над рождаемостью для регулирования численности группы (рис. 115). Во-вторых, в группах с недостаточным питанием интервал между последовательными родами увеличивался до 4 лет, что было связано с физиологическим состоянием женщины при кормлении ребенка, когда ее вес (точнее, соотношение жировой и обезжиренной массы тела) находится ниже критического значения и нормальной овуляции не происходит. В-третьих, как мы уже указывали, эффективно-репродуктивная величина популяции связана с

соотношением полов, т.е. она наибольшая при равном числе мужчин и женщин. При неравном соотношении, и особенно при нехватке женщин, численный рост популяции сильно ограничивается. Все эти своеобразные сочетания физиологии, экологии и демографии приводили к медленному приросту населения на стадии охотников и собирателей.

Т. К. Ходжайов провел тщательное палеодемографическое изучение древнего поселения в Узбекистане (современное название местности — Сапаллитепа). Оно датируется 1700-1400 гг. до н. э. Необходимая точность реконструкции была обеспечена, с одной стороны, тотальным и образцовым ведением антропологических и археологических работ (руководил археологическими работами А.А. Аскарлов), а с другой — широко распространенным среди древнего населения неолитических поселков обычаем хоронить умерших под полами и фундаментами домов.

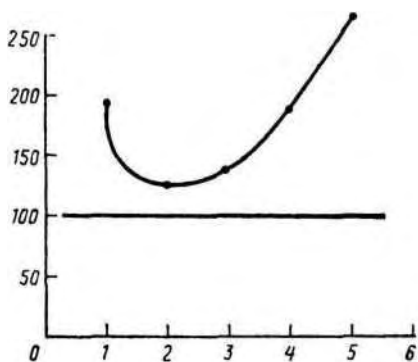


Рис. 115. График зависимости соотношения полов детей, доживших до полового созревания, от числа детей в семьях австралийских аборигенов в конце XIX в. Нормальное соотношение полов (1: 1) соответствует горизонтальной черте при индексе, равном 100 (Berdsett, 1972)

Средний возраст смерти мужчин поселения — 35 лет, женщин — 34 года. Средняя продолжительность жизни с учетом детской смертности — 23 года. Репродуктивный период женщин — 18 лет. На каждую женщину в течение репродуктивного периода приходилось в среднем примерно трое родов. До репродуктивного возраста доживало в среднем 2 ребенка. В течение 300 лет численность населения поселения колебалась от примерно 200 до 350 человек, количество домохозяйств — от 30 до 60. В среднем в каждом домохозяйстве было 6 человек, включая стариков.

Для изученного поселения характерна стабильность численности населения во времени. В первую очередь это было связано с низкой рождаемостью. Оседлые земледельцы и скотоводы Сапаллитепа, видимо, полностью использовали емкость среды (*K*). Механизм стабилизации численности мог быть разным. Из трех выше рассмотренных объяснений наиболее реальна модель «критического» веса, так как детоубийства зафиксировано не было, а соотношение полов было близко к 50: 50 и даже с некоторым преобладанием женщин, а тотальные размеры тела людей поселения были небольшие: длина тела мужчин — 163 см, вес — 56 кг, у женщин — 154 см и 46 кг соответственно. Вес тела, равный 46 кг, и есть критическая масса, ниже которой плодовитость женщин резко снижается (Frisch, Revelle, 1970).

При популяционной плотности 0,05 чел/км² группа из 400 человек занимает площадь около 10 000 км². Если приблизительно считать, что это площадь круга или близкой к нему фигуры, то диаметр этой фигуры будет равен 120-130 км. Примерно таким же будет расстояние от центра одной такой территории системы локальных популяций до другой. Это расстояние можно принять как среднее между местом обитания двух будующих супругов.

Итак, если принять приведенные цифры (а есть серьезные основания считать их близкими к реальным), то на протяжении примерно 30 000 лет человек современного вида существовал в небольших популяционных системах при низкой плотности и малом приросте численности населения, ведя при этом достаточно подвижный образ жизни, чему способствовал не только хозяйственный уклад, но и структура круга брачных связей. Демографические показатели рождаемости при благоприятных условиях были достаточны для более быстрого роста населения, чем тот, который наблюдался в действительности. Это обстоятельство дает основание полагать, что, видимо, применялись меры для искусственной регуляции численности популяций.

Прирост населения начинается в неолите при переходе к производящему хозяйству (табл. 23). Для ранних неолитических культур плотность населения определяется от 4 чел/км² на богарных землях до 16 чел/км² — на поливных. При развитом земледелии, в том числе и современном, плотность доходит до 150—400 чел/км². Возможность извлекать большое количество продуктов питания из небольшой площади позволяет образовывать крупные совместные поселения и соответственно популяции.

Скорость прироста в год для неолита в среднем равна 0,1 %. При таком приросте время удвоения популяции достигает примерно 700 лет, т.е. прирост идет в 10—20 раз быстрее, чем в предыдущем периоде. Напомним, что современные скорости прироста составляют 2—4% в год. В неолите произошло увеличение длительности жизни до 35—40 лет. Соответственно увеличился репродуктивный период и, хотя детская смертность практически не изменилась (около 50% не доживало до репродуктивного периода), общее число детей увеличилось, а производящее хозяйство давало

Таблица 23

Палеодемографические сведения по некоторым популяциям неолита и бронзы
(по Angel, 1968)

Группа и датировка	Возраст смерти взрослых, лет		Плотность на 1 км ²	Длина тела, см
	муж.	жен.		
Классическая Греция, 450 г. до н.э.	44	35	35	169+
Аттика, поздняя бронза, 1300 г. до н.э.	39	32	25	166
Бамбула, юго-западный Кипр, 1400 г. до н.э.	35	31	15	166?
Лерна, Арголис, 1800 г. до н.э.	37—	31	15	167—
Коринф, 2400 г. до н.э.	32	26?	12	162
Каратас, Ликия, 2400 г. до н.э.	34—	30	15	166+
Кефала, Кеа, 3000 г. до н.э.	35+	27	10	167?
Хирохита, Кипр, 5888 г. до н.э.	35	33	10	163?
Ниа, Никомедия, 6000 г. до н.э.	31	30	5	168
Чатал Гуюк, Анатолия, 6300 г. до н.э.	34	30	7	171—
Тафоральт, В. Марокко, 11 000 г. до н.э.	31	27	2	174

достаточно продуктов для их поддержания. В конце неолита население Земли исчисляется, по разным оценкам, от 8 до 12 млн человек, а возможно и больше.

Темпы прироста населения, конечно, не были равномерными в разные периоды. Зафиксированы десятикратные различия в скоростях прироста. В неолите искусственные меры регуляции численности практически не применялись, но появились иные регуляторы, и в первую очередь инфекционные заболевания. Скученность населения на небольших пространствах, особенно в связи с возникновением городов, способствовала эпидемическому характеру заболеваний. Тем не менее население первых неолитических центров росло во много раз быстрее, чем в областях, занятых охотниками-собираателями.

Общая подвижность населения в неолите снизилась. Среднее расстояние между будущими супругами в сельской местности — около 7 км. Здесь следует отметить одно важное принципиальное различие в структуре брачных связей между палеолитом и неолитом. В палеолите зачастую возникала ситуация, когда каждой локальной группе выгодно было находиться в середине ареала своей системы популяций, так как это способствовало большей доступности брачного партнера. Поэтому могла возникать сетевидная структура (рис. 116). В принципе при такой структуре поток генов мог быть приостановлен только очень серьезным географическим или иным барьером. В крупных неолитических популяциях с высокой плотностью населения фактор расстояния при выборе супруга не играл значительной роли, и эти популяции были более замкнутыми в генетическом отношении.

Увеличение численности населения и повышение интенсивности эксплуатации природных ресурсов вынуждали к миграциям и неолитические группы. Миграции обычно вызывались климатическими изменениями, перенаселенностью и истощением ресурсов. Миграции неолитических земледельцев, как правило, носили постепенный характер. Успех миграции определялся приспособлением мигрантов к новой среде и к коренному населению. Это довольно важное отличие неолитических миграций от более ранних. В верхнем палеолите и мезолите большая часть миграций, исключая ежедневные и сезонные (циклические) миграции, была связана с освоением свободных территорий (правда, для некоторых регионов есть проблема неандертальских групп) и в первую очередь Америки, Австралии и севера Евразии (рис. 117). Другим важным отличием можно считать активное изменение среды группами с производящим хозяйством, т.е. изменение путем создания новых экосистем, что лишь в слабой степени происходило в более ранние эпохи.

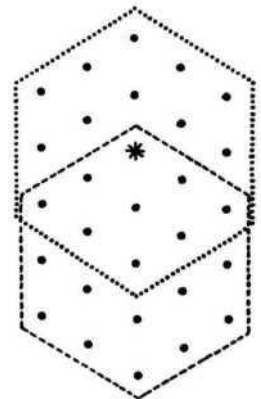


Рис. 116. Графическое изображение сетевидной структуры популяционных систем. Изображены две популяционные системы с так называемой гексагональной упаковкой (в принципе перекрещиваться может больше двух систем). Каждая точка — отдельная локальная популяция. Популяция, отмеченная звездочкой, будет иметь существенно разные возможности при участии в круге брачных связей, в зависимости от принадлежности к определенной системе (Wobst, 1976)

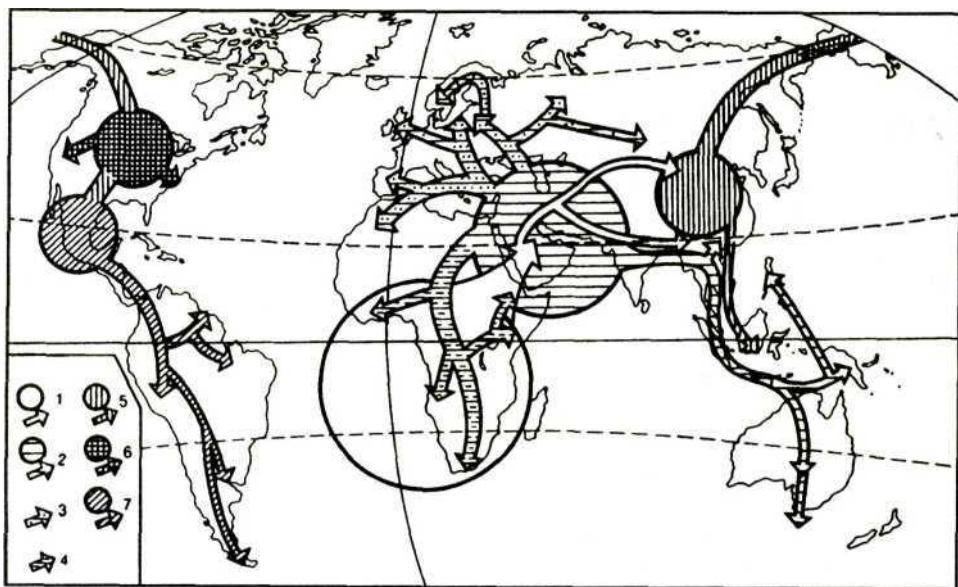


Рис. 117. Схематическое изображение древнейших путей расселения человечества (по В. П. Алексееву): «1 — прародина человечества и расселение из нее; 2 — первичный западный очаг расообразования и расселение протоавстралоидов; 3 — расселение протоевропеоидов; 4 — расселение протонегроидов; 5 — первичный восточный очаг расообразования и расселение протоамериканоидов; 6 — североамериканский третичный очаг и расселение из него; 7 — центрально-южноамериканский третичный очаг и расселение из него» (Алексеев, 1985)

Приведем пример сложного взаимодействия различных факторов в экосистемах с производящим хозяйством.

Зачатки неолита в Африке датируются примерно 5–4 тыс. лет до н.э. Это был влажный климатический период, и Сахара имела значительное население. На начальных стадиях неолита рост численности населения был небольшим, так как хозяйство не было достаточно продуктивным. К I тысячелетию до н.э. население Сахары и более южных от нее районов значительно выросло, но примерно с середины III тысячелетия началось высыхание Сахары, и племена продвинулись на север, к Средиземному морю и на юг, в область тропического леса. Большая часть последнего к тому времени была уже населена предками современных пигмеев с донеолитической культурой, а на окраине леса жили неолитические племена, возделывавшие ямс и масличную пальму.

Вот как восстанавливает эти события Дж.Д. Кларк: «В настоящее время у нас имеются косвенные данные, позволяющие предположить, что интенсивная расчистка лесов в бассейне озера Виктория, а также к югу и западу от бассейна Конго впервые началась в I тысячелетии до н.э. Около 3000 лет назад, на что указывают находки у озера Виктория, резко уменьшилось количество пыльцы деревьев и соответственно возросло количество пыльцы трав. В то же время пыльца растения *acalypha*, которое обычно появляется на начальной стадии восстановления леса вслед за прекращением возделывания почвы, также встречается здесь в изобилии. Загромождение водных проток в северо-восточной Анголе массами вымываемого

из прибрежных долин песка не связано с каким-либо изменением климата, а является, как полагают, результатом эрозии почвы, последовавшей за расчисткой леса и кустарника для начавшегося в I тысячелетии до н.э. возделывания земли. Теперь кажется вполне очевидным, что I тысячелетие до н.э. было тем периодом, когда земледельцы приступили к освоению экваториальных лесов» (Кларк, 1977).

В этом суховатом научном описании событий хорошо чувствуется далеко не идиллическая картина продвижения популяций с подсечно-огневым земледелием. Выжигание лесных массивов, ведение в течение нескольких лет земледелия на одном месте, истощение почвы, уничтожение гумусного слоя (который в тропическом лесу очень тонок) и передвижение на новое место. За спиной остается истощенная и эрозированная земля.

Но на этом трудности мигрантов не заканчивались. Дж.Д. Кларк пишет далее: «Распространение мухи цеце в большинстве районов Западной и Экваториальной Африки является преградой для разведения здесь любого скота, за исключением мелкого, а также обладающего иммунитетом к укусам цеце карликового скота, который встречается в некоторых районах Западной Африки. Поэтому в конце доисторического периода указанные районы, по всей вероятности, были заселены оседлыми земледельцами, добывавшими большую часть необходимой им мясной пищи при помощи охоты».

Итак, рассмотренные нами популяции практически не могли использовать пустоши для скотоводства и были вынуждены сделать шаг назад, занявшись охотой. По этнографическим и археологическим данным известно, что близкая картина наблюдалась и в других районах Земли, где проходили миграции неолитических земледельцев.

На этом экологические беды не закончились. Сведение леса и разрушение гумусного слоя создали идеальные условия для размножения комаров рода *Anopheles* — переносчиков возбудителя малярии *Plasmodium falciparum**. Из-за отсутствия нормального дренирования почвы возникло множество мелких, хорошо прогреваемых водоемов, где происходило размножение комаров. Этих условий не было ни в саванне, ни в тропическом лесу, поэтому хотя в этих зонах и была малярия, но она не носила характер гиперэндемического заболевания. Вся описанная цепь событий была проверена экспериментально при расчистке тропического леса в Либерии в середине нашего столетия.

Ввиду всего сказанного неудивительно, что многие мигрирующие земледельческие группы старались обойти зону тропического леса по возвышенному коридору в Восточной Африке. Удивительно другое — что многие группы освоили новую экологическую нишу, хотя и до сих пор значительные пространства тропического леса заселены пигмеями, которые успешно выдержали конкуренцию с пришельцами. Сложившееся равновесие является следствием нескольких противоборствующих направлений отбора, подкрепленных некоторыми своеобразными социальными институтами.

* Малярия — тяжелое заболевание, особенно распространенная в Центральной Африке форма, при которой поражается мозг. Летальность очень высокая, а у болеющих или переболевших трудоспособность снижена. До недавнего времени в Африке от малярии ежегодно умирали миллионы людей, а инфицированность во многих районах достигала 100%.

Во-первых, сложился очень своеобразный обычай патроната земледельческих групп над группами пигмеев-охотников, с помощью которого земледельцы снабжают себя мясом в обмен на продукты земледелия (крошечные пигмеи были великолепными охотниками, в том числе лучшими в Африке охотниками на слонов). От своих патронов пигмеи получают и некоторые другие необходимые предметы (керамическую посуду, металлические орудия и т.д.). Патронат земледельцев над охотниками не носит грабительского характера. Ни один неф-земледелец не захочет поссориться с пигмеем, безукоризненно владеющим своим маленьким луком с отравленными стрелами. Есть еще одна своеобразная черта во взаимоотношениях двух групп. Земледельцы с удовольствием берут в жены пигмеек (они считаются очень хорошими хозяйками), а пигмеи способствуют этим бракам, что, видимо, избавляет их от необходимости регулировать соотношение полов в популяции через убийство новорожденных девочек (характерная черта для многих групп с подобным хозяйственным укладом). Поток генов от пигмеев к неграм очень давний и постоянный. Смешение двух генофондов привело к образованию целого пласта популяций «опушки» тропического леса, которые по многим своим антропологическим особенностям имеют промежуточные черты. Обратного потока генов, по-видимому, нет: не зафиксировано ни одного случая вхождения негра или негритянки в популяцию пигмеев, да и антропологические особенности пигмеев столь своеобразны, что исключают сколько-нибудь значительную примесь.

Во-вторых, в Африке, и особенно в Центральной ее части, распространена серповидно-клеточная анемия, генетически обусловленное заболевание (рис. 118). При нем нарушается способность гемоглобина к

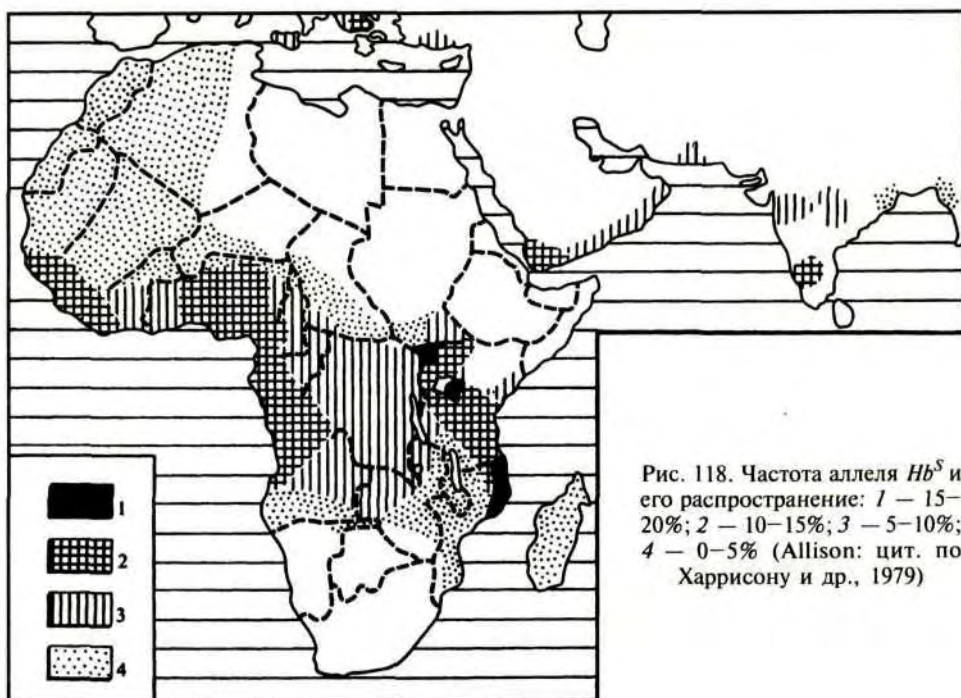


Рис. 118. Частота аллеля Hb^S и его распространение: 1 — 15–20%; 2 — 10–15%; 3 — 5–10%; 4 — 0–5% (Allison: цит. по Харрисону и др., 1979)

переносу кислорода в результате замены в его молекуле глутаминовой кислоты в положении 6 на валин. Нормальный гемоглобин обозначается Hb^A , а измененный — Hb^S . В принципе система гемоглобина весьма полиморфна и насчитывает более 100 различных вариантов, но большинство их очень редки. Все варианты мутационного происхождения. Свое название этот гемоглобин получил по измененной форме эритроцита у носителей гена Hb^S , которая часто имеет серповидную форму. Гомозиготы по гену Hb^S при отсутствии специальной медицинской помощи умирают до половой зрелости, т.е. в гомозиготном состоянии заболевание летально. Гетерозиготы вполне жизнеспособны, так как примерно половина эритроцитов в их кровотоке имеет нормальную форму и соответственно нормальную способность к переносу кислорода. Лишь в условиях серьезной кислородной недостаточности (например, на высоте 5000 м над уровнем моря) гетерозиготные носители попадают в стрессовую ситуацию.

Высокая частота гена с нулевой приспособленностью в гомозиготном состоянии заставила ученых предположить, что мы имеем дело с так называемым сбалансированным полиморфизмом (однолокусный гетерозис), который поддерживается каким-либо уравнивающим отбором. С помощью различных методов было точно установлено, что гетерозиготы $Hb^A Hb^S$ устойчивы к тропической малярии. Это подтвердили следующие факты. Распределение наибольших частот гена серповидноклеточности совпадает с зонами (не только в Африке), эндемичными по малярии. Как показал прямой эксперимент на добровольцах, клиника заболеваний малярией у людей с генотипом $Hb^A Hb^A$ и $Hb^S Hb^S$ различалась. У темнокожего населения Америки наблюдается непропорционально высокое падение частоты гена Hb^S (частично снижение частоты гена обусловлено смешением с европеоидами и американскими индейцами), что свидетельствует о снятии отбора. Большая заслуга в этих исследованиях принадлежит английскому врачу А. Аллисону, но в них приняли участие и многие другие специалисты. В настоящее время биохимический механизм резистентности носителей гена Hb^S к малярии известен полностью, но для дальнейшего изложения он нам не нужен. Механизм поддержания полиморфизма приведен в табл. 24.

В-третьих, известно, что пигмеи обладают довольно высокой частотой гена Hb^S и сравнительно мало болеют малярией. Частично это связано, как мы указывали, с тем, что под пологом тропического леса условия для размножения комаров рода *Anopheles* не очень благоприятны. Но есть серьезные основания полагать, что мутация в молекуле, кодирующей гемоглобин ($Hb^A \rightarrow Hb^S$), возникла именно у них и достаточно давно. Популяция продвигавшихся земледельцев получила данный аллель по материнской линии. Дети от этих браков имели в среднем большую приспособленность, особенно в условиях, описанных выше. Частота гена Hb^S стала нарастать и потери от малярии снизились, что и дало возможность мигрантам закрепиться на вновь осваиваемой территории. Через браки со своими соседями на севере эти группы передали ген Hb^S дальше, и он начал свое продвижение в районах распространения малярии. Ф. Ливингстон проделал несколько модельных расчетов по реальным данным о распределении Hb^S в разных странах (рис. 119, 120) и показал, что при обмене

Механизм поддержания сбалансированного полиморфизма
(с некоторыми видоизменениями, по Weiss, Mann, 1981)

Численность популяции (N)	121		
Частоты аллелей до отбора	$Hb^A = \frac{10}{11}; \quad Hb^S = \frac{1}{11}$		
Частоты генотипов в соответствии с законом Харди-Вайнберга	$Hb^A Hb^A = p^2 = \frac{100}{121}; \quad Hb^A Hb^S = 2pq = \frac{20}{121};$ $Hb^S Hb^S = q^2 = \frac{1}{121}$		
Число людей с соответствующими генотипами до отбора	$Hb^A Hb^A = 100;$	$Hb^A Hb^S = 20;$	$Hb^S Hb^S = 1$
Коэффициент отбора (s)	0,1	0,0	1,0
Число погибших в результате отбора	10 (от малярии)	0	1 (от анемии)
Число потерянных аллелей	20 Hb^A	0	2 Hb^S
Число переживших отбор людей	90	20	0
Новые частоты аллелей	$Hb^A = \frac{2Hb^A \times 90 + 1Hb^A \times 20}{2 \text{ аллеля} \times 90 + 2 \text{ аллеля} \times 20} = \frac{200}{220} = \frac{10}{11}$ $Hb^S = \frac{1Hb^S \times 20}{2 \text{ аллеля} \times 90 + 2 \text{ аллеля} \times 20} = \frac{20}{220} = \frac{1}{11}$		

Примечание: коэффициенты отбора округлены.

генами только с соседними популяциями продвижение гена, имеющего преимущество перед другим аллелем того же локуса, идет очень медленно (речь идет об установлении состояния равновесия в популяции по данному локусу). Скорость равна примерно пяти популяциям в 500 лет. Эти расчеты были подтверждены и другими исследователями по другим признакам. В тех случаях, когда время распространения удавалось

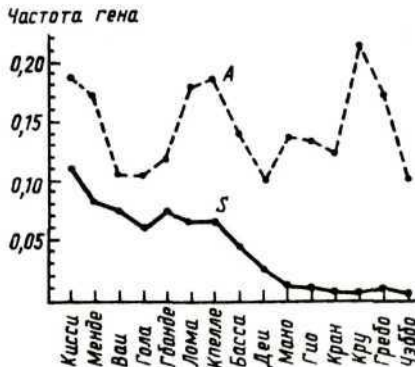


Рис. 119. Изменение частоты гемаglobина (S) и группы крови A системы ABO в племенах Либерии в направлении с северо-запада на юго-восток. Хорошо видно постепенное изменение частоты гемаglobина S и совершенно другой тип изменчивости у группы крови A (Livingstone, 1969)

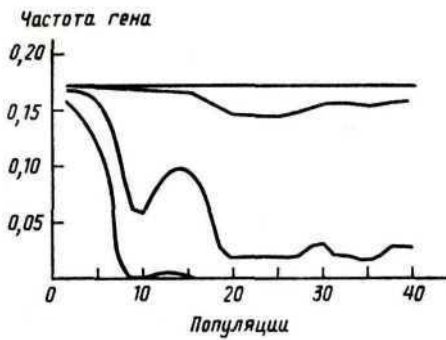


Рис. 120. Модельный расчет изменения формы волны продвижения аллеля, определяющего гемоглобин S вдоль цепочки популяций при величинах приспособленности генотипов $SS = 0$, $AS = 1,0$ и $AA = 1,25$ и с генным потоком в 10%, который уменьшается по мере увеличения расстояния между группами (расстояние измеряется числом промежуточных групп). Верхняя прямая линия — состояние равновесия, достигаемое через 80 поколений. Линия под ней — ситуация через 60 поколений, т.е. не все популяции достигли состояния равновесия. Две другие линии отражают ситуацию через 40 и 20 поколений (Livingstone, 1969)

контролировать по историческим и другим данным, скорость обычно была выше. Выяснилось, что продвижение аллеля существенно ускоряется, если периодически происходит одномоментная дальняя миграция.

Приведенный пример показывает всю сложность взаимосвязей событий в экосистемах человека, приводящих к изменениям в его генофонде и соответственно в фенотипе каждого индивида или в средних величинах признаков и частот генов в популяциях.

Основной характеристикой последующих эпох стал все убыстряющийся рост населения Земли (рис. 121). Темпы прироста населения в постнеолитическую эпоху перевалили за 1% в год, научно-технический прогресс, а также различные социальные преобразования, включая становление новых и довольно жестких норм мировых религий, снизили детскую смертность и увеличили среднюю продолжительность жизни. Рождаемость отдельных групп населения подошла к биологическому пределу: 10-11 детей (при условии, что все дети выживают, и без учета двоен и т.д.). Ситуация такова, что даже крупные пандемии и кровопролитные войны очень мало влияют на общее положение в народонаселении. Если в неолите основной рост населения имел место в главных центрах цивилизаций, то затем произошли некоторые перемены. В средние века и до недавнего времени, например, прирост населения в Европе шел с опережающими темпами по сравнению с Передней Азией. Население Европы широко мигрировало по различным континентам, но наиболее успешно европейцы прижились в климатических зонах умеренного и

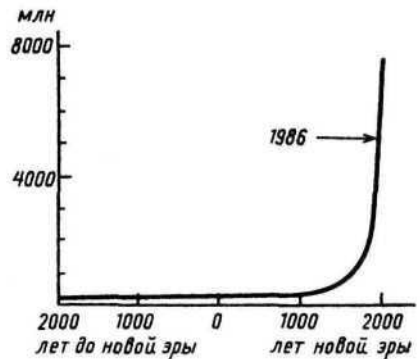


Рис. 121. Изменение численности населения Земли за последние 4000 лет

средиземноморского климата. По экологическим оценкам, при достижении численности 10 млрд человек общий жизненный уровень на Земле начнет неуклонно снижаться. При современных темпах прироста населения этого следует ожидать к 2030 году.

В последнее время появились несколько иные взгляды на причины роста численности населения Земли и в пессимистические оценки нашего ближайшего будущего были внесены коррективы. Наиболее последовательно они изложены в серии работ С.П. Капицы (Капица, 1997). Применяв идеологию системного анализа в случае большого числа степеней свободы и многофакторности процесса роста численности населения Земли, он предложил модель этого роста, в основе которого лежит предположение о его автомодельности (рис. 122). Иными словами, процесс протекает независимо от каких-либо внешних причин, зависит только от численности населения в тот или иной момент времени и выражается в постоянстве относительной скорости роста системы. Весь процесс разделен на три фазы: *A*, *B* и *C*. На этапе *A* от 4,4 млн до 1,6 млн лет назад рост проходил по линейному закону и к его концу численность населения достигла 100 000 человек. В эпоху *B* от 1,6 млн лет назад до 1965 г. имел место гиперболический рост численности до 3,5 млрд человек. Затем идет период демографического перехода (имеющий взрывной характер) длительностью 84 года, с которого начинается эпоха *C* — переход к стабилизированному пределу с численностью населения Земли 14 млрд. Предложенная модель дает очень близкие оценки численности населения Земли, которые имеются по независимым источникам и, несомненно, дает более оптимистическую оценку нашего будущего. Наиболее непривычная для биолога особенность предполагаемого описания процесса — это его инвариантность.

С точки зрения теории полиморфизма и политипии *H. sapiens*, современная ситуация ведет к увеличению индивидуального полиморфизма

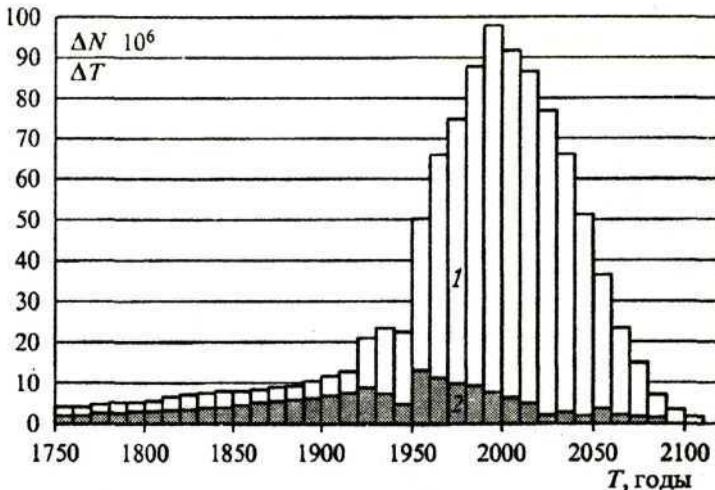


Рис. 122. Демографический переход. Прирост населения мира с 1750 по 2100 г., усредненный за декады: 1 — развивающиеся страны, 2 — развитые страны (по С.П. Капице, 1997)

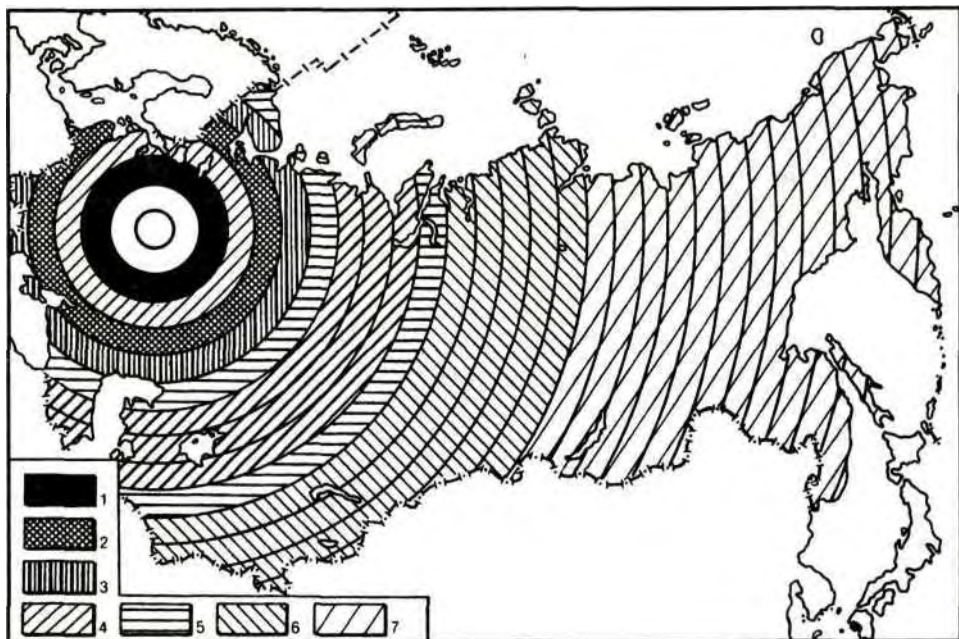


Рис. 123. Схематическое изображение оценки миграционного потока в Москву с остальной территории бывшего СССР на 1970 г. Два белых незаштрихованных круга вокруг Москвы — это территория радиусом около 350 км, соответствующая зоне эквивалентной полной панмиксии. Скорость миграции в %: 1 — $>0,17$; 2 — $0,17-0,15$; 3 — $0,14-0,12$; 4 — $0,11-0,09$; 5 — $0,08-0,06$; 6 — $>0,005$; 7 — $<0,005$ (Рычков, 1979)

и уменьшению популяционной политипии. В первую очередь это связано с резко возросшей подвижностью современного населения (рис. 123). По данным ЮНЕСКО, даже с начала XX в. она увеличилась в 100 раз. Иными словами, человечество в какой-то степени вернулось к подвижности верхнего палеолита, но при совершенно другой плотности населения и скорости перемещения, т.е. при сильно расширенном круге возможных брачных связей и резких изменениях среды. Оба эти различия весьма важны с точки зрения распределения изменчивости. Если мы возьмем в качестве исходных приведенные выше популяционные параметры для охотников-собирателей (размер популяции — около 500 человек, расстояние между ними — 120–150 км, коэффициент миграции $m = 0,05$, что близко к реальным цифрам для подобных групп), то получим следующие скорости распространения гена. При коэффициентах отбора s , равных 0,01 и 0,1, понадобится примерно 3000 и 1000 поколений соответственно (или 60 000 и 20 000 лет), чтобы ген из крайней популяции попал на противоположный край ареала. Цифры сократятся вдвое, если продвигаться из середины ареала к краям. В любом случае это медленное движение, которое вполне позволяет установиться локальным вариациям. Как мы уже видели в примере с продвижением гена серповидноклеточности, процесс существенно ускоряется, если возможны периодические дальние миграции. Процесс еще больше ускоряется, если предположить, что эту дальнюю миграцию совершает группа

родственных индивидов, т.е. неслучайная выборка из генофонда. Для неолитических групп коэффициенты миграции обычно ниже: 0,01—0,02, а при меньших расстояниях между популяциями и большем их числе продвижение гена из одного района в другой еще более медленное, и соответственно значительно больше шансов для дифференциации за счет случайных процессов. Так как описанные нами популяции расположены в разных средовых условиях, то направление отбора по тем или иным локусам у них может быть различным, что еще больше усилит локальную изменчивость.

В современных условиях изменилось соотношение ближней и дальней миграции, а дискомфортные состояния из-за возможных быстрых перемен внешних условий сменили вектор отбора с длительной специфически генетической адаптированности на неспецифическую способность быстрой акклиматизации. Этому же способствует и то обстоятельство, что стремительные техногенные изменения среды слишком быстры для традиционных типов адаптивных реакций, поэтому растет так называемый генетический груз запаздывания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение большей части своего существования современный человек жил в условиях глобальных изменений климата. Возникали сухопутные мосты между регионами, ныне изолированными водными пространствами. Они способствовали расселению человека в период верхнего палеолита (около 30 000 лет назад). Вместе с тем многие территории были практически полностью изолированы друг от друга. Малая плотность населения, небольшие размеры локальных групп и особенности хозяйственной деятельности приводили к довольно большой подвижности населения. Морфологические особенности человека верхнего палеолита и мезолита указывают на значительный полиморфизм при умеренной политипии. Вероятнее всего, это говорит о существовании достаточного генного потока между популяциями, но, как показывают расчеты, не мешает появлению локальных различий. В неолите в результате перехода на производящее хозяйство произошло увеличение численности отдельных популяций и населения всей планеты. Большая замкнутость отдельных групп и уменьшившееся примерно в 10—20 раз расстояние между потенциальными брачными партнерами снизили влияние генного потока, что способствовало усилению политипии. Неравномерность экономического развития различных территорий сопровождалась разными скоростями роста численности населения. Оба эти обстоятельства привели к существенному преобладанию численности одних групп над другими и соответственно одних антропологических типов над другими. Современная картина распространения и соотношения антропологических типов — это во многом продукт неолитической «революции». Стремительное нарастание численности населения Земли и его подвижности в последние столетия и особенно в XX в. привели к тому, что полиморфизм стал расти, а политипия уменьшаться в результате смешения и повышенных требований к адаптации.

Широкое применение в антропологии популяционно-генетических методов исследования привело к осознанию необходимости учитывать при изучении различных популяций и групп населения экологические и демографические факторы. Из довольно статичной картины фиксированных и вневременных расовых комплексов эволюция разнообразия современного человека трансформировалась в существенно более реалистическую картину пульсирующего и все более расширяющегося потока видового генофонда *Homo sapiens*. Расовые варианты стали рассматриваться как длящиеся исторические категории, и именно методы популяционной генетики создали возможность рассчитывать временные интервалы, необходимые для тех или иных эволюционных изменений. Через представления о зависимости интенсивности влияния генетического дрейфа, отбора и смешения от численности популяции (N) в антропологии стали развиваться демографические методы. Тесная взаимосвязь демографических и экологических показателей способствовала развитию системного подхода при решении самых разнообразных антропологических задач. Известный тезис о своеобразии эволюции человека как социального существа стал обрастать новыми фактами уже из истории его современной стадии.

СМЕШЕНИЕ, АДАПТАЦИЯ И ИЗОЛЯЦИЯ У *HOMO SAPIENS*

Изучение смешанных групп населения — традиционная антропологическая тема. В первую очередь это связано с двумя обстоятельствами: частым смешением разных групп и желанием выяснить наследование признаков в гибридных группах.

Не менее традиционно изучение адаптационных процессов. Одна из ведущих теорий в расообразовании — расовые типы являются адаптационными типами. Возможные приспособительные особенности тех или иных признаков внешности, и в первую очередь пигментации, были рассмотрены в гл. 11.

Проблемы смешения и адаптации у человека современного вида связаны с проблемой миграций и мигрантных групп. Для смешения необходимо, чтобы две разные популяции встретились и хотя бы одна из них была мигрантной. В популяции, мигрировавшей в новые условия, возникают процессы адаптации.

§ 1. МИГРАЦИЯ И МИГРАНТЫ

Под миграцией в современном мире понимают весьма различные феномены. Суть одних — «передвижение». К примеру, человека, работающего в городе, а живущего в пригороде, часто называют мигрантом, а само явление маятниковой миграцией. Для нас представляет интерес другой аспект феномена миграции — «переселение», в основном переселение групп и популяций. Мы специально подчеркиваем различие между группами и популяциями, потому что многие миграции были связаны с переселением людей, не связанных родством, и на начальной стадии процесса не представляющих собой популяции.

Такое понимание миграции несколько отличается от понимания миграции в популяционной генетике, которое связано с представлением о «потоке» генов.

С миграцией связаны две очень важные проблемы. Первая проблема ставит вопрос, является ли мигрантная группа или популяция представительной в смысле состава своего генофонда по отношению к исходной (донорской) группе или популяционной системе, из которой она мигрирует? Несколько в иной плоскости можно спросить, является ли она случайной выборкой из донорской группы? Данные современных исследований показывают, что в миграции людей преобладающую роль играют родственные связи внутри донорской группы. В этом случае генофонд мигрантной группы имеет повышенную вероятность отличаться от общего генофонда по частоте тех или иных признаков или генов. Конечно, степень этого отклонения может быть усилена случайными причинами, например малочисленностью мигрантной группы.

Вторая проблема связана с предпочтительностью места миграции — относится ли оно к той же климатогеографической зоне или к иной. Обычно миграция направлена в районы со средовыми условиями, близкими к исходным. Вероятность благополучного исхода миграции непосредственно связана с внутренним единством группы, что обеспечивается родством и возможностью быстро приспособиться на новом месте в зависимости от привычности среды. Приведем несколько примеров.

Население Восточной Европы при освоении Сибири очень быстро побывало практически во всех районах, но надежно осело в районах, пригодных для хлебопашества, т.е. в районах с умеренным климатом. При освоении Америки европейцами умеренные климатические пояса заселили скандинавы, англичане, немцы, французы и другие выходцы из Северной Европы, а тропические и субтропические пояса — выходцы из Южной Европы: испанцы, португальцы, итальянцы и др. Способность приспособиться к новым условиям связана и с культурно-хозяйственными навыками и, возможно, с морфофизиологическими особенностями популяции. В тех случаях, когда группа оказывается в непривычных условиях, она вынуждена принимать меры по компенсации дискомфорта.

Сам факт миграции не приводит к изменению физического типа популяции, и, если в мигрантную группу не было сколь-нибудь значительного потока генов из других популяций, она даже через много поколений воспроизводит антропологический тип и генофонд исходной мигрантной группы. Если группа небольшая по численности, то возможны отклонения в частотах генов с простым наследованием вследствие дрейфа генов.

Например, население Исландии сформировалось около 1000 лет назад из норвежцев и некоторого числа ирландцев. По своей внешности (пигментации, строению лица и головы и т.д.) они очень близки к современным норвежцам и отличаются от современных ирландцев. Вместе с тем по частоте некоторых групп крови они практически неотличимы от ирландцев и существенно отличаются от норвежцев. Таких случаев описано большое количество. Количественные (полигенные) признаки в меньшей степени подвержены случайным отклонениям.

Другой пример. Около 1000 лет назад в юго-западной Индии образовалась эндогамная группа потомков рабов арабских и португальских купцов. Все эти рабы происходили из различных негроидных групп Восточной Африки. Браков с индусами практически не было, так как этому препятствовала кастовая система. Эта небольшая группа (сейчас около 5000 человек) по своим морфологическим чертам полностью негроидна, а по частотам генов различных групп крови, белков и ферментов также гораздо ближе к своим африканским братьям, чем к индусским соседям.

Негры Чарлстона по многим своим физическим особенностям и дискретным признакам, включая частоту аномального гемоглобина, очень близки к населению Западной Африки. Так как речь идет о сельской популяции, часть которой живет на прибрежных островах, то авторы полагают, что сохранению исходного типа способствовал не только слабый поток генов от белого населения (это характерно для юга США), но также дифференциальный отток более светлокожих на север страны и распространение малярии в исследованном регионе.

Потомки второго поколения японских мигрантов в Бразилии не отличаются по описательным признакам от японцев Японии, но имеют большие продольные размеры тела при сохранении некоторых характерных пропорций (относительно длинный корпус при укороченных ногах и т.д.).

Не смешанное с коренными жителями русское старожильческое население Сибири практически в полной мере сохранило антропологические особенности своих популяций-доноров.

§ 2. АДАПТАЦИЯ И АНТРОПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Тема данного раздела очень обширна (см. литературу в конце книги: Харрисон и др., 1979; Алексеева, 1986; Кейлоу, 1986), и поэтому мы остановимся лишь на признаках, имеющих отношение к морфологической политипии.

Адаптация и отбор часто воспринимаются как синонимы или очень близкие понятия, поскольку адаптация обычно рассматривается как причина отбора (рис. 124, 125). Но надо заметить, что отбор не всегда направлен на усиление адаптированности популяции и тем более индивида. Отбор обычно отсекает худшие фенотипы, но это не значит, что он оставляет наилучшие для данных внешних условий. Довольно часто повторяется ошибка, когда получение коррелятивной связи некоторых признаков с определенными параметрами среды трактуется с адапционистских позиций. Кроме упомянутого обстоятельства, нельзя забывать о явлении плейотропии, а также об истории изучаемой популяции. Особенно должны настораживать мнения, когда постулируется адаптированность популяции к определенной среде по целому набору разных признаков. Дело в том, что эволюция к большей адаптированности с *помощью отбора* сразу по нескольким признакам — крайне медленный процесс, его длительность измеряется в десятках тысяч поколений, так как популяция не сможет выдержать нужного для более быстрой эволюции числа так называемых «генетических смертей» (этот эффект называется «дилеммой

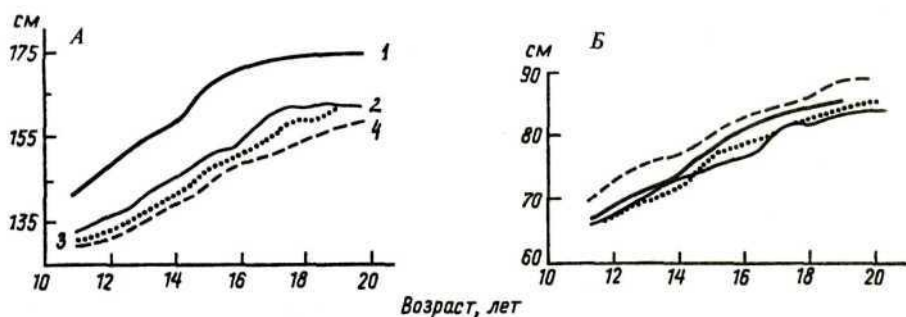


Рис. 124. Пример приспособительной морфологической реакции в результате физиологической адаптации.

На А: возрастные изменения длины тела в трех перуанских и одной популяции из США. 1 — высокогорье (4268 м); 2 — США на уровне моря; 3 — среднегорье Перу; 4 — Перу на уровне моря. На Б: возрастные изменения обхвата груди на максимальном вдохе у тех же групп. Хорошо видно, что, несмотря на малый рост, высокогорная группа имеет большой обхват грудной клетки, что является приспособлением к условиям с пониженным содержанием кислорода в атмосфере (Frisancho, 1969)

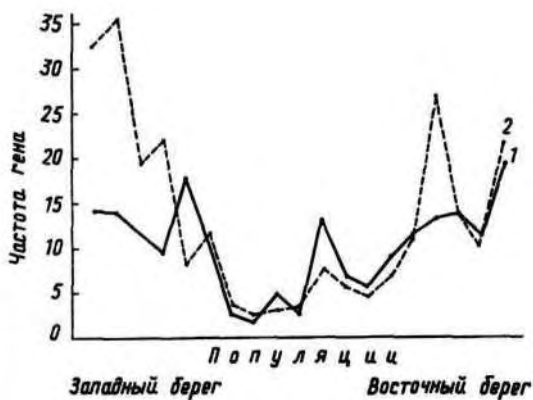


Рис. 125. Частота заболеваний талассемией (2) и частота аллеля недостаточности глucose-6-фосфатдегидрогеназы (1) в ряду поселков центральной Сардинии. Закономерность географической изменчивости обоих признаков связана с адаптацией к малярии, которая распространена в долинах и практически отсутствует в горах (Livingstone, 1969)

Холдейна»). Скорости становятся более приемлемыми, если предположить, что интересующие нас признаки наследуются вместе, т.е. сцеплены.

При описании признаков мы упоминали о значительном полиморфизме человечества по цвету кожи. Значительна и политипия по этому признаку. С давних времен цвет кожи служил важным показателем происхождения многорасовых и полиэтнических сообществ (Индия, современные Южная и Центральная Америка) и во многих обществах мог влиять на социальное положение. Отсюда и постоянный интерес не только ученых, но и неспециалистов к причинам полиморфизма по этому признаку.

Значительное совпадение карты мирового распределения интенсивности пигментации кожи и солнечной инсоляции давно навели на мысль о связи этих двух показателей (рис. 126). Разработана довольно стройная рабочая гипотеза, объясняющая эту взаимосвязь, но полностью доказанной ее считать нельзя. Суть ее заключается в следующем. Меланин защищает организм от ультрафиолетового излучения, но темная кожа сильнее нагревается инфракрасной частью спектра. В высоких широтах при слабой инсоляции «выгодно» иметь светлую кожу, так как определенное количество ультрафиолета необходимо для образования витамина D₂. Недостаток витамина приводит к тяжелым поражениям костной системы (рахит), снижается жизнеспособность и особенно фертильность у женщин вследствие костных патологий тазовых костей. Темная кожа имеет преимущества в местностях со значительным количеством солнечных дней и большим перепадом температур в течение суток (саванны и пустыни тропической и субтропической областей), так как она лучше способна воспринимать тепловые лучи в инфракрасной части спектра от нагретых за день окружающих предметов.

Однако на теплообмен организма человека влияет не только цвет кожи. Важное значение имеет отношение веса тела к его поверхности. Показано, что у населения высоких широт и умеренного пояса этот индекс выше, чем у населения с жарким климатом. Это соотношение во многом зависит от пропорций тела: наибольший индекс имеют люди

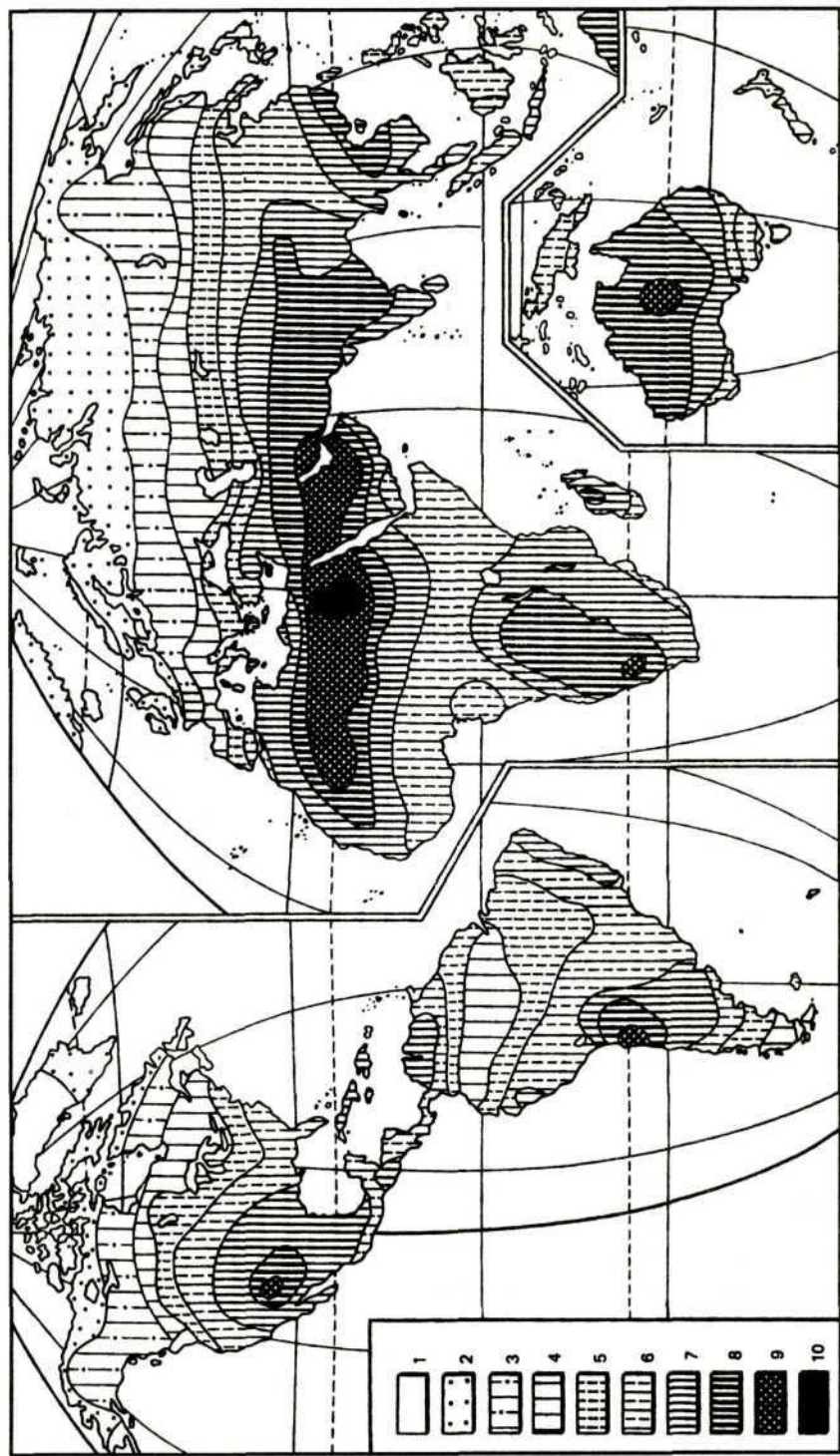


Рис. 126. Количество солнечной радиации, достигающей земной поверхности, выраженное в килограмм-калориях тепла на квадратный сантиметр. 1 — менее 70; 2 — 70–80; 3 — 80–100; 4 — 100–120; 5 — 120–140; 6 — 140–160; 7 — 160–180; 8 — 180–200; 9 — 200–220; 10 — свыше 220 (Сооп, 1955)

небольшого роста с длинным и крупным корпусом и короткими конечностями, наименьший — с небольшим корпусом и длинными тонкими конечностями. В механизме регулирования теплообмена следует отметить особую роль капиллярного кровообращения, потоотделения, процессов регуляции физической активности. Естественно, что для человека большое значение будут иметь и его социальные особенности: одежда, жилище и др.

Если принять во внимание все многообразие взаимодействий организма с окружающей средой (табл. 25, 26), то становятся ясными его неоднозначные результаты и понятны исключения из, казалось бы, ясных закономерностей. Бушмены, живущие в пустыне Калахари, — самые светлокожие из негроидных африканских групп. Пигмеи с их темной кожей, малыми тотальными размерами, брахиморфным телосложением, сильным потоотделением и высоким основным обменом — жители тропического леса, где лишь один процент солнечной радиации достигает поверхности земли.

Достаточно часто делались попытки рассматривать в качестве адаптивных факторов цвет и форму волос. Здесь также в первую очередь рассматривался теплообмен головы как ведущий фактор. На область головы приходится примерно 20% энергообмена всего тела. С формальных позиций светлые волосы отражают больше света, чем темные, они должны были бы иметь преимущество в районах со значительной инсоляцией как защита головы от перегрева. Предполагается, что терморегуляции головы хорошо соответствуют курчавые волосы — за счет воздуха между прядями и прямые, округлые в сечении, с большим медуллярным каналом — за счет воздуха внутри волоса (как у северного оленя).

Исключений из этих механистических моделей много, а решающих экспериментов не проведено. Так же обстоит дело и с цветом глаз. Ввиду того что светлые глаза пропускают больше света (как бы обладают большей

Таблица 25

Население Земли по климатическим зонам
(по Staszewski: цит. по Clarke, 1971)

Тип климата	Площадь, %	Население, %	Средняя плотность на 1 км ²
Тропический, дождливый	8,1	8,0	18,4
Саванна	13,8	10,7	14,4
Степь	15,6	6,7	7,9
Пустыня	13,2	1,4	1,9
Теплый, сухая зима	8,4	27,6	61,1
Теплый, сухое лето	2,0	4,4	41,1
Прохладный умеренный	6,5	20,7	60,3
Континентальный, холодная зима	18,1	14,5	15,0
Континентальный холодный, сухая зима	5,4	5,7	18,8
Тундра, полярные районы, Тибет	8,9	0,3	—

Население Земли в различных зонах обитания (James: цит. по Clarke, 1971)

Местообитание	Площадь, %	Население, %
Сухие земли	18	6
Тропические леса	10	28
Тропические лесостепи и саванны	17	5
Средиземноморские лесостепи	1	5
Среднеширотные смешанные леса	7	42
Среднеширотные степи	9	7
Таяжные леса	10	ничтожное
Полярные области	16	ничтожное
Горные районы	12	7
	100	100

светосилой), считается, что «выгодно» быть светлоглазым в условиях малой освещенности, например в атмосфере с пониженной прозрачностью: в сумерках, в тумане и др. Эти условия характерны для зон умеренного и морского климатов. Такими же были и условия в приледниковой зоне в верхнем палеолите, но и здесь нет решающих экспериментов. Лучше доказана обратная ситуация: сильно пигментированные глаза защищают сетчатку от запредельного воздействия света.

В отношении многих других признаков внешности делались самые различные предположения об их функциональной значимости для организма. За редким исключением, это не более чем оригинальные гипотезы, практически не проверенные экспериментально. При этом надо иметь в виду важное правило систематики, на которое указывал еще Ч. Дарвин: признаки, важные для классификации, как правило, имеют очень незначительное функциональное значение. Поэтому, несмотря на всю привлекательность гипотез о расообразовании как об адапционном процессе, они требуют более фундаментального подтверждения, чем те, которыми мы располагаем на сегодняшний день.

При рассмотрении явления адаптации следует отделять его от процессов акклиматизации и акклимации. Под этими последними понимаются краткосрочные и обратимые морфофизиологические изменения. Например, если рассматривать цвет кожи как приспособительный признак, то светлую кожу можно считать адаптацией в климатической зоне с малой инсоляцией. Первые явления загара в период 2-10 дней будут акклимацией, а стабильный загар после 2-3 месяцев — акклиматизацией. Эти изменения происходят в пределах нормы реакции. Адаптация же — изменение самой нормы реакции и, как правило, наследственное. Например, плохая акклиматизация у рыжеволосых к загару (акклимационный ожог есть, а загара нет) — это явно очень узкая норма реакции. Отсюда вытекает второй аспект адаптации. Способность хорошо загорать у светлокожих индивидов, т.е. обладание широкой нормой реакции можно рассматривать как адаптацию.

Адаптацию как состояние можно рассматривать как стабильность (устойчивость). Стабильные системы, выведенные из состояния равновесия и предоставленные сами себе, возвращаются в него. Стабильность как «...свойство принадлежит всей системе и не может быть приписано какой-либо ее части», т.е. это эмерджентное свойство (Эшби, 1962). Р. Эшби определяет поведение как адаптивное, если оно *удерживает существенные переменные в физиологических пределах*. Если перейти с индивидуального физиологического уровня на популяционный, то популяцию в состоянии адаптации можно определить как *сохраняющую свои существенные переменные в демографических пределах*. Этими существенными переменными, напомним, являются: численность популяции, половозрастной состав, рождаемость и смертность.

Для демонстрации всей сложности ситуации с проблемой адаптации приведем две оригинальные работы, которые лежат как бы несколько в стороне от стандартных адапционистских объяснений.

Первая была выполнена английскими исследователями Масоном и Якобом. Они изучали изменчивость показателей основного обмена у европейцев и индусов, которые периодически проживали либо в Индии, либо в Англии. Выяснилось, что часть людей хорошо акклиматизируется (под этим понимали изменения основного обмена в соответствии со стандартом для зоны) и восстанавливает старый уровень обмена при возвращении в исходную зону. При этом тип адаптационного ответа не был связан с возрастом, полом и размерами тела, но оказался скоррелированным с этносом, отражая достоверную связь с этнической принадлежностью. У европейцев было 57% «адаптеров», у индусов 26%. Авторы предположили, что большее число «адаптеров» в выборке европейцев связано с сезонной контрастностью климата в умеренной зоне, которой нет в тропиках. Иными словами, по самому свойству «адаптация — акклиматизация» есть внутривнутрипопуляционный полиморфизм, а по относительно количеству «адаптеров» — межпопуляционная политипия.

Вторая работа была выполнена Л. К. Гудковой. Она изучала уровни биохимических показателей крови (общий белок, белковые фракции, холестерин, сахар крови и т.д.) в различных популяциях коренного населения Средней Азии. На первый взгляд, ее результаты представляются парадоксальными. Независимо от расположения популяции (пустыня, среднегорье, оазис и т.д.), ее этнической принадлежности и антропологического типа (европеоиды и группы смешанного европеоидно-монголоидного происхождения) средние величины уровней биохимических показателей оказались практически идентичными. Различными были коэффициенты вариации признаков. Они были повышены, особенно в глобулинах, в группах, которые в момент обследования находились в стрессовом режиме по температурному фактору. Это можно рассматривать как своеобразную аналогию адаптационного синдрома по Г. Селье, но на уровне популяции. Сходство же средних величин вероятнее всего объясняется тем, что все обследованные популяции длительное время проживают в своих экологических нишах и находятся в устойчивом состоянии, т.е. поддерживают существенные переменные в физиологических пределах, границы которых заданы видовыми характеристиками (Гудкова, 1988).

§ 3. СМЕШЕНИЕ И ГЕННЫЙ ПОТОК КАК ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В антропологии часто возникает проблема, как определить происхождение группы, если частоты признаков и их сочетания в популяции не дают возможности классифицировать ее в принятой системе. О части таких групп можно довольно уверенно сказать, что они занимают промежуточное положение по отношению к каким-либо ясно определенным вариантам. Другие занимают «особое» положение, т.е. сочетание признаков не позволяет считать их промежуточными. «Промежуточные» группы можно подразделить на два типа. В одном группа по *рассматриваемым признакам* действительно занимает промежуточное положение. Например, большая часть населения имеет волнистые волосы (промежуточные между курчавыми и прямыми), смуглые оттенки кожи (промежуточные между темными и светлыми), смешанные оттенки цвета глаз и т.д. Во втором случае эта промежуточность скорее мнимая, результат усреднения достаточно различающихся вариантов. В антропологии часто принято говорить о биологическом и механическом смешении. Если идет смешение двух разных антропологических типов, то в первом поколении (поколении родителей) группа будет механической смесью, а в последующих — биологической, так как индивиды будут нести в своих генотипах хромосомы обоих генофондов. При этом частоты аллелей в *среднем* будут одинаковы как в первом, так и в последующем поколении при выполнении условий закона Харди-Вайнберга. Частоты *признаков* могут быть другими из-за явлений доминантности, эффекта дозы в гетерозиготах и т.д. Естественно, изменятся и частоты генотипов.

На фенотипическом уровне механическую и биологическую смесь отличают по величинам коэффициентов корреляций между признаками. В механически смешанных группах они, как правило, выше, чем в обычной панмиксирующей популяции. С популяционно-генетической точки зрения будут различия в степени гетерозиготности по *рассматриваемым признакам*.

В обычной ситуации оба данных промежуточных состояния есть две стадии одного процесса — смешения. В реальных условиях этот процесс протекает медленнее из-за нарушения панмиксии (асортативность в браках), и следы механической смеси можно наблюдать еще в течение ряда поколений. Конечно, варианты, фенотипически близкие исходным, могут выщепляться при скрещивании уже смешанных генотипов, но повторение исходного фенотипа полностью наблюдается достаточно редко.

Хорошим примером эволюционного хода событий при смешении является образование южносибирского антропологического типа (рис. 127). На рубеже II—I тысячелетия до н.э. территория евразийских степей от Днепра до верховьев Енисея была заселена популяциями с европеоидным антропологическим типом. Примерно с середины I тысячелетия до н.э. в краниологических сериях этого населения начинают появляться отдельные черепа с ясно выраженными монголоидными особенностями (стадия механической смеси). На рубеже новой эры в большинстве краниологических серий более половины черепов несут следы европеоидно-монголоидного смешения, но встречаются еще черепа без малейших следов

смешения. К раннему средневековью практически все население данной зоны стало смешанным, но при значительной вариабельности в проявлениях особенностей исходных вариантов у отдельных индивидов в чистом виде они не встречаются (по крайней мере, в пределах ошибки методов). Такая же ситуация сохранилась и в современном населении. Весь процесс занял около 1000 лет, или 50 поколений из расчета 20 лет на поколение. Монголоидные особенности в этом населении преобладают, так как на протяжении последних полутора тысяч лет направление генного потока шло из монголоидных групп более восточных районов, но наличие значительного процента смешанных оттенков глаз, ослабленность монголоидных особенностей в области глаз, некоторое усиление третичного волосяного покрова и другие особенности, в том числе и наличие *Rh*-отрицательных индивидов, свидетельствуют о былом смешении.

Теперь предположим, что мы не обладаем антропологическими данными о предыстории современного населения южносибирского антропологического типа. В этом случае возникли бы альтернативные смешению гипотезы. Первая заключалась бы в том, что европеоидные черты в данном населении возникли за счет распространения нескольких мутаций, произошедших внутри этой группы без европеоидного влияния. Вторая гипотеза обосновывала своеобразие морфологии сохранением в данной группе популяций древних, «недифференцированных» особенностей периода формирования современных расовых комплексов. Сторонники третьей гипотезы утверждали бы, что «псевдоевропеоидные» особенности возникли благодаря отбору и адаптации в условиях приледниковой зоны, в верхнем палеолите. Подобные или близкие гипотезы существуют по поводу значительного числа популяций и антропологических типов. Можно назвать саамов Кольского полуострова, группы населения, принадлежащие уральскому антропологическому типу, многие группы Восточной Африки, Южной Индии и др.

Слабость мутационной гипотезы в том, что мутации случайны, вероятность их закрепления в популяции мала. Для селективно нейтральной мутации среднее время фиксации в популяции (т.е. достижения частоты 100%) равно $4N_c$ поколений. Для принятых в предыдущей главе численностей популяции в 400–600 человек N_c будет равно примерно 130–200 человек, что соответствует примерно 500–800 поколениям, или периоду 10 000–16 000 лет. Правда, для достижения средних частот нужно меньше времени, но здесь вступает другой фактор — малая вероятность закрепления именно «псевдоевропеоидной» комбинации генов (везде речь идет о популяционных характеристиках). Процесс может быть ускорен, если возникшие мутации имеют селективное преимущество, но если преимущество незначительное, то это слабо влияет на скорость процесса замены в локусе старого аллеля на мутантный. Если это преимущество велико (что считается крайне маловероятным событием), то мы возвращаемся к дилемме Холдейна об одновременной адаптивной эволюции по нескольким локусам. При отсутствии достаточных экспериментальных данных об адаптивности большинства признаков внешности мы остаемся перед дилеммой: либо рассматривать пару «смешанный — недифференцированный», либо сделать предположение о наследовании расовых признаков одним

супергеном. Интересно, что такую возможность считал наиболее вероятной Я. Чекановский. Сам ход мышления можно считать полностью типологическим! Как правило, этот путь отвергается на том основании, что большинство расовых признаков связано между собой незначительными внутригрупповыми корреляциями. Для классифицирования подбирают признаки некоррелированные, но это еще не означает, что они не сцеплены (см.: Ли, 1978). Рекомбинационный процесс может быть полностью подавлен наличием инверсии, и целый участок хромосомы может себя вести как неделимая единица.

Обычно рассматривается первая дуаль — «смешанный — недифференцированный». Выбор делается на основании географического положения группы, внутригрупповых корреляций, исторических и археологических источников, лингвистической принадлежности и т.д. Нахождение группы в зоне контакта предполагаемых исходных для нее типов и обычное направление корреляционных связей между признаками трактуется в пользу смешанного происхождения. Обратное положение рассматривается как возможность сохранения древних особенностей.

При отсутствии достаточных палеоантропологических сведений на выбор объяснения оказывают влияние взгляды исследователя на общий ход дифференциации современного человека (моно- и полицентризм, принятие даты образования основных расовых комплексов, признание адаптивности расовых признаков или их селективной нейтральности) и на частоты признаков, не входящих в классический набор, но имеющих ясные географические градиенты в своем распределении. К ним относятся некоторые группы крови (в примере с южносибирской расой это была система *Rhesus*) или другие признаки внутренней среды (системы *HLA*, *Ap*, *Gm* и т.д.), дерматоглифика и др. Но по мере увеличения числа признаков мы незаметным образом переходим от решения одной проблемы — происхождения *антропологического типа*, к другой — происхождению конкретной популяции или системы популяций.

На настоящий момент в мире насчитываются многие сотни популяций смешанного происхождения между значительно различающимися антропологическими типами. Популяции, возникшие при смешении близких антропологических вариантов, мы рассматривать не будем, так как громадное большинство ныне живущих популяций имеют смешанное происхождение, и в этом смысле изучение любой популяции будет изучением смешанной группы. Антропологов в первую очередь интересовали популяции, образовавшиеся при смешении европеоидов, негроидов и монголоидов или некоторых других ясно различимых морфотипов (австралийские аборигены, пигмеи и т.д.).

С некоторой условностью эти работы можно разделить на изучение гибридов первого поколения и последующих. С генетической точки зрения фенотипические особенности гибридов первого поколения обусловлены внутрилуксным взаимодействием. В последующих поколениях все большее значение приобретает межлуксное взаимодействие.

Первое, что выяснилось в результате этих работ: плодовитость в браках даже отдаленных друг от друга популяций не снижается. Одинаково плодовиты браки темнопигментированных экваториальных индивидов с

эскимосами и североевропейцами, французов и вьетнамцев, голландцев и веддов, англичан и дравидийцев, русских и ительменов, немцев и бушменов, пигмеев и бантоидов и т.д. Есть большие группы населения, которые представляют собой трехрасовых гибридов. Их особенно много в Центральной и Южной Америке. Нормальная способность к воспроизведению потомства у людей в межрасовых браках является основным аргументом видового единства современного человечества. Потомство от таких браков не имеет каких-либо дисгармонических физических черт. В двух широко-масштабных исследованиях на Гавайях и в Бразилии было показано, что некоторое повышение гетерозиготности в смешанных группах не оказывает никакого влияния на соотношение полов, вес новорожденных, частоту рождаемости монозиготных близнецов, мертворождаемость, детскую смертность и частоту различных врожденных генетических аномалий. Результаты этих и других работ косвенно показали, что частота многих аномалий скорее всего является мутационным, а не сегрегационным грузом. В связи с этими результатами неудивительно, что примерно каждый десятый человек современности несет в своем генотипе гены из генофондов по крайней мере двух больших рас.

Значительная часть данных по типу наследования основных расовых признаков была получена при изучении смешанных групп (гл. 11). Индивидуальная комбинаторика признаков в смешанных группах ясно показала их независимость при расщеплении. У гибридов наблюдаются самые «причудливые» с точки зрения обыденных стереотипов сочетания признаков больших рас. Этот результат серьезно ставит под сомнение предположения Я. Чекановского и всю типологическую концепцию. Здесь необходимо точно оговориться, что мы не отрицаем возможности возникновения супергена по тому или иному комплексу признаков, применяемых в систематике, но это событие, видимо, не частое.

Работы по смешанным группам населения не подтвердили еще двух широко распространенных стереотипных мнений об обязательной промежуточности смешанных групп и о гетерозисных явлениях (так называемая «гибридная сила»). Результат смешения в значительной степени зависит от конкретной истории рассматриваемой группы, структуры брачных связей, особенностей рекомбинационного процесса в каждом конкретном случае и т.д. Это не означает, что процесс смешения хаотичен по своим результатам. Очень часто многие признаки в смешанных группах занимают промежуточное положение, но в комплексах признаков с независимым наследованием среднее положение нескольких признаков не ведет с обязательностью к такому же положению очередного изучаемого признака.

Интересны результаты изучения динамики развития детей в смешанных популяциях в сравнении с контрольными. Общий ход развития не имеет отличий от несмешанных групп. Если взрослые данной популяции занимают промежуточное положение по какому-либо признаку то, как правило, и дети этой популяции также занимают положение между детьми исходных групп. Но бывает и так, что в ранних возрастах смешанная группа ближе к одной из исходных, а в старших — к другой (рис. 128, 129). Сложность этих исследований заключается в разном социальном положении сравниваемых групп. Полной ясности тут нет.

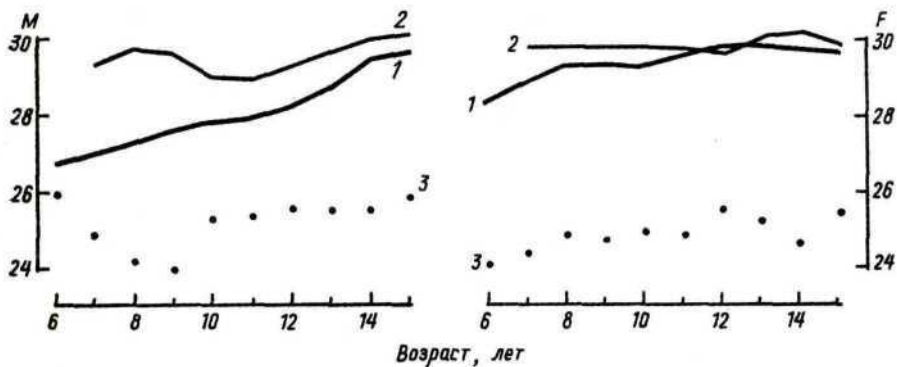


Рис. 128. Возрастные изменения отношения ширины носа к скуловой ширине у метисов негров с японцами (1), американских негров (2) и японцев (3). Слева — мужчины, справа — женщины (Hoshi, 1973)

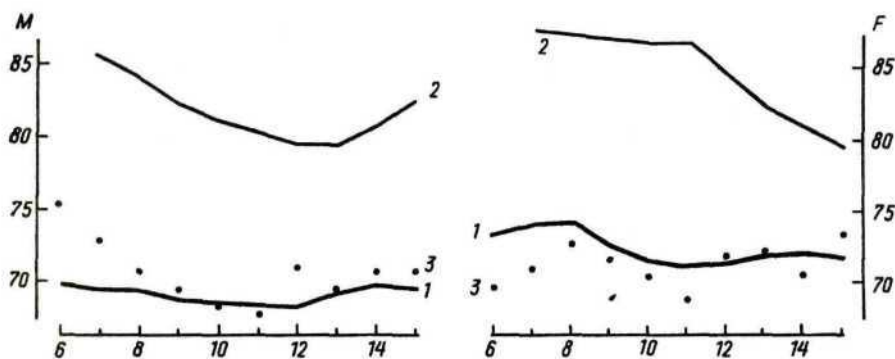


Рис. 129. Возрастные изменения носового указателя в тех же группах, что и на рис. 128 (Hoshi, 1973)

Нельзя не упомянуть еще об одном типе исследований. Это так называемые расчеты доли примеси (или участия) исходных групп в смешанной. Расчеты эти, как правило, делаются по дискретным признакам с точно известной наследственностью. Обычно это различные группы крови, белки и ферменты, а также системы *HLA* и *Gm*. Есть система подобного расчета и для цвета кожи. В основе данных расчетов лежит предположение, что частота гена в смешанной группе пропорциональна вкладу исходных групп. Для того чтобы избежать ошибок выборки, выбирают локусы с сильно различающимися частотами аллелей в исходных группах и результаты по разным локусам усредняют.

Основная формула следующая:

$$(1 - m)^k = \frac{q_k - Q}{q_0 - Q},$$

где q_0 и Q — частоты генов в исходных популяциях, q_k — частота гена в смешанной популяции, m — доля генов в смешанной популяции из популяции с частотой q_0 , k — число поколений.

Существуют и более сложные методы расчета смешения и генного потока. Во-первых, это оценки, разработанные для многих локусов и более чем для двух исходных популяций, с получением обобщенного значения показателя m . Это метод наименьших квадратов (Roberts, Hiorns, 1965) и метод максимального правдоподобия (Krieger et al., 1963). Различные методы сравнивались между собой Р. Элстоном (Elston, 1971) и некоторые были им модифицированы. Как правило, различия в оценках невелики. Во всяком случае, различия в обобщенных показателях по нескольким локусам между разными методами значительно меньше, чем различия в показателях m по отдельным локусам. В методическом отношении важной была работа Т. Рида (Reed, 1969, 1973), который показал, что для большей достоверности оценок m необходимо подбирать локусы с максимально различающимися частотами аллелей между родительскими популяциями. Рид рекомендовал проверку однородности оценок m по отдельным локусам, а также отбор локусов с наименьшей стандартной ошибкой. Он обращает внимание и на то, что среднее значение m (\bar{m}) желательно рассчитывать через взвешивание (умножение) m отдельных локусов на их пропорцию в общей информации и только после этого их суммировать (так как информация есть сумма всех таких обратных значений, полученных от каждой оценки генного потока). Формула дисперсии следующая:

$$s_m^2 = \frac{1}{(P_A - P_B)^2} [s_{P_A}^2 + m^2 s_{P_B}^2 + (1 - m)^2 s_{P_m}^2];$$

$s_{P_A}^2, s_{P_B}^2, s_{P_m}^2$ можно взять как обычные выборочные дисперсии. Из формулы хорошо видна важность $P_A - P_B$. Среднее значение m по многим диаллельным локусам рассчитывается как взвешенная средняя:

$$M = \sum Wm / \sum W, \text{ где } W = 1/s_m^2.$$

Гетерогенность оценок m по k -локусам можно примерно рассчитать из

$$\chi_{(k-1)}^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(M_i - M)^2}{s_m^2}.$$

Так как m можно рассматривать как поток генов в поколении, то, если знать дату начала смешения, можно рассчитать среднюю скорость в поколении. Расчеты этого показателя для смешанных групп США, Бразилии, Мексики, Камчатки дают очень близкие цифры: от 2 до 5%.

Скорость потока генов между соседними популяциями в группах охотников-собираателей, как мы отмечали в предыдущей главе, также близка к 5%. Видимо, эта величина характерна для человека современного вида при обычных обстоятельствах обмена генетическим фондом.

При рассмотрении антропологических проблем удобнее различать ситуацию, когда в результате смешения двух групп возникает третья — смешанная, и ситуацию, когда одностороннее или двустороннее проникновение генов (а точнее хромосом) создает промежуточные наборы генотипов, но собственно самостоятельного смешанного генофонда не возникает.

Термин «генный поток» лучше применять во втором случае (рис. 130). Это, казалось бы, чисто количественное различие, тем не менее, имеет важные последствия. При низкой интенсивности генного обмена (1—2%) возрастает вероятность случайной утери привнесенного нового аллеля в последовательном ряду поколений. Мы уже писали о некоторой аналогии генного потока и мутационного процесса. То же самое можно сказать и о передаче определенного гена по географической цепочке популяций. Рекомбинационный процесс может привести к ситуации, когда какой-то определенный ген может проникнуть по цепочке популяций очень далеко от своей исходной популяции, но в комбинации с совершенно другими аллелями из других локусов данной хромосомы. В этом случае такой «одиноким путешественник» может быть принят за параллельную мутацию в данном локусе. Для выбора между гипотезами необходимо провести поиск других признаков исходной популяции — донора (или промежуточных популяций), так как вероятность мутационного происхождения нескольких сходных аллелей в разных популяциях будет достаточно мала. Безусловно, что в пользу миграционного происхождения будет говорить и наличие клинальной изменчивости.

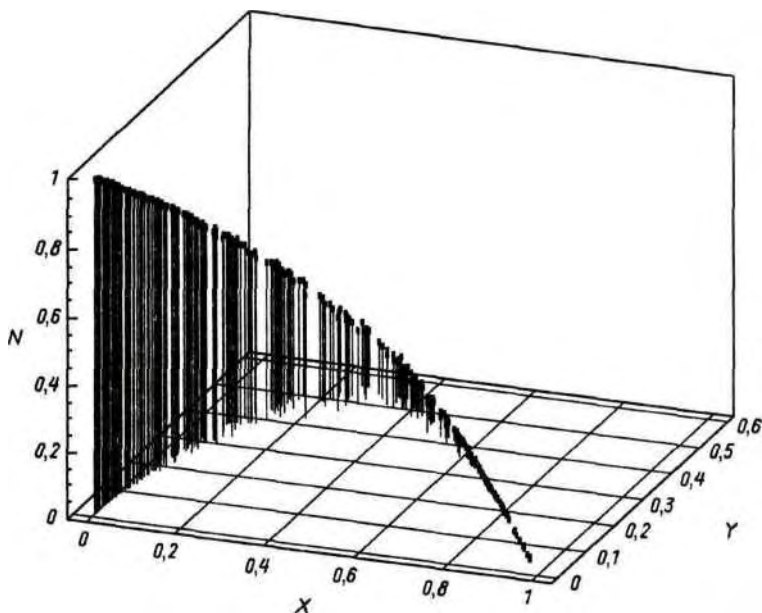


Рис. 130. Генный поток в Северной Евразии.

Представлены результаты дискриминантного анализа примерно 400 черепов V—II тыс. лет до н. э. по признакам горизонтальной уплощенности лица. Все множество было предварительно разделено на три географические зоны: 1 — Восточная Европа и Средняя Азия, 2 — Урал, Западная Сибирь и Алтае-Саянское нагорье, 3 — Байкальский регион. По результатам дискриминантного анализа каждый череп получил вероятностные оценки своей принадлежности к одной из зон (так называемые апостериорные вероятности). Правый нижний угол — максимальные вероятности — принадлежат к 1-й зоне, левый дальний нижний угол — ко 2-й зоне, левый ближний верхний угол — к 3-й зоне. Хорошо видно, что для территории Северной Евразии уже в древности был характерен достаточно плавный и постепенный географический градиент (клина) по изменению признаков уплощенности лица в направлении восток-запад

Вышеизложенное приводит к выводу, что должны существовать некие пороговые значения коэффициента миграции, ниже которых последствия генного потока не фиксируются. Судя по приведенным выше экспериментальным значениям m , этот порог, скорее всего, должен иметь значения ниже 1%.

§ 4. ИЗОЛЯЦИЯ И ПОЛИТИПИЯ

Неоднократно в истории человечества популяции и группы популяций оказывались в полной изоляции от остального мира. Мы рассмотрим только биологический аспект изоляции — отсутствие генного потока и миграций извне. С этой точки зрения безразлична причина изоляции. Горный хребет и религиозная нетерпимость могут быть одинаково эффективны. Например, парсы Бомбея (по происхождению иранцы-персы), исповедующие зооастризм, не менее строго изолированы в течение многих сотен лет от своих соседей — индуистов и мусульман, чем коренное население Австралии в течение тысячелетий от остального человечества.

Изоляция часто рассматривается как важный, а иногда и единственный фактор политипии популяций. Интенсивность воздействия изоляции на межгрупповую изменчивость прямо пропорциональна времени и обратно пропорциональна численности популяции. Первое обусловлено постоянством частоты мутаций, их случайностью и малой вероятностью закрепления в популяции мутантной формы аллеля, если его не поддерживает отбор. В силу этого изоляты большой численности дивергируют медленно. В малых изолятах генетический дрейф может способствовать быстрому изменению генофонда за счет случайного закрепления одних аллелей и потери других.

Одним из последствий малочисленности популяций является инбридинг, т.е. увеличение вероятности браков между близкими родственниками. Обычно он приводит к росту гомозиготности. Так как многие наследственные дефекты рецессивны, то увеличивается вероятность фенотипических отклонений от нормы. Все это может приводить к увеличению числа людей с контрастными фенотипами и к уменьшению генетического разнообразия (за счет потери аллелей), снижению гетерозиготности и общего фенотипического разнообразия. В известной степени изоляцию можно уподобить центрифугированию, в которой скорость фракционирования пропорциональна инбридингу.

Следует подчеркнуть, что в отсутствие «вредных» аллелей сам факт увеличения гомозиготности, видимо, не наносит заметного ущерба популяции. Существует также мнение, что при некоторых обстоятельствах (например, при пониженной жизнеспособности гетерозигот и отсутствии воспроизводства у одной из гомозигот) инбридинг будет снижать частоту неблагоприятного аллеля.

Ранее мы отмечали, что *Homo sapiens* в течение длительного периода состоял преимущественно из небольших по численности популяций. Несомненно, некоторые из них могли выпадать из системы генного обмена, т.е. становились изолятами. Время изоляции могло быть большим. Например,

для населения Австралии и обеих Америк практическое отсутствие генного обмена с Евразией длилось тысячелетиями. В таком же положении оказывались и некоторые окраинные группы Старого Света. Климатогеографические предпосылки для этого были.

Косвенным подтверждением роли изоляции и сопряженных с нею случайных процессов в создании политипии является значительное сходство филогенетических «деревьев» традиционных классификаций с современными нумерическими классификациями, в большинстве которых делается предположение о ведущей роли генетического дрейфа.

Есть еще одна особенность изоляции как фактора эволюции. В изолятах могут длительное время сохраняться реликтовые формы. Правда, длительное существование малочисленного изолята — событие маловероятное. Случайная гибель нескольких особей может фатально нарушить демографическую структуру, и популяция вымрет. Можно полагать, что это неоднократно происходило в истории человечества. К такому же результату приводит уменьшение генетической изменчивости, приводящее к сужению нормы реакции, а соответственно, и адаптационных способностей индивидов и популяций.

ЭТНИЧЕСКАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

Под этнической антропологией обычно понимается описание антропологических особенностей этносов. Во многих случаях антропологические данные содержат важную (а иногда и решающую) информацию о путях формирования того или иного этноса — об *этногенезе*. В данной области знаний о человеке антропология выступает совместно с историей, этнографией и лингвистикой. Как уже говорилось выше, этнос определяется самосознанием, языком, самоназванием и некоторыми поведенческими характеристиками. Ввиду этого объект исследования для антрополога определяют историки, этнографы и лингвисты.

Широко распространено мнение о существовании причинной связи особенностей внешности с принадлежностью к тому или иному народу, т. е. каждый народ имеет свой особый антропологический тип как неотъемлемую часть своей характеристики. Это мнение ошибочно вот по каким общим соображениям и фактам.

Даже самые подробные антропологические классификации населения Земли не превышают 200 морфологических вариантов. Количество же этносов значительно больше: около 2000. Отсюда вывод: многие этносы имеют очень сходный антропологический состав.

Если отвлечься от типологической системы описания разнообразия человечества, то клины постепенных изменений частот самых разнообразных признаков будут пересекать этнические границы, практически не «замечая» их.

С другой стороны, большинство современных этносов, как правило, политипично по антропологическому составу. Более того, в результате постоянно идущих процессов смешения физический тип многих этносов с трудом поддается описанию в рамках действующих типологических схем.

Правомерно интересоваться принадлежностью индивида к тому или иному антропологическому типу (индивидуальная типология) либо антропологической характеристикой того или иного этноса. Индивидуальная типология на уровне антропологических типов, которые по своей различимости соответствуют пандиакритическому и макродиакритическому уровню, может быть вполне успешной. На более низких уровнях различимости индивидуальная типология ненадежна и во многом связана с индивидуальным искусством классификатора. Антропологическую характеристику этноса в силу ненадежности индивидуальной типологии лучше представить через средние величины измерительных признаков и частоты качественных признаков или другие статистические параметры, характеризующие изменчивость. Эти параметры более надежны и допускают возможность сравнения антропологических характеристик этносов с помощью стандартных математических методов.

Несмотря на все вышесказанное, может возникать связь (соответствие) между антропологическими характеристиками и определенными этносами или этноопределителями. Например, существуют антропологические типы пан- и макродиакритического уровня, которые в настоящее время приурочены к одному этносу или небольшому числу близкородственных этносов (курильская раса и айны, лапоноидная раса и саамы и т.д.). Это, как правило, те случаи, когда группа людей может быть определена одновременно и как популяционная система (вплоть до единичной популяции), и как раса, и как этнос. Скорее всего их нужно рассматривать как популяционные реликты исчезающих расовых генофондов.

Наблюдается определенное соответствие между крупными лингвистическими подразделениями человечества и антропологическими типами. Например, большинство европеоидов говорит на языках индоевропейской и семито-хамитских семей, а основная часть современных монголоидов — на языках китайско-тибетской семьи (см. табл. 19). Мера различий между языками может до известной степени служить оценкой времени независимого изолированного развития групп, а сам языковой барьер может быть фактором, ограничивающим вероятность вступления в брак и соответственно генный поток между популяциями.

Интересно, что по крайней мере некоторые группы смешанного происхождения вырабатывают новый язык, который по своему строю также может рассматриваться как смешанный (примером могут быть многие так называемые «креольские» языки).

Конечно, полных аналогий между биологическими и *глоттогоническими* процессами нет, но важно сознавать, что язык как один из основных признаков этноса может способствовать консолидации вновь возникшей популяции и выделению ее генофонда в относительно замкнутую систему.

Для понимания методических основ этнической антропологии полезно рассмотреть несколько конкретных работ.

В отечественной и зарубежной антропологии выполнено очень много исследований по этнической антропологии. Обширная сводка по зарубежным работам до второй мировой войны приведена в монографии К. С. Куна «Расы Европы» (Сооп, 1939). После войны интерес к этнической антропологии у зарубежных исследователей несколько ослабел, но в многонациональном СССР данное направление антропологических исследований продолжалось достаточно интенсивно. Даже простое перечисление монографий и сборников работ дает хорошее представление о масштабе исследований: «Происхождение и этническая история русского народа по антропологическим данным» (сборник под редакцией В. В. Бунака, 1965); «Происхождение народов Восточной Европы» (Алексеев, 1969); «Этногенез восточных славян» (Алексеева, 1973); «Этническая антропология и проблемы этногенеза народов Дальнего Востока» (Левин, 1958); «Этническая антропология Японии» (Левин, 1971); «Этническая антропология Восточной Прибалтики» (Битов, Марк, Чебоксаров, 1959); «Алтай-Саянские тюрки» (Ярхо, 1947); «Расогенетические процессы в этнической истории» (сборник работ, 1974); «Этническая антропология Китая» (Чебоксаров, 1982); «Антропологические исследования в Камчатской

области» (Дебеч, 1951); «Этническая одонтология» (Зубов, 1973); «Этническая краниоскопия» (Козинцев, 1988); серия статей под общим заглавием «Генетика и этногенез» в журнале «Вопросы антропологии» (Рычков, Яшук, 1980, 1983, 1985 и др.) и многие другие.

Чаще всего исследователи придерживаются вполне определенного плана построения работы и сходных методических приемов. Рассмотрим с этой точки зрения известную работу Г. Ф. Дебеча «Селькупы (антропологический очерк)» (1947).

Селькупы представляют собой довольно малочисленный этнос (около 6000 человек на момент их обследования Г. Ф. Дебечем в 1939 и 1941 гг.), проживающий двумя анклавами по притоку Оби — Нарыну и по притоку Енисея — Тазу. Во «Введении» Г. Ф. Дебеч приводит все этнонимы данного народа, географическую локализацию, оценку величины брачных связей с соседними народами, историю изучения народа и некоторые выводы предшествующих исследователей. В разделе «Материалы» он приводит пункты исследований, число обследованных и их фамилии (как поясняет Г. Ф. Дебеч, «... у народов этой области фамилия является указанием на родовую принадлежность, а иногда и на этническое происхождение родоначальника»). За этим разделом следует «Суммарная антропологическая характеристика селькупов» по описательным и измерительным признакам головы и по длине тела, и это описание сделано в сравнительном плане по европеоидно-монголоидной шкале, что связано с положением селькупов в зоне контакта этих рас. В результате констатируется смешанность антропологического типа селькупов. Следующим шагом автор выделяет внутри этноса антропологические варианты с помощью географического и родоплеменного анализов. При этом Г. Ф. Дебеч сравнивает эмпирические и теоретически ожидаемые частоты комбинаций отдельных признаков на фоне их межгрупповой корреляции на севере Евразии и выделяет три комбинации признаков (он называет их типами): «умеренно монголоидную», «более монголоидную» и «обнаруживающую европеоидные черты». В следующих двух разделах приводится антропологическая характеристика сопредельных народов и дается их сравнение с селькупам. При этом особое внимание обращается на сравнимость данных разных авторов по описательным признакам и на критерии выбора признаков для сравнения этносов («Критерием для выбора признаков являются общие направления дифференциации расовых признаков» — с. 121). Общий вывод изданного анализа: «... селькупы антропологически стоят ближе всего к обским уграм», они различаются лишь разной концентрацией общих антропологических компонентов. Таким образом, первая задача анализа получила свое решение.

В следующем разделе анализируется вопрос о светлопигментированном компоненте в составе селькупов. При этом расширяется географический регион (вся Западная Сибирь) и рассматриваются три гипотезы: а) древнее смешение, при котором источником европеоидной примеси могло быть население Алтае-Саянского нагорья I тысячелетия до н.э.; б) поздняя русская примесь; в) автохтонное происхождение депигментации. Для решения проблемы рассчитаны коэффициенты межгрупповой ранговой

корреляции основных расоводиагностических признаков. Общая корреляционная матрица показала наличие межгрупповой связи, в силу чего принимается гипотеза метисного происхождения и отвергается автотонная. Анализ генеалогий, архивных документов о смешанных селькупско-русских браках и географического распределения русской примеси, а также депигментация и отсутствие связи последней с увеличением длины тела показали, «что наличие в составе селькупов и соседних народов светлого европеоидного компонента не сводимо исключительно к русской примеси». Анализ палеоантропологических данных и феногеография пигментации в Западной Сибири приводят Г. Ф. Дебеца к выводу об очень большой древности смешения европеоидов и монголоидов на данной территории, при этом он отдает предпочтение западному пути проникновения светлой пигментации перед южным.

После этого автор переходит к вопросу об американоидном компоненте (относительно высокое переносье и пониженная частота эпикантуса) и приходит к выводу, что характер географической изменчивости среди различных групп селькупов и окружающего населения не дает основания подтвердить или опровергнуть его наличие. В то же время собственно монголоидный компонент (вогнутая спинка носа и высокая частота эпикантуса) фиксируется достаточно ясно и сравнительный анализ указывает на его южное (Алтае-Саянское) происхождение (см. рис. 126).

В последнем, IX разделе антропологические данные рассматриваются на фоне этнологических параллелей и отмечается их достаточная согласованность при описании вероятных путей этногенеза селькупов и обских угров.

Кратко этапы работы можно представить себе следующим образом:

- а) описание исследуемого этноса;
- б) описание выборки;
- в) описание антропологических особенностей;
- г) оценка изменчивости выборки и выделение типов;
- д) описание соседних народов и сравнение с ними;
- е) рассмотрение вопроса о возможных исходных компонентах;
- ж) сопоставление данных антропологии с этнологическими гипотезами.

Когда исследуется многочисленный и широко расселенный этнос, анализ приобретает некоторые дополнительные особенности. Рассмотрим этот случай на примере коллективной монографии «Происхождение и этническая история русского народа» (1965). Руководителем работ экспедиции был В. В. Бунак, а руководителем работ на местах — Т. И. Алексева.

Масштаб проделанной работы (17 тысяч обследованных мужчин и женщин в 107 районах РФ) дал возможность авторам применить методы феногеографии и при выделении типов использовать также географические критерии (которые близки к современным популяционным представлениям), а не формально типологические, основанные только на физическом сходстве. Последнее привело к тому, что авторы вместо слова «тип» часто употребляют — «зона», «территория», «группа». Они выделили четыре территории: северо-западную, северо-восточную, юго-восточную и юго-западную, а также 16 зон внутри них. Каждая зона состояла из

нескольких административно-территориальных районов (от трех до восемнадцати). Районы обследования выбирались с учетом исторического прошлого населения, истории заселения, диалектологических и этнографических особенностей. Исследование проводилось не в больших городах, а в близко расположенных к ним селениях с целью избежать миграционного «фона» последних десятилетий.

Антропологические особенности всех четырех территорий имеют ясные географические границы. Например: «*Юго-Восточная территория*. Ее западная граница проходит по Дону и Проне, северная — по Оке и Волге до пределов Мордовской и Чувашской автономных республик. Восточные районы находятся на средней Волге, южные — в верховьях Медведицы, Хопра и Вороны, между городами Саратов и Воронеж» (стр. 158). Внутри территорий антропологическая характеристика зон не дана жестко в типологическом аспекте, а ориентирована опять же на географию, и зоны отличаются друг от друга по разным наборам признаков без предварительного выбора «таксономически ценных». И только после описания областных типов сделан выбор наиболее дифференцированных и однородных для характеристики антропологического состава русского населения по антропологическим комплексам. Выделено семь комплексов: ильменский, валдайский, западный верхневолжский, вологдо-вятский, дон-сурский, средневолжский и верхнеокский (рис. 131). Остальные девять рассматриваются либо как ответвления основных, либо как переходные, либо как недостаточно консолидированные, с преобладанием локальных особенностей. Подобный результат ближе к реальному положению в антропологическом описании русского этноса, нежели традиционная типологическая картина с фиксированным числом физических вариантов одного иерархического уровня. Авторы применили также и другие приемы анализа — сравнение с окружающими народами, поиск исходных компонентов и этнологических параллелей.

Ю. Г. Рычковым и Е. В. Яшук (1980) была рассмотрена проблема воздействия этногенетических (этногонических) процессов на генетическую структуру популяций человека. Они обратили внимание на то, что элементарные менделевские популяции в силу своей малочисленности имеют достаточно короткий исторический срок самостоятельного существования и их генофонд в значительной мере подвержен случайным процессам. В силу этих обстоятельств они лишь в ограниченной степени несут информацию о предыдущих стадиях своей истории. Такое положение соответствует представлениям о том, что эволюция отдельной популяции протекает по типу марковских цепей (более подробно об этом см.: Кулагина, Ляпунов, 1966). О. С. Кулагина и А. А. Ляпунов в результате анализа результатов моделирования эволюционных процессов пришли к выводу, что «... каждое отдельное состояние неустойчиво, совокупность их всех — устойчивая. Возникает представление, что именно эта зона устойчивой неустойчивости благоприятна для эволюционного процесса». Эти идеи созвучны с представлениями Ю. Г. Рычкова о генетической стабильности систем популяций в сравнении с элементарными популяциями. В этом случае система популяций обретает необходимую временную длительность,

а точкой отсчета становятся средние величины и частоты признаков, которые, по мнению авторов, олицетворяют стабильность. Если за систему популяций принять этнический уровень, то анализ меры генетической дивергенции популяций исследуемого этноса будет связан с этапами этногенеза и зависим от них.

Применив для оценки разработанный М. Ней метод генетической характеристики подразделенной популяции и модифицировав его, авторы получили несколько интересных результатов для коренного населения Сибири. При разложении величины общего генетического разнообразия (H_m) на составляющие ее внутривнутрипопуляционную (H_s) и межпопуляционную (D_{st}) компоненты доля последней в общем генном разнообразии оказалась примерно равной 11%, что соответствует обычно получаемым результатам. Однако при разложении этой величины на компоненты выяснилось, что: «... генетическое разнообразие элементарных сибирских популяций лишь на 17% определяется фактором их собственной изолированности, вызывающим случайный дрейф генов и генетическую дифференциацию, в то время как на 70% межпопуляционное разнообразие определяется генетическими различиями между этносами, к которым изоляты принадлежат». Данный количественный результат хорошо показывает, что в регионе «классических изолятов» — Сибири — межгрупповая изменчивость на уровне этносов в четыре раза превышает изменчивость, связанную с действием генетико-автоматических процессов (дрейфа). В другой работе (Рычков, Яшук, 1983) были рассмотрены генетические процессы среди населения Западной Европы. Вклад различных иерархических уровней здесь оказался иным: на межгрупповую изменчивость пришлось лишь около 3% общей изменчивости, треть которой составила межэтническая изменчивость (в контексте анализа она близка по смыслу межпопуляционной для Сибири) и только 7% пришлось на долю межнациональной изменчивости. В этом случае авторы совершенно справедливо отмечают воздействие интеграционных процессов при формировании современных наций Западной Европы, многие из которых представляют собой полиэтнические образования.

Прочитав последний раздел о разнообразии современного человечества, читатель может задаться вопросом: «Значительный полиморфизм и политипия *H. sapiens* — это хорошо или плохо?» Хорошо ли иметь женщине рецессивно-отрицательный фенотип, который повышает вероятность осложнений при беременности, светлую кожу, которая после 2—3 часов пребывания на солнце покрывается ожоговыми волдырями? С точки зрения индивида некоторые признаки явно «плохие» и могут существенно снижать его выживаемость. Но если вдруг срочно понадобится универсальный донор или заметно снизится ультрафиолетовая часть радиации, достигающая поверхности Земли, то все, что было «плохо», станет «хорошо». Полиморфизм и политипия как меры разнообразия отдельной популяции и

систем популяций (подвидов и видов) являются очень часто полезной особенностью биологических объектов и человека в том числе. Разнообразии генофондов обеспечивает выживание сообществ. А. Жакар и Р. Уорд, обсуждая гипотетический генетический «манифест», пишут: «Основная проблема — это увеличение биологического богатства человечества (измеряемое нашим генетическим разнообразием);...сила нашего вида не столько в благоприятных аллелях, одаренных индивидуумах или специфических достижениях общественных систем, а в разнообразии людей и их генов. Сохранение этого разнообразия должно быть основной целью подобного «манифеста». Для успеха дела необходимо будет убедить каждого человека и каждую группу, что «другой человек» богат в той степени, в какой он отличается от них. Это очень трудная задача!»

ЛИТЕРАТУРА

- Ай ала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М., 1984.
- Алексеев В.П. Происхождение народов Восточной Европы. М., 1969.
- Алексеев В.П. Остеометрия. М., 1966.
- Алексеев В.П. Становление человечества. М., 1984.
- Алексеев В.П. Человек. Эволюция и таксономия (некоторые теоретические вопросы). М., 1985.
- Алексеев В.П., Дебец Г.Ф. Краниометрия. М., 1964.
- Алексеева Т.И. Этногенез восточных славян. М., 1973.
- Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М., 1986.
- Алексеева Т.И. Адаптация человека в различных экологических нишах Земли. М., 1998.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983.
- Аристотель. Метафизика. М., 1976. Т. 1.
- Башкиров П.Н. Учение о физическом развитии. М., 1962.
- Биологический энциклопедический словарь. М., 1986.
- Биология старения. Л., 1982. Гл. 1, 7, 10, 11.
- Бромлей Ю.В. Очерки теории этноса. М., 1983.
- Брук С.И. Население мира. Этнодемографический справочник. М., 1981.
- Бунак В.В. Раса как историческое понятие // Наука о расах и расизм: Труды Ин-та антропологии МГУ. М.; Л., 1939. Вып. 1.
- Бунак В.В. Антропометрия. М., 1941.
- Бунак В.В. Человеческие расы и пути их образования // Сов. этнограф. 1956. № 1.
- Бунак В.В. Череп человека и стадии его формирования у ископаемых людей и современных рас // Труды Ин-та этнографии АН СССР. 1959. Вып. 49.
- Бунак В.В. Род *Homo*, его возникновение и последующая эволюция. М., 1980.
- Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Научная мысль как планетное явление. М., 1977.
- Битов М.В., Марк К.Ю., Чебоксаров Н.Н. Этническая антропология Восточной Прибалтики. М. 1959.
- Габуния Л.К., Векеда А.К. Дманисский ископаемый человек и сопутствующая ему фауна позвоночных. Тбилиси, 1993.
- Гладкова Т.Д. Кожные узоры кисти и стопы человека. М., 1966.
- Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.

- Гримм Г. Основы конституциональной биологии и антропометрии. М., 1967.
- Гудкова Л. К. Стабильность и изменчивость уровней физиологических показателей крови у населения Средней Азии и Казахстана // Вопросы антропологии. 1993. Вып. 87.
- Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1990.
- Дебец Г. Ф. Селькупы. Антропологический очерк. Труды Института этнографии им. Н. Н. Миклухо-Маклая. М.; Л., 1947, н. с. т. 2.
- Дебец Г. Ф. Антропологические исследования в Камчатской области // Труды Ин-та этнографии АН СССР. Нов. сер. 1951. Т. 17.
- Дебец Г. Ф. Опыт графического изображения генеалогической классификации человеческих рас // Сов. этнограф. 1958. № 4.
- Дебец Г. Ф. О путях заселения северной полосы Русской равнины и Восточной Прибалтики // Сов. этнограф. 1961. № 6.
- Дебец Г. Ф. Опыт определения веса живых людей по размерам длинных костей // VII МКАЭН. М., 1964.
- Деникер И. Человеческие расы. Спб., 1902.
- Дерябин В. Е. Многомерная биометрия для антропологов. М., 1983.
- Джохансон Д., Иди М. Люси. М., 1984.
- Ермолаев Ю. А. Возрастная физиология. М., 1960.
- Ефимов Ю. И. Философские проблемы теории антропосоциогенеза. М.; Л., 1981.
- Заренков Н. Н. Теоретическая биология. М., 1988.
- Зубов А. А. Одонтология. Методика антропологических исследований. М., 1968.
- Зубов А. А. Этническая одонтология. М., 1973.
- Иди М. Недостающее звено. М., 1978.
- Итоги науки и техники. Антропология. Т. 1 (1985). Т. 2 (1987). Т. 3 (1989).
- Казначеев В. П. Очерки теории и практики экологии человека. М., 1983.
- Капица С. П. Теория роста населения Земли. М., 1997.
- Кейлоу П. Принципы эволюции. М., 1986.
- Ки мура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985.
- Кларк Дж. Д. Доисторическая Африка. М., 1977.
- Клиорин А. И., Чтецов В. П. Биологические проблемы учения о конституциях человека. Л., 1979.
- Козинцев А. Г. Этническая краниоскопия. Л. 1988.
- Козинцев А. Г. Проблема грани между человеком и животными // Этнография, обзор. 1977. № 4.
- Констебл Дж. Неандертальцы. М., 1978.
- Кулагина И. Ю. Возрастная психология. М., 1996.
- Кулагина О. С., Ляпунов А. А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса с учетом отбора // Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 3. М., 1993.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990.
- Ламберт Д. Доисторический человек. Кембриджский путеводитель. Спб., 1991.
- Левин М. Г. Этническая антропология и проблемы этногенеза народов Дальнего Востока. М., 1958.
- Левин М. Г. Этническая антропология Японии. М., 1971.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., 1978.
- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М., 1985.
- Мажуга П. М., Хрисанфова Е. Н. Проблемы биологии человека. Киев, 1980.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- Методика морфофизиологических исследований в антропологии. М., 1981.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.
- Миклашевская Н. Н. Рост головы и лица у детей и подростков // Рост и развитие ребенка. М., 1973.
- Морфология человека. М., 1991.
- Ниль Дж., Шелл У. Наследственность человека. М., 1958.
- Одум Ю. Экология. М., 1986.
- Придо П. Кроманьонский человек. М., 1979.
- Происхождение и этническая история русского народа по данным антропологии. М., 1965.
- Расогенетические процессы в этнической истории. М. 1974.
- Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология. 3-е изд. М., 1979.
- Рынков Ю. Г. Антропология и генетика изолированных популяций. М., 1985.
- Рынков Ю. Г., Яшук Е. В. Генетика и этногенез. Историческая упорядоченность генетической дифференциации популяций человека (модель и реальность) // Вопр. антропол. 1985. Вып. 75.

- Семенов Ю.И. Предпосылки становления человеческого общества//История первобытного общества. Общие вопросы. Проблемы антропогенеза. М., 1983.
- Снелл Дж., Доссе Ж., Нэтенсон С. Совместимость тканей. М., 1979.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
- Спицын В.А. Биохимический полиморфизм человека. М., 1985.
- Тимофеев-Рессовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973.
- Уайт Э., Браун Д. Первые люди. М., 1978.
- Уильямс Р. Биохимическая индивидуальность. М., 1960.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Т. 1—3. М., 1989-1990.
- Фоули Р. Еще один неповторимый вид. М., 1990.
- Харрисон Дж., Уайнер Дж., Тэннер Дж. и др. Биология человека. М., 1968.
- Харрисон Дж. и др. Биология человека. 2-е изд. М., 1979.
- Хитъ Г.Л. Дерматоглифика народов СССР. М., 1983.
- Ходжайов Т.Х. Антропологический состав населения эпохи бронзы Сапаллитела. Ташкент, 1977.
- Хрисанфова Е.Н. Конституция и биохимическая индивидуальность человека. М., 1990.
- Хрисанфова Е.Н. Неандертальская проблема: новые аспекты и интерпретации // Вестн. антропол. РАН. 1997. Вып. 3.
- Хрисанфова Е.Н. К проблеме *Homo heidelbergensis* в Европе // Вестн. антропол. РАН. 1998. Вып. 5.
- Чебоксаров Н.Н. Этническая антропология Китая. М., 1982.
- Четвериков С.С. Волны жизни//Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск, 1983.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики//Там же.
- Шаталкин А.И. Биологическая систематика. М., 1988.
- Эшби У.Р. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. М., 1962.
- Ярхо А.И. Алтае-саянские тюрки. Абакан, 1947.
- Andrews P. The decent of man //New Sci. 1984. Vol. 102, № 1408.
- Baker P.T. The biological Race Concept as a Resarch Tool //Amer. J. Phys. Anthropol. 1969. Vol. 27.
- Bermudez de Castro J.M., Arsuaga J.L., Carbonell E. et al. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to neandertale and modern man // Science. 1997. Vol. 276, № 5317.
- Berry A.C., Berry R.J. Epigenetic variation in the human cranium. Journal of Anatomy, 1967. Vol. 101, № 2.
- Birdsell J.B. Human Evolution // Introduction to the New Physical Anthropology. 1972.
- Chakraborty R. Relationship between the mean and variance of total finger ridge counts and its genetic significance // Homo. 1979. Bd. XXX. H. 1.
- Coon C.S. The Races of Europe. 1939.
- Coon C.S. The Origin of Races. 1962.
- Coon C.S. The Living Races of Man. 1965.
- Eickstedt E. Rassenkunde und Rassengeeschichte der Menschheit. Stuttgart, 1934.
- Elston R.C. The estimation of admixture in racial hybrids. Annals of Human Genetics, 1971. Vol. 35.
- Frisancho A.R. Human growth and Pulmonary Function of a High Altitude Peruvian Qechua Population. Human Biology. 1969. Vol. 41, № 3.
- Frisch R.E., Revelle R. Height and weight at menarche and a hypothesis of critical body weights and adolescent events. Science, 1970. Vol. 169.
- Jacquard A., Ward R.H. Genetic Consequences of Changing Reproductive Behaviour// J. Human Evolution. 1976. Vol. 5, № 1.
- Garr S.M. Human Races. Springfield. 1969.
- Hiernaux J. The People of Africa. 1974.
- Hoshi H. Longitudinal observations on the metric characters of the face in Japanese-American hybrids with special reference to the genetic relation between hybrids and their parental populations. Human Biology, 1973. Vol. 45.
- Howells W.W. Explaining Modern Man: Evolutionists versus Migrationists //J. Human Evolution. 1976. Vol. 5, № 5.
- Human Biology. A guide to field methods. IBP Handbook. № 9. 1969.
- International Biological Programm. 1969.
- Lewin R. Human evolution. Oxford, 1984.

- Livingstone F.B. Gene Frequency Clines of the β -Hemoglobin Locus in Various Human Populations and their Simulation by Models involving Differential Selection // Human Biol. 1969. Vol. 41, №2.
- Livingstone F.B. Poligenic Models for the Evolution of Human Skin Color Differences // Human Biol. 1969. Vol. 41, № 4.
- Loesch D. Genetics of dermatoglyphic patterns on palms // Ann. Human Genet. 1971. Vol. 34, № 3.
- Lugg J.W.H. Taste thresholds for phenylthiocarbamide of some population groups. Annals of Human Genetics, 1968. Vol. 32.
- Martin R. Lehrbuch der Anthropologie. Jena, 1928.
- New interpretations of Ape and Human Ancestry. N.Y., 1983.
- Pearson K. On the coefficient of racial likeness. Biometrika. 1926. Vol. 18.
- Penrose L.S. Distance, size and shape. Annals of Eugenics. 1954. Vol. 18.
- Pope J.J. Craniofacial evidence for the origin of modern human in China // Yearb. Phys. Anthropol. 1992. Vol. 35.
- Post P.W., Rao D.C. Genetic and Environmental Determinants of Skin Color // Amer. J. Phys. Anthropol. 1977. Vol. 47, № 3.
- Race R.R., Sanger R. Blood Groups in Man. Oxford, 1962.
- Reed T.E. Critical tests of hypotheses for race mixture using Gm data on American Caucasians and Negroes. American Journal of Human Genetics. 1969. Vol. 21.
- Rightmire G.P. Cranial measurements and discrete traits compared in distance studies of African Negro skulls. Human Biology. 1972. Vol. 42, № 2.
- Ripley W.Z. The races of Europe. London, 1900.
- Roberts D.F., Hiorhs R.W. Methods of analysis of the genetic composition of a hybrid population. Human Biology. 1965. Vol. 37.
- Rossion P. Les nouveaux ancêtres de l'homme // Sci. 1994. № 926.
- Schanfield M.S. Population Affinities of the Australian Aborigines as Reflected by the Genetic Markers of Immunoglobulins // J. Human Evolution. 1977. Vol. 6, № 4.
- Weiss K.M., Maruyama T. Archeology, Population Genetics and Studies of Human Racial Ancestry // Amer. J. Phys. Anthropol. 1976. Vol. 44, № 1.
- Weiss M.L., Mann A.E. Human Biology and Behavior. 1981.



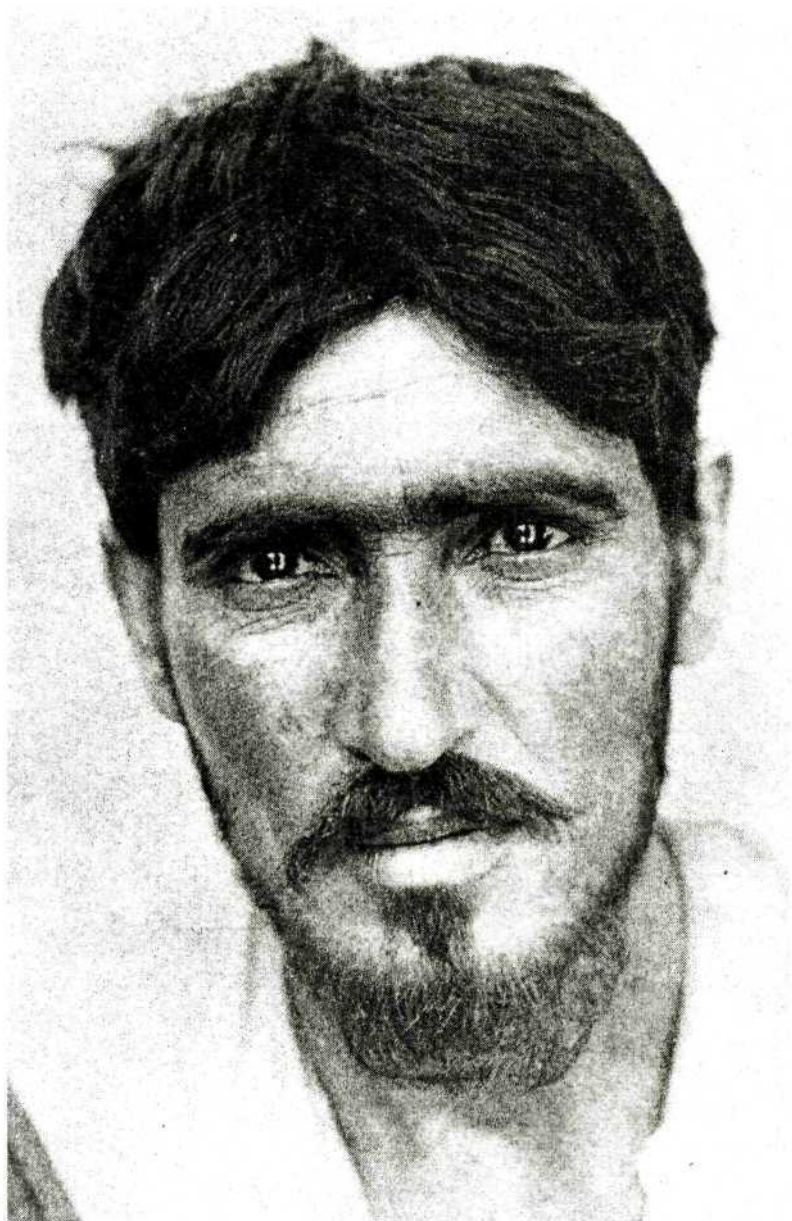
Атланти-балтийская малая раса



Атланти-балтийская малая раса



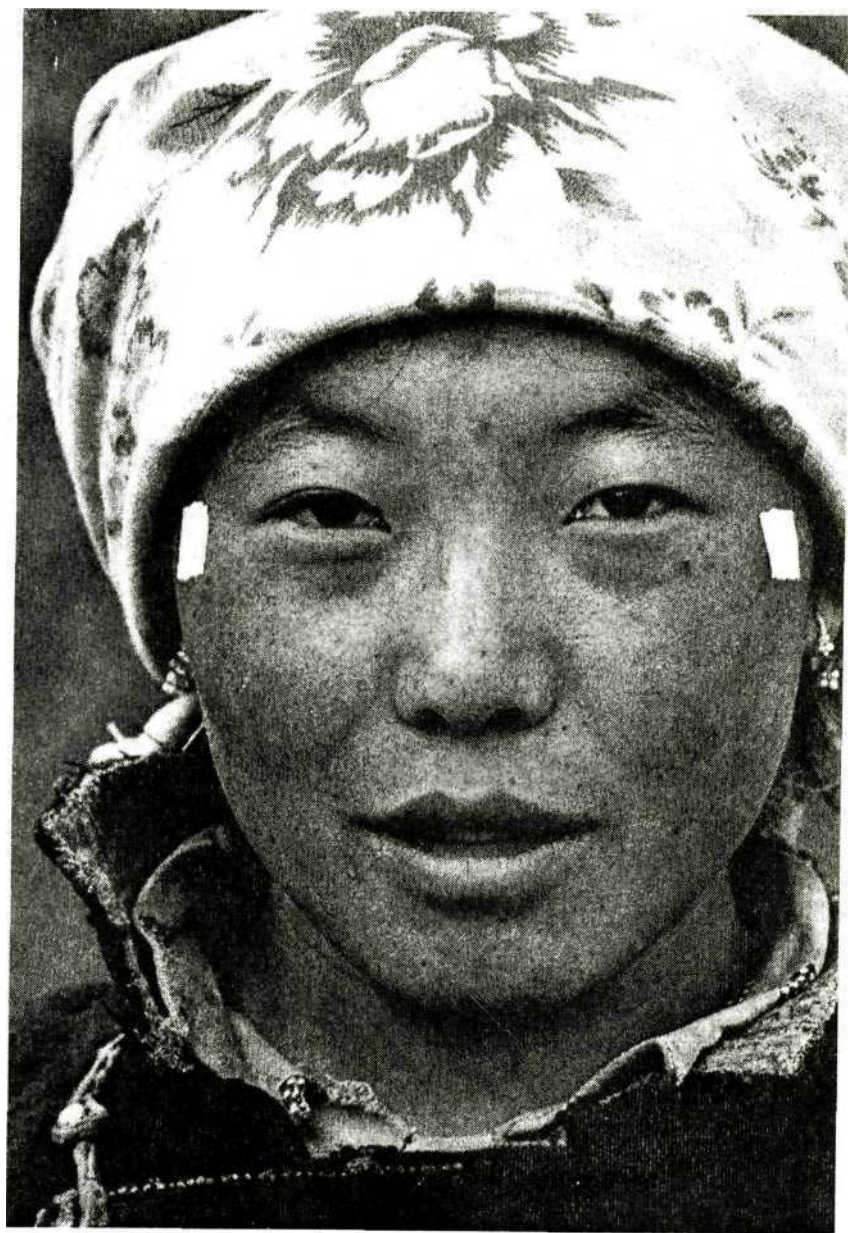
Беломоро-балтийская малая раса



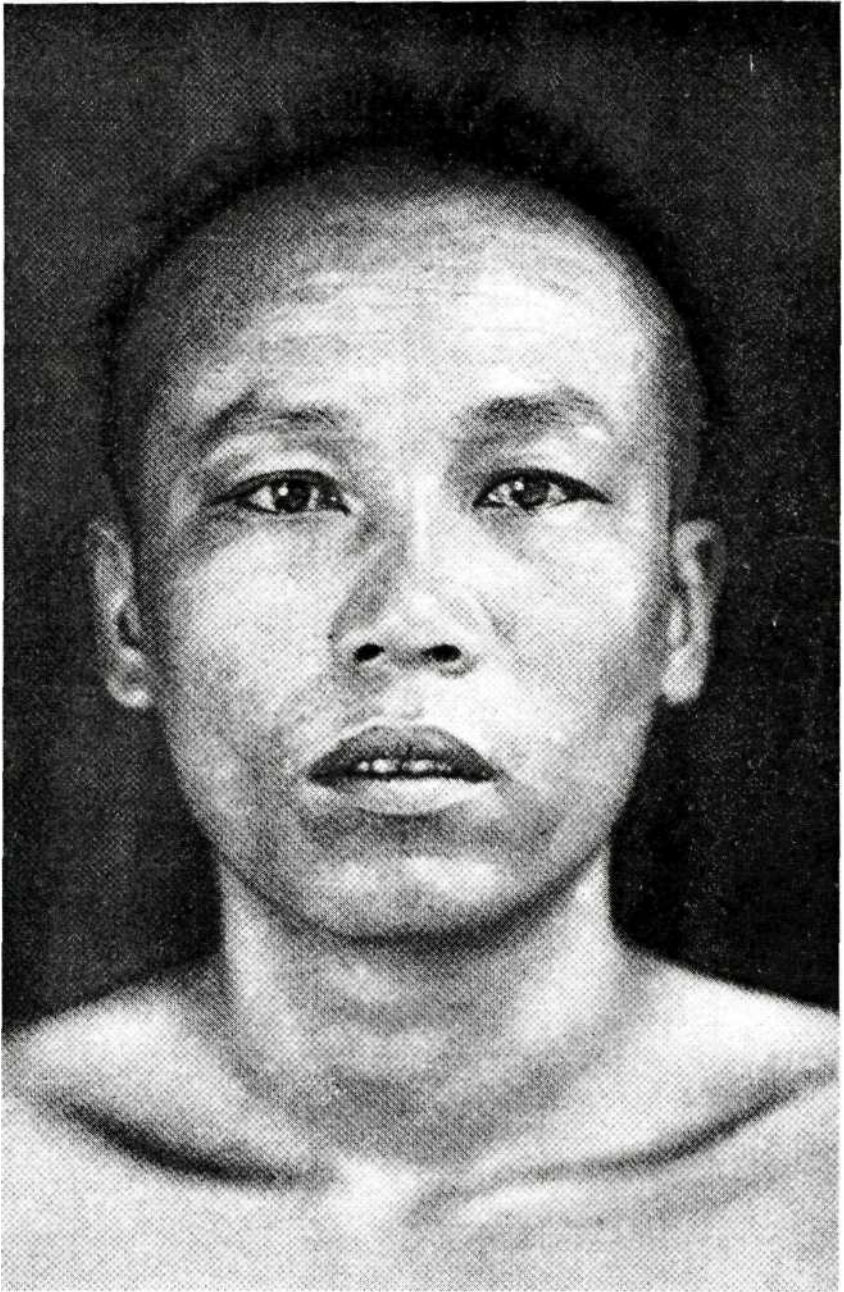
Индо-средиземноморская малая раса



Лапоноидная малая раса



Дальневосточная малая раса



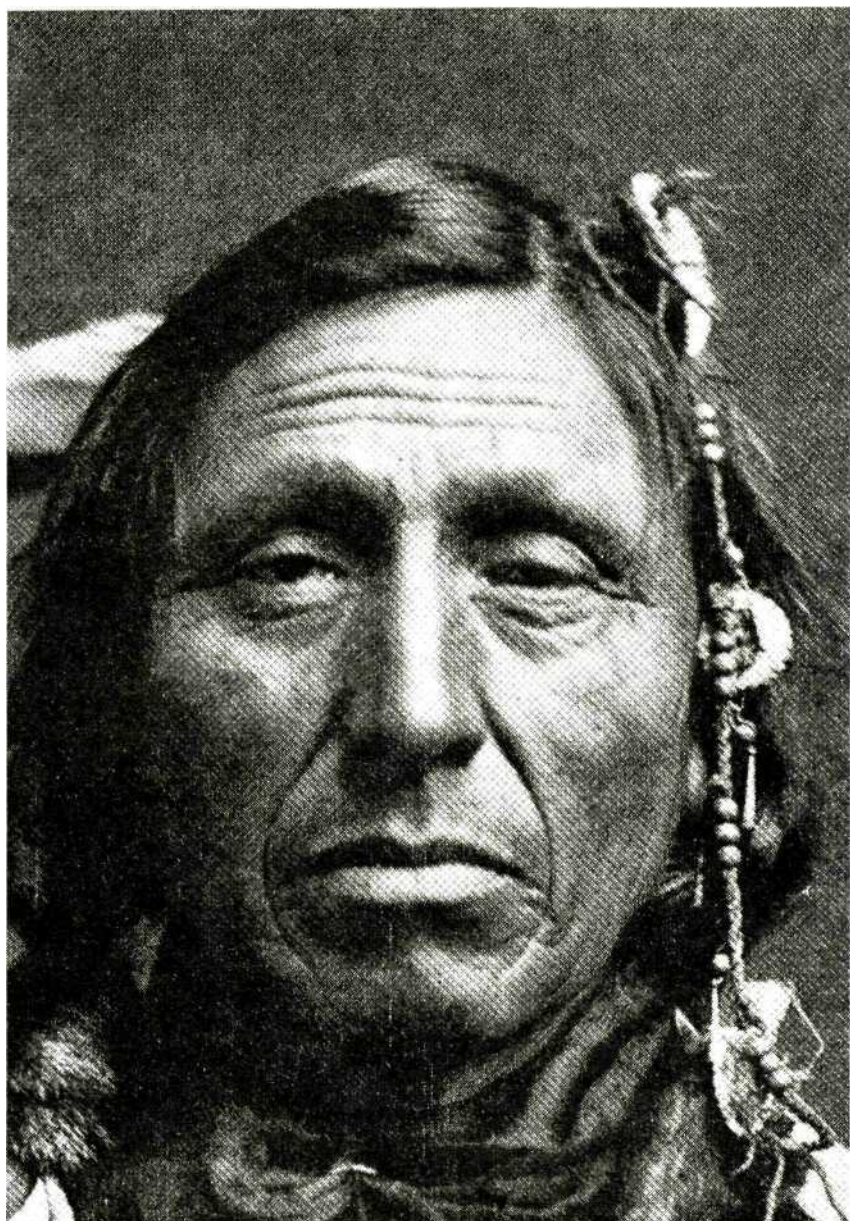
Дальневосточная малая раса



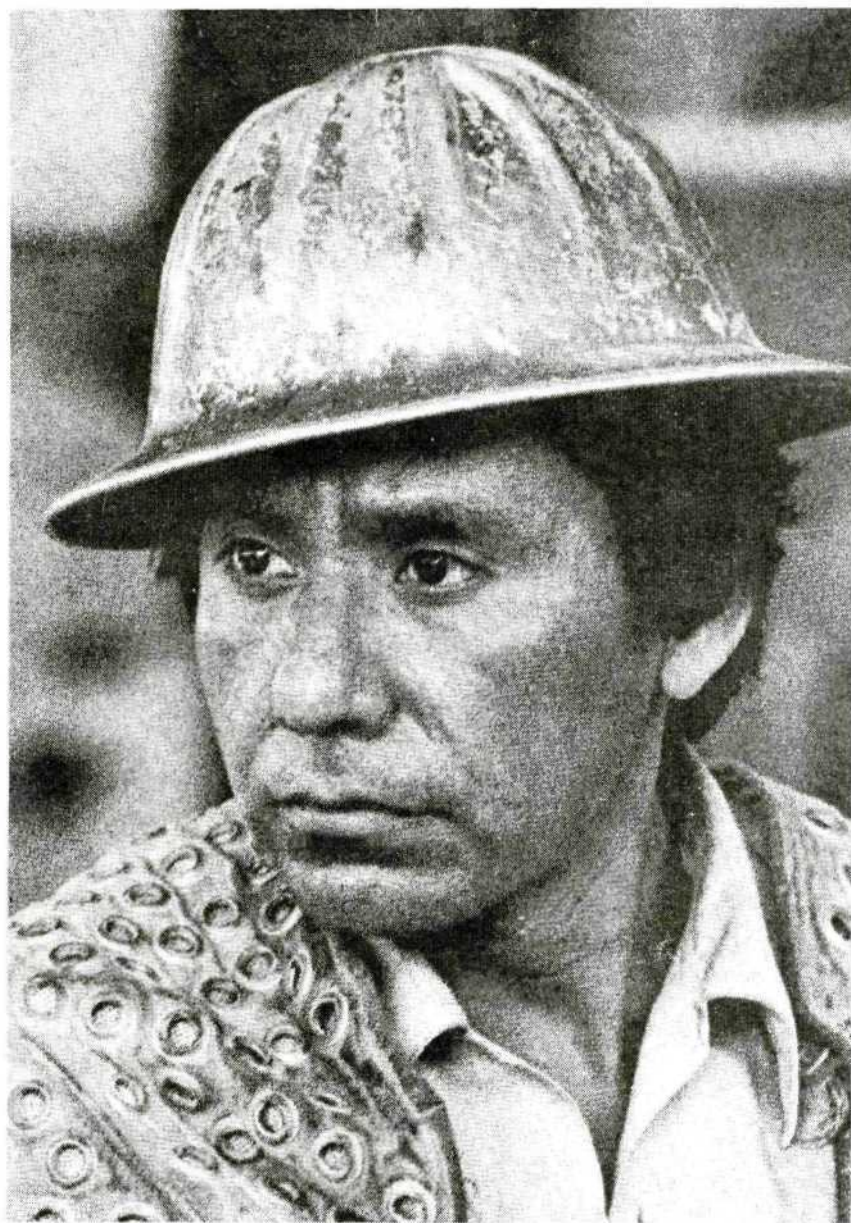
Дальневосточная малая раса



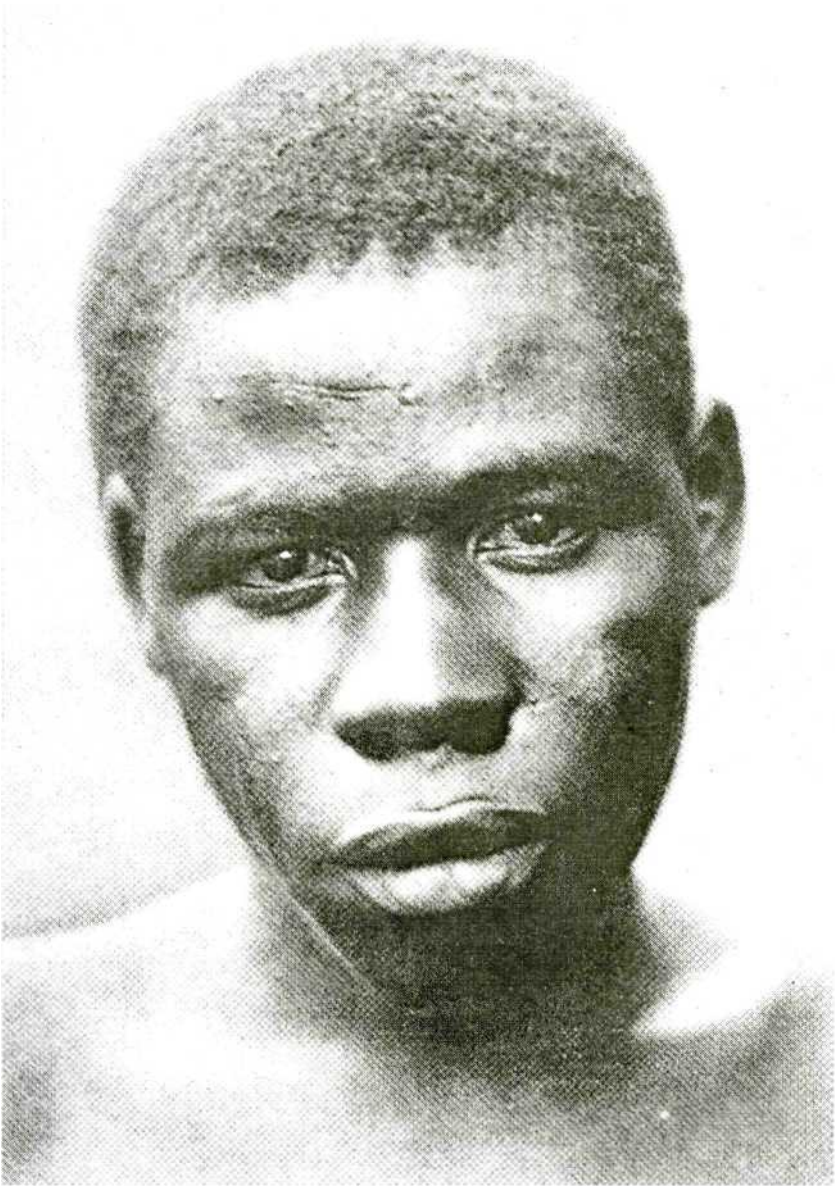
Южносибирская малая раса



Американская раса



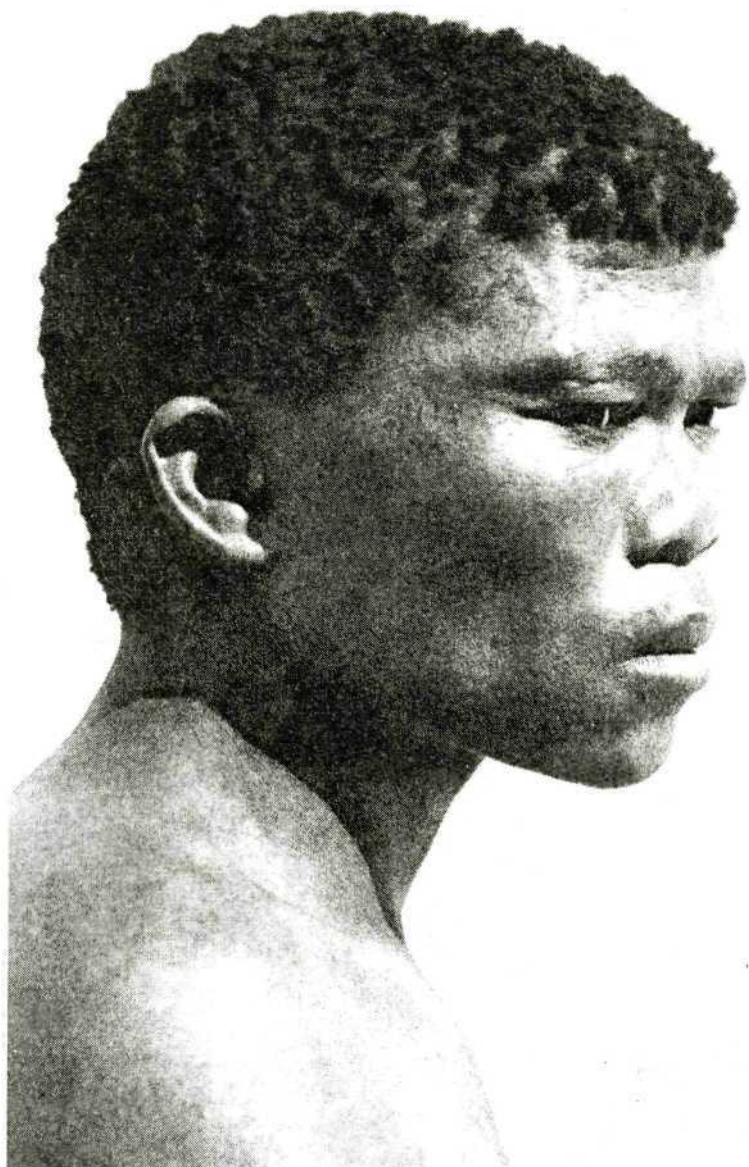
Американская раса.
Палеоамериканский вариант



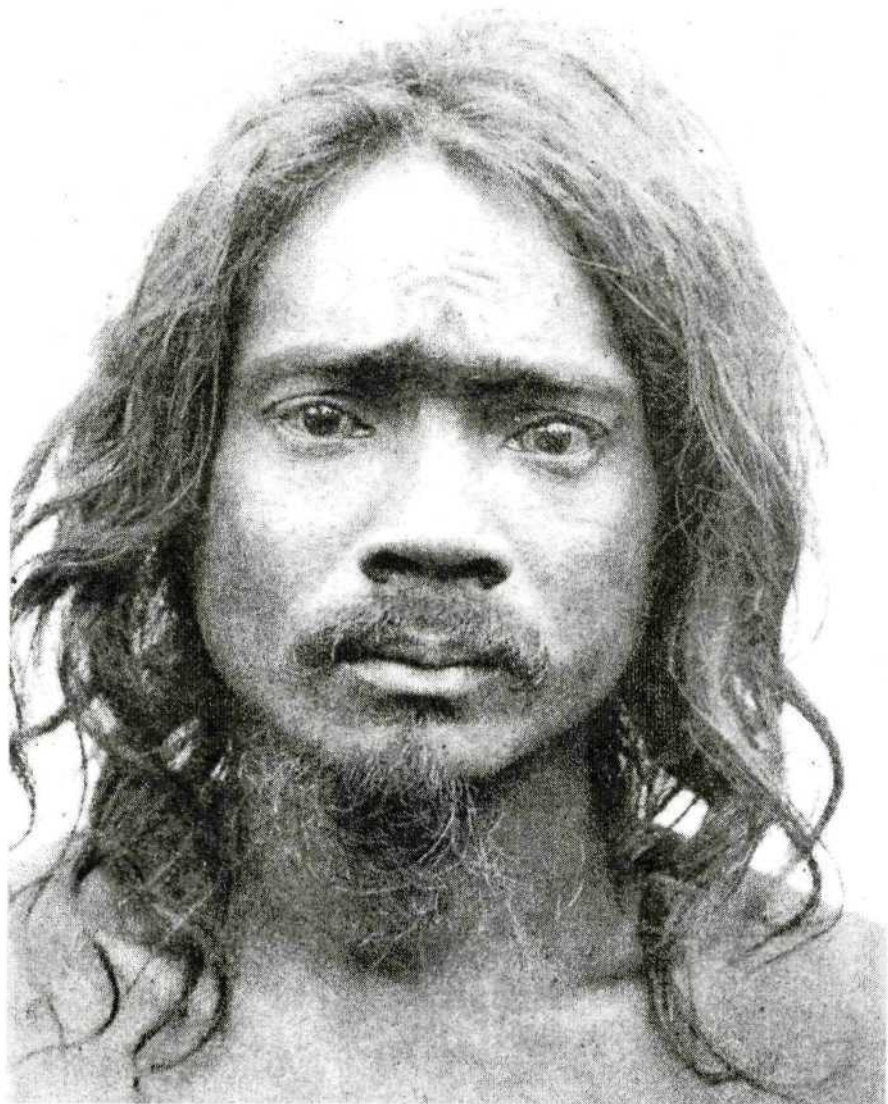
Негрская малая раса



Негрская малая раса



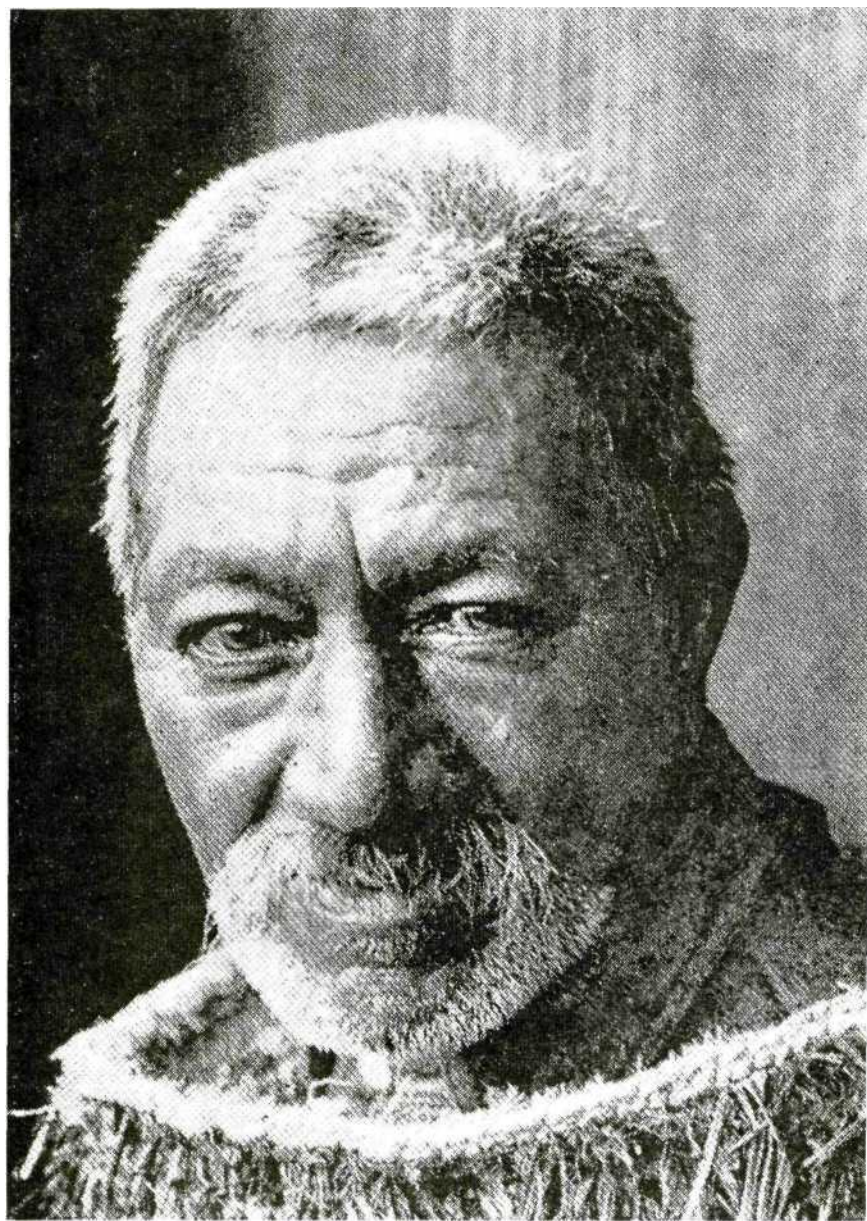
Бушменская малая раса



Веддоидная малая раса



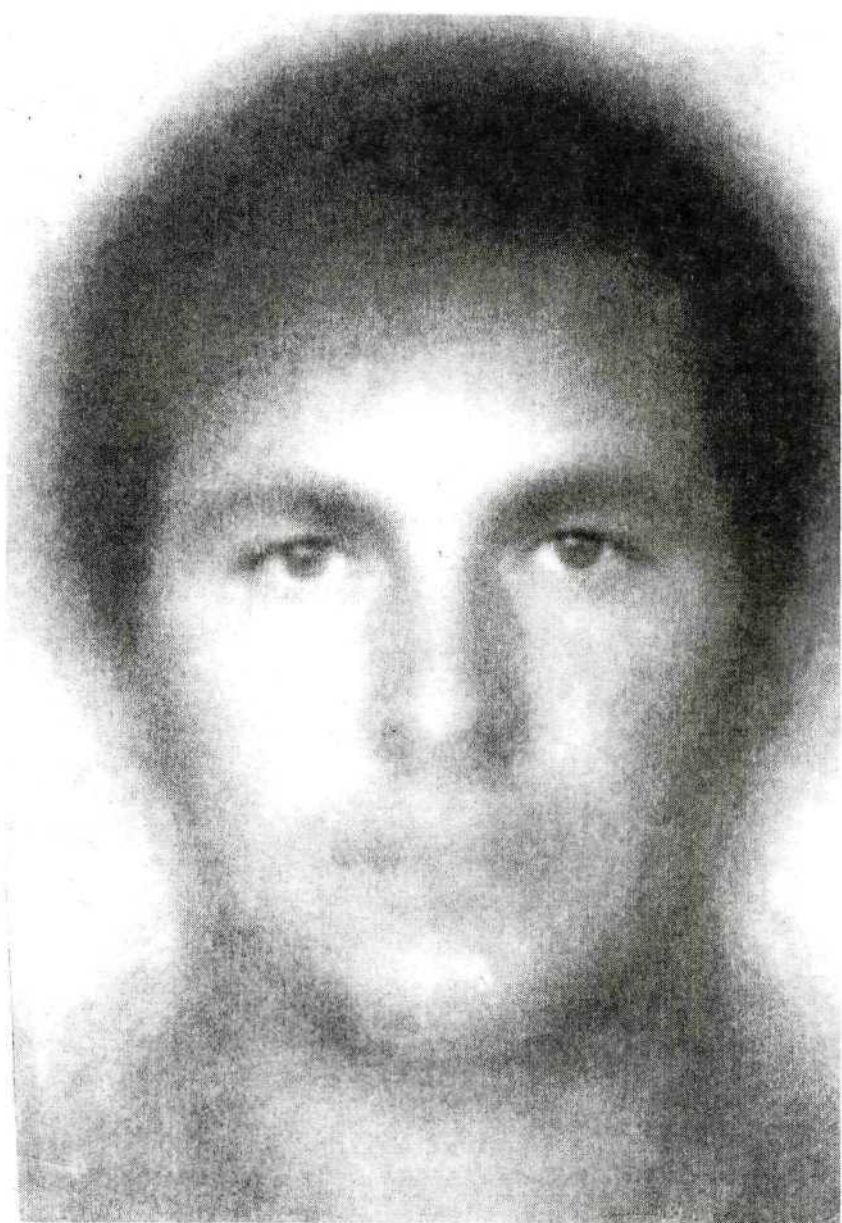
Австралийская раса



Полинезийская малая раса



Айнская малая раса



Обобщенный фотопортрет выборки из
русских, украинцев и белорусов



Обобщенный фотопортрет выборки
женщин русских, украинцев, белорусов.
Восточноевропейский вариант



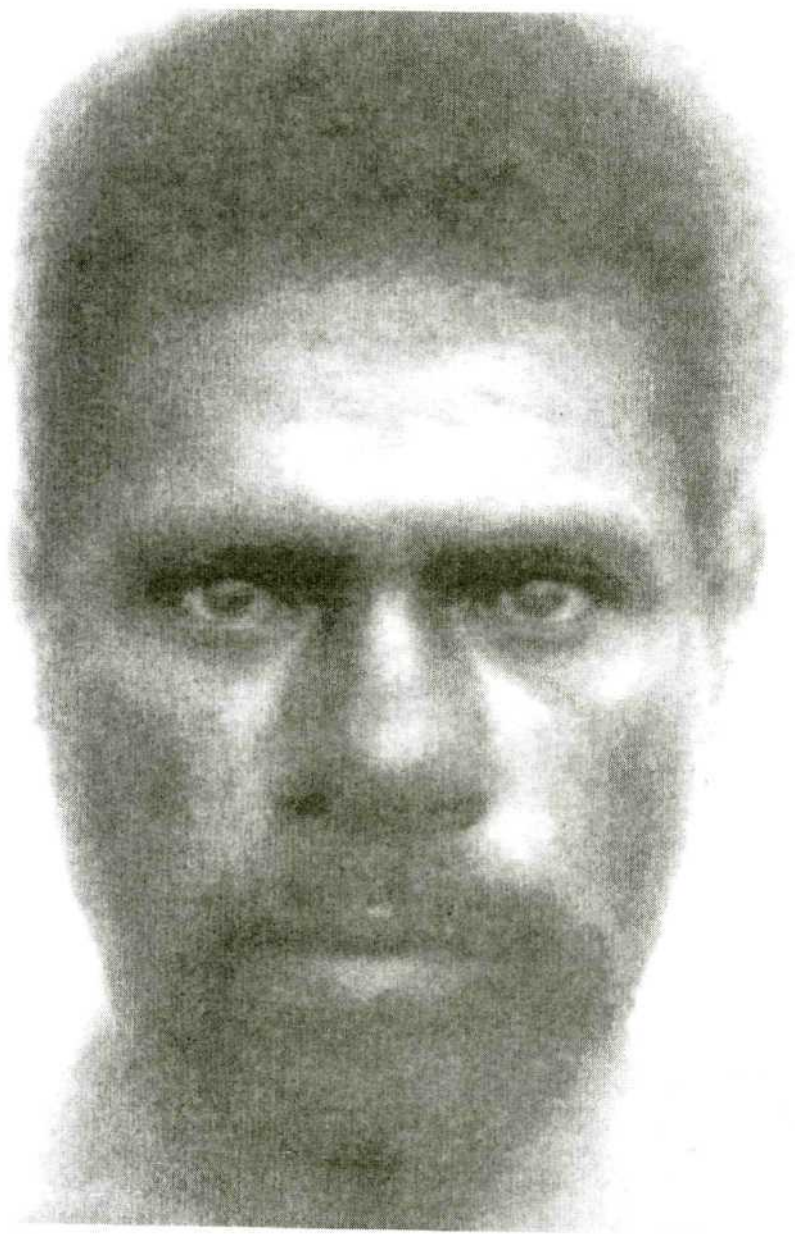
Обобщенный фотопортрет выборки мужчин талышей. Восточный вариант средиземноморской расы



Обобщенный фотопортрет выборки
женщин талышей. Восточный вариант
средиземноморской расы



Обобщенный фотопортрет выборки якутов



Обобщенный фотопортрет выборки
меланезийцев

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

К I—III частям

- Автохтонный** — организм, обитающий со времени своего становления в данной местности.
- Адаптивная зона** — определенный тип местообитаний с характерной совокупностью специфических экологических условий.
- Адаптивная радиация** — разветвления предкового ствола группы организмов на отдельные ветви (филетические линии) в ходе приспособительной эволюции.
- Адипоциты** — жировые клетки.
- Адреногенитальный синдром** — наследственное заболевание, в основе которого дефицит ряда ферментных систем коры надпочечников, сопровождающееся обычно повышением секреции андрогенов.
- Аксо-соматические синапсы** — вид межнейронных синапсов, образованных между аксонами одних и телами других нейронов.
- АКТГ** — адренокортикотропный гормон — лептидный гормон аденогипофиза, стимулирующий выработку в надпочечниках кортикостероидов, преимущественно глюкокортикоидов.
- Активированность** — генерализованное свойство нервной системы индивида, величина энергетической мобилизации корковых и подкорковых регуляторных зон нервной системы, выражающаяся в частности в величине латентных периодов двигательных реакций на звуковые и световые стимулы.
- Актомиозин** — основной структурный компонент мышц, комплексный белок мышечных волокон.
- Аллометрия** — неравномерный рост частей тела в процессе развития организма.
- Алловиальный** — наносный, отложенный текучими водами.
- Альбумины** — простые глобулярные белки, составляющие значительную часть белков крови.
- Альтруистическое поведение** — совокупность действий индивида (группы), приводящее к увеличению приспособленности др. индивида (группы) за счет снижения собственной. Реципрокный (взаимный) альтруизм предполагает, что подобное же поведение будет продемонстрировано по отношению к альтруисту в будущем.
- Анаболизм** — совокупность химических процессов в организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей, противоположная катаболизму (диссимиляции) сторона обмена веществ.
- Анаболия** — добавление новой стадии развития в конце морфогенеза, один из модусов филэмбриогенезов. Отрицательная анаболия — выпадение конечной стадии онтогенеза.
- Анагенез** — направление эволюционных изменений, ведущее к общему усовершенствованию строения организмов и открывающее путь к дальнейшей прогрессивной эволюции всей филогенетической ветви.
- Анализаторы** — системы чувствительных нервных образований, воспринимающие и анализирующие раздражения.
- Андрогены** — мужские половые гормоны позвоночных стероидной природы. Основные А.: тестостерон, андростерон, дегидроэпиандростерон, андростендион, дегидротестостерон, андростендиол. Продукты обмена А. — 17 — кетостероиды.
- Анцестральный** — предковый.
- Артериальная осциллография** — метод регистрации пульсовых колебаний кровяного давления.
- Артериальное давление систолическое** — величина кровяного давления в аорте и крупных артериях в период систолы.
- Артефакты** — здесь: камни со следами искусственной обработки.
- Аутокаталитическая реакция** — ускорение реакции одним из ее составляющих.
- Аутосома** — все хромосомы в клетках раздельнополых животных кроме половых хромосом.

АХЭ — ацетилхолинэстераза, фермент, расщепляющий ацетилхолин.

Билофодонтия — тип больших коренных зубов (моляров) с двумя поперечными гребнями на коронке.

Биосфера — оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов.

Биота — исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединенных общей областью распространения.

Бодмана индекс — индекс суровости погоды, учитывающий температуру воздуха и скорость ветра.

Вазопрессин — пептидный нейрогормон, регулирующий водно-солевой обмен.

Вентральный — расположенный на брюшной поверхности тела или обращенный к ней.

Вибриссы — механочувствительные жесткие волосы, расположенные на голове низших приматов.

Видообразование симпатрическое — происходящее на основе территориально единой популяции, характеризующейся несколькими четко различающимися формами особей (в отличие от аллопатрического, связанного с пространственной изоляцией отдельных популяций данного вида).

Вторая сигнальная система — в отличие от первой сигнальной системы, являющейся основной высшей нервной деятельности, общей для человека и животных, это новая система отражения действительности с помощью речи и мышления, возникшая в процессе трудовой и общественной деятельности.

Вторичные половые признаки — совокупность особенностей, отличающих у животных и человека один пол от другого (исключая первичные половые признаки — органы репродуктивной системы).

Высшая нервная деятельность — деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление к окружающей среде животных и человека.

Габитус — внешний вид организма, общий тип телосложения.

Гематокрит — выражает отношение объемов кровяных телец и плазмы в крови.

Гемодинамика — движение крови в замкнутой системе сосудов.

Геном — совокупность генов (аллелей) гаплоидного набора хромосом данного вида.

Генотип — генетическая конституция, совокупность всех генов (аллелей) особи.

Геотектоника — отрасль геологии, изучающая развитие структуры земной коры и ее изменения под влиянием тектонических движений и деформаций.

Гетерозис (гибридная мощность) — проявляющееся обычно в первом поколении превосходство гибридов над родителями по ряду признаков и свойств, в основе которого лежит гетерозиготность.

Гетерохроматизированные половые хромосомы — неактивные (спирализованные) половые хромосомы — все, кроме одной X-хромосомы.

Гетерохроматин — генетически инертные участки хроматина, находящиеся в плотно упакованном (конденсированном) состоянии.

Гигантизм — заболевание, связанное с избыточным выделением гормона роста (СТГ) в ростовом периоде.

Гипертензия — повышенное артериальное давление.

Гипоксия — пониженное содержание кислорода в организме.

Гипоталамус — отдел промежуточного мозга, образующий вместе с нижним мозговым придатком (гипофизом) единый морфофункциональный комплекс — гипоталамо-гипофизарную систему, регулирующую у позвоночных и (человека) вегетативные функции организма и размножение.

Гипотиреоз — врожденное или приобретенное снижение функции щитовидной железы, обычно с задержкой физического и психического развития.

Глобулины — значительная часть сывороточных белков крови, участвующих в осуществлении ряда важных функций (иммунитет, свертываемость крови, регуляция гемопоза и др.).

- Глюкагон** — белковый гормон поджелудочной железы, физиологический антагонист инсулина.
- Гомология** — сходство органов у разных видов, обусловленное их филогенетическим родством.
- Гонадотропины** — гормоны аденогипофиза, регулирующие эндокринную функцию половых желез (гонад); к ним относятся фоллитропин (ФСГ), лютропин (ЛГ), пролактин, а также хорионический гонадотропин, вырабатываемый плацентой.
- Градиент** — направленное изменение морфологических или физиологических свойств развивающегося или взрослого организма (органа).
- Дентин** — разновидность костной ткани, составляющая главную массу зуба млекопитающих, покрыт в области коронки зубной эмалью, в области шейки и корня — зубным цементом. Вторичный дентин образуется в уже сформированных зубах.
- Дерматоглифика** — раздел морфологии, изучающий рельеф кожной поверхности — папиллярные (тактильные) линии и узоры ладоней и подошв у человека, приматов и некоторых других млекопитающих.
- Дестабилизирующий отбор** — одна из форм отбора, возникающая под влиянием стрессовых ситуаций и повышающая изменчивость нейроэндокринной системы.
- Диастема** — промежуток между зубами, одной из причин образования Д. являются крупные клыки.
- Диатезы** — состояния организма, предрасполагающие его к тем или иным патологическим процессам.
- Диафиз** — средняя часть (тело) трубчатой кости, образованное преимущественно компактным веществом.
- Дивергенция** — расхождение признаков (или групп) организмов в процессе эволюции в результате дизруптивного отбора и изоляции.
- Дизруптивный отбор** — одна из форм естественного отбора, благоприятствующая нескольким направлениям изменчивости, но не среднему (промежуточному) состоянию.
- Дистальный** — расположенный дальше от центра тела или его срединной плоскости.
- Диурез** — мочеотделение.
- Дифференциация** — расчленение первоначально единой системы на более или менее обособленные разнокачественные части.
- Долихокrania** — вариант черепного указателя, представляющего отношение ширины мозгового отдела черепа к его длине, длинноголовость. Противоположный вариант — брахикrania, широкоголовость.
- Дорзальный** — обращенный к спинной стороне тела.
- ДЭА** — дегидроэпиандростерон, основной андрогенный гормон коры надпочечников.
- Естественный отбор** — по Ч. Дарвину, основной движущий фактор эволюции организмов, действующий на индивидуальном и групповом уровнях и проявляющийся в различных формах (например, стабилизирующий, дизруптивный, половой и др.).
- ЖЕЛ** — жизненная емкость легких, наибольший объем воздуха, который может выйти из легких после максимального вдоха при максимальном выдохе.
- Иерархия** — система поведенческих связей между особями в группе животных, один из регуляторов жизни группы. Имеются и другие толкования, например, иерархия систем в организме и т.д.
- Иммуноглобулины** — антитела, сложные белки (гликопротеиды), специфически связывающиеся с чужеродными веществами — антигенами.
- Иммунология** — наука, изучающая защитные реакции организма.
- Инверсия геомагнитная** — изменение полярности магнитного поля Земли.
- Инсулин** — белковый гормон поджелудочной железы, секретирующийся в β -клетках островков Лангерганса.
- Интеграция** — объединение и координация действий частей целостной системы.
- Интероцепторы** — чувствительные нервные окончания, воспринимающие раздражения со стороны внутренней среды.

- Интроверсия** — фактор темперамента, по Айзенку (1947), в основе И. — слабость тормозных потенциалов и сила потенциального возбуждения, обратное соотношение характерно для **экстраверсии**.
- Кайнозой** — третья эра фанерозоя, следующая за мезозоем, начавшаяся 65–66 млн лет назад и включающая палеогеновый, неогеновый и антропогеновый периоды.
- Каннибализм** у животных — поедание особей своего вида, регулятор численности популяции, известен у приматов (а также грызунов, хищных и др.).
- Кариология** — раздел цитологии, изучающий клеточное ядро, в том числе наборы хромосом в разных клетках — кариотипы.
- Катехоламины** — гормоны-медиаторы симпато-адреналовой системы (адреналин, норадреналин).
- Каудальный** — расположенный ближе к заднему концу тела.
- Квантовая эволюция** — концепция, предложенная Дж. Симпсоном для объяснения высоких темпов эволюции при возникновении крупных таксонов, — быстрое преодоление нестабильного состояния вследствие перехода, например, в новую адаптивную зону.
- Кинины** — физиологически активные полипептиды.
- Кифоз** — выпуклый назад контур позвоночника (обычно грудного отдела).
- Кладогенез** — форма эволюции, приводящая вследствие адаптивной радиации к образованию нескольких групп из одной предшествующей в пределах прежнего уровня организации (в отличие от анагенеза).
- Классификация** — распределение живых организмов по определенной системе иерархически соподчиненных групп — таксонов.
- Кластер** — элемент кластерного анализа, часть совокупности, имеющая внутри себя значительно меньшую изменчивость, по сравнению с вариабельностью во всей совокупности.
- Коллаген** — фибриллярный белок соединительной ткани (кость, хрящ, связки и сухожилия и др.).
- Коммуникации** — общение, передача информации от человека к человеку в процессе деятельности; сигнальные способы связи у животных.
- Конвергенция** — независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов.
- Кортикализация** — здесь: степень развития компактной кости.
- Краниальный** — расположенный ближе к головному концу тела.
- Красная книга МСОП** — обобщающие списки редких и исчезающих видов растений и животных Международного союза охраны природы и природных ресурсов.
- Креатинин** — продукт распада фосфокреатина, повышенное выделение которого с мочой (креатининурия) наблюдается при значительном развитии мышечной ткани и ее активной деятельности.
- Крестцовый ромб** — область поясницы, соответствующая задней поверхности крестца, хорошо моделированная у женщин при нормальном сложении.
- Крыловидные лопатки** — отхождение края лопаток от ребер и значительное их выступание на спине, наблюдающееся обычно при астеническом телосложении.
- Латеральный** — расположенный на боковой стороне тела, органа, далее от их срединной плоскости.
- Лейдига клетки** — интерстициальные клетки семенников, расположенные между каналами и вырабатывающие половые гормоны (в основном тестостерон).
- Лимбическая система** — совокупность ряда структур головного мозга (поясная извилина, гиппокамп, миндалина, ряд ядер таламуса и гипоталамуса и др.), объединенных по анатомическим и функциональным признакам и участвующих в регуляции вегетативных функций организма, в процессах саморегуляции поведения и психической активности, сохранении памяти и др.
- Липазы** — ферменты класса гидролаз, катализирующие процесс гидролиза в триглицеридах с образованием жирной кислоты и глицерина.
- Липиды** — жироподобные вещества, входящие в состав всех живых клеток, в организме они подвергаются ферментному гидролизу под влиянием липаз.

- Липопротеиды** — комплексы белков и липидов, составляющие структурную основу всех биологических мембран; подразделяются на Л. высокой, низкой и очень низкой плотности.
- Липофусцин** — пигмент, накапливающийся с возрастом в цитоплазме клеток, особенно в нервной и мышечной тканях.
- Локомоция** — передвижение, разновидность движений животных и человека, связанная с активным перемещением в пространстве.
- Локус** — местоположение определенного гена на генетической карте хромосом.
- Лордоз** — изгиб позвоночника, направленный выпуклостью вперед.
- Макромутации** — крупные единичные наследственные изменения.
- Медиальный** — расположенный ближе к срединной плоскости тела.
- Медиаторы** — физиологически активные вещества, вырабатываемые нервными и рецепторными клетками (ацетилхолин, дофамин, норадреналин, адреналин, серотонин, гистамин, ряд нейропептидов, как, например, энкефалины, соматостатин и др., некоторые аминокислоты и др.).
- Мезозой** — вторая эра фанерозоя, следующая за палеозоем и предшествующая кайнозой, начало около 230 млн лет назад, конец 66 млн лет назад, включает триас, юру, мел.
- Мезолит** — средний каменный век, промежуточная эпоха между палеолитом и неолитом, начавшаяся около 10 тыс. лет назад, относится к голоцену.
- Мел** — заключительный период мезозоя, предшествующий палеогену. Начало около 136, окончание около 65 млн лет назад.
- Мелатонин** — нейrogормон эпифиза (шишковидной железы, относящейся к промежуточному мозгу).
- Метаболизм** — обмен веществ, совокупность протекающих в организмах химических превращений, обеспечивающих их развитие, воспроизводство и жизнедеятельность в контакте с окружающей средой, состоит из двух взаимосвязанных процессов — ассимиляции (анаболизма) и диссимиляции (катаболизма).
- Механоламаркизм** — концепция, объясняющая эволюционные изменения организмов их изначальной способностью целесообразно (адаптивно) реагировать на внешние факторы.
- Миелнинизация** — процесс формирования миелиновой оболочки, окружающей отростки нейронов в т. н. мякотных волокнах и состоящей из белого белково-липидного комплекса — миелина.
- Миоглобин** — сложный белок мышц.
- Митохондриальная ДНК** — ДНК, содержащаяся в матриксе митохондрий — органоидов эукариотной клетки, тогда как большая часть ДНК содержится в ядре (ядерная ДНК).
- Мобильные гены** — дискретные фрагменты ДНК, способные перемещаться по геному клеток, внося в него факторы нестабильности и изменчивости.
- Модификации** — изменения признаков организма (фенотипа) под влиянием внешних факторов, не связанные с изменениями генотипа и происходящие в пределах его нормы реакций.
- Молекулярная биология** — раздел биологии, изучающий основные свойства и проявления жизни на молекулярном уровне.
- Молекулярная гибридизация** — гибридизация между разными молекулами ДНК (или ДНК и РНК) различных (гетерологичных) видов.
- Моногамия** — форма брачных отношений у животных, при которой за сезон один самец спаривается с одной самкой.
- Монофилия** — происхождение группы организмов от общего предка на основе дивергенции (или адаптивной радиации), в отличие от полифилии — происхождения данной группы организмов от нескольких предковых групп, не связанных близким родством.
- Морфогенез** — формообразование в процессе индивидуального или филогенетического развития.
- Мутагены** — различные физико-химические факторы, вызывающие мутации с частотой, превышающей уровень спонтанных мутаций.

- Мутаторный генотип** — насыщенность нормального генотипа многими мутациями, приводящая к высокой лабильности его наследственной основы.
- Мутации малые** — мутации, вносящие незначительные нарушения, не отзывающиеся заметно на жизнеспособности особей.
- Нанизм** — карликовый рост, который может иметь разную этиологию (гипофизарный, тиреогенный, церебральный и др.).
- Насекомоядные** — отряд наиболее древних и примитивных млекопитающих, появившихся, видимо, в начале мела.
- Нейроглия** — совокупность вспомогательных клеток нервной ткани.
- Нейрон** — нервная клетка, основная структурная и функциональная единица нервной системы, имеющая отростки — аксон и дендриты, отходящие от тела нервной клетки — перикариона.
- Нейрофиль** — нервная сеть в сером веществе мозга, образующаяся главным образом отростками нейронов, а также клетками глии, сосудами.
- Неокортекс** — новая кора, основная часть коры полушарий головного мозга, имеющая у млекопитающих типичное многослойное строение и подразделяющаяся на доли.
- Неолит** — новый каменный век, следует за мезолитом, начало около 8-7 тыс. лет до нашей эры.
- Неонтология** — комплекс биологических наук, изучающих современный органический мир.
- Нозология** — учение о болезнях, включающее и классификацию болезненных форм (нозологических единиц).
- Норма реакций** — возможный размах фенотипической изменчивости без изменений генотипа под влиянием внешних условий.
- Овуляция** — выход яйцеклеток из яичника в полость тела.
- Ойкумена** — обитаемая часть суши.
- Оксигенация** — присоединение кислорода к гемоглобину с образованием оксигемоглобина.
- Оксипролин** — аминокислота, составная часть костного белка — коллагена.
- Ортогенез** — концепция, в соответствии с которой эволюционное развитие обусловлено внутренними факторами, направляющими его по определенному пути без участия естественного отбора.
- ОРЭ** — осмотическая резистентность эритроцитов, способность их противостоять гипотоническим солевым растворам.
- Основной обмен** — расход энергии в организме в состоянии полного покоя, натошак.
- Остеонизация** — насыщенность костной ткани микроскопическими полыми цилиндрами — остеонами.
- Остеопороз** — разреженность костной ткани.
- Остеофиты** — небольшие ограниченные разрастания костной ткани, наросты на костях.
- Палеолит** — первая из двух основных эпох каменного века совпадает с эоплейстоценом и плейстоценом, начало около 2-2,5 млн лет назад.
- Палеонтология** — наука об ископаемых животных и растениях.
- Палинология** — раздел ботаники, изучающий пыльцу и споры растений.
- Палочки** — фоторецепторы сетчатки, связанные с сумеречным (ночным) зрением (в отличие от колбочек — фоторецепторов дневного зрения).
- Панмиксия** — свободное скрещивание разнополюх особей с разными генотипами в популяции.
- Параллелизм** — независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов.
- Пенетрантность** — частота проявления аллеля определенного гена у разных особей родственной группы организмов.
- Перимизий** — вид соединительнотканной оболочки мышц.

Плацента — орган, осуществляющий связь между зародышем и материнским организмом у большинства млекопитающих, образующийся путем соединения хориона (наружной ворсинчатой оболочки зародыша) со стенкой матки. В зависимости от расположения ворсинок на хорионе и крипт (углублений) на слизистой оболочке матки различают несколько типов строения плаценты: не отпадающая и отпадающая, а также эпителиохориальная (ворсины хориона погружены в складки слизистой без нарушения целостности эпителия), эндотелиохориальная (ворсины вступают в непосредственный контакт с эндотелием сосудов маточной стенки) и гемохориальная (обеспечивающая наиболее тесный контакт зародыша с организмом матери).

Плацентарные — живородящие млекопитающие, имеющие настоящую плаценту.

Плейотропия — множественное действие гена на несколько признаков.

Полигены — тип генов, ответственных за существование количественной (непрерывной) генотипической изменчивости.

Полинуклеотиды — биополимеры, состоящие из остатков многих нуклеотидов.

Природные П. — нуклеиновые кислоты.

Полицикличность — наличие многократных, периодически повторяющихся половых циклов.

Половая доминанта — система связанных между собой нервных центров, временно определяющих характер реакции организма на раздражители в период размножения, вектор поведения, являющийся физиологической основой сложных психических явлений.

Половой диморфизм — пример полиморфизма, различия признаков у мужских и женских особей, результат полового отбора.

Половой отбор — форма естественного отбора, основанная на конкуренции мужских (чаще) или женских особей за спаривание с особями другого пола, в результате которой формируются вторичные половые признаки.

Половые хромосомы — хромосомы, определяющие различие кариотипов мужских и женских особей. У человека женский пол гомогаметен (XX), мужской — гетерогаметен (XY).

Половые циклы — периодически повторяющиеся у половозрелых самок высших животных морфофизиологические процессы, связанные с размножением. У большинства млекопитающих (кроме приматов) половые циклы эстральные — периодически повторяющиеся изменения во влагалище (соответствующие циклическим процессам в яичниках и матке), включающие четыре стадии: предтечку (проэструс), течку (эструс), послетечку (метаэструс) и стадию покоя (диэструс); у человека и приматов цикл менструальный, состоящий из периодических изменений в яичниках и матке, внешним проявлением которых служит кровотечение (менструация).

Популяция — совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию.

Преадаптация — свойство, возникшее как случайный побочный результат эволюционных изменений, имеющее приспособительную (адаптивную) ценность для еще не осуществленных форм взаимоотношений организма со средой.

Преждевременное половое развитие — появление признаков полового созревания: до 8 лет у женщин и до 10 лет у мужчин.

Прогестины — стероидные гормоны желтого тела (основной — прогестерон), относятся к женским половым гормонам.

Проксимальный — расположенный ближе к центру или срединной плоскости тела.

Пронация — движение в локтевом суставе, при котором кости предплечья перекрещиваются между собой (ладонь обращена вниз).

Простагландины — класс биологически активных веществ, производных жирных кислот, обладающих разнообразной физиологической активностью.

Протеинограмма — белковый спектр крови.

Радиализация кисти — усиление развития радиальных (I-II) лучей, происходящее в ходе эволюции кисти человека.

Реактивность — относительно постоянный и характерный для индивида уровень интенсивности реакции.

- Редукционизм** — разложение единого биологического процесса на составляющие, сведение высшей формы материальной организации к низшей.
- Ретикулярная формация** — совокупность нервных структур, расположенных в спинном, продолговатом, среднем мозге и варолиевом мосту и являющихся древней системой двигательного контроля.
- Рилизинг-гормоны** — пептидные нейрогормоны гипоталамуса, стимулирующие (либерины) или угнетающие (статины) выработку т. н. тройных («направленных») гормонов гипофиза.
- Саванна** — тропические злаково-древесные сообщества, распространенные между тропическими лесами и пустынями.
- Сапитальный** — расположенный в переднезаднем направлении.
- Свободные радикалы** — химические частицы, имеющие неспаренный электрон на внешней орбите и обладающие высокой реакционной способностью.
- Серология** — раздел иммунологии, изучающий реакции антигенов с антителами вне организма.
- Сесамоиды** — обычно мелкие косточки в области суставов кисти и стопы.
- Синапс** — специализированный функциональный контакт между возбудимыми клетками; синаптические связи — главный механизм межнейронного взаимодействия.
- Синостоз** — сращение между отдельными костями посредством костной ткани.
- Синхондроз** — хрящевое сращение костей.
- Спирометрия** — измерение количества воздуха, перемещаемого дыхательным аппаратом человека (ЖЕЛ, дополнительный и резервный воздух).
- Стабилизирующий отбор** — форма естественного отбора, благоприятствующая сохранению оптимального в данных условиях фенотипа в популяции.
- Стереотип** — относительно устойчивая система осуществления отдельных условных рефлексов.
- Стероиды** — класс органических полициклических соединений, к числу которых относятся половые гормоны, желчные кислоты, витамины группы D и др. вещества.
- Стресс** — состояние напряжения под влиянием различного рода раздражителей, осуществляющееся в виде общей неспецифической нейро-гормональной реакции.
- Супинация** — движение руки, при котором обе кости предплечья лежат параллельно (ладони обращены вверх).
- Таксон** — группа организмов, связанных той или иной степенью родства.
- Таксономия** — раздел систематики, посвященный принципам, методам и правилам классификации организмов.
- Тактильные (папиллярные) узоры** — рельеф ладоней и подошв (включая пальцы) человека, приматов и некоторых других млекопитающих, богато снабженный чувствительными нервными окончаниями.
- Тектоника литосферных плит** — гипотеза, предполагающая существование крупных блоков земной коры, которые перемещаются в горизонтальном направлении.
- Толерантность экологическая** — способность организма переносить неблагоприятные средовые воздействия.
- Урбанизация** — многосторонний исторический, социально-экономический, демографический и географический процесс повышения роли городов в развитии общества и увеличения удельного веса городского населения.
- Фаланги** — небольшие трубчатые кости, образующие скелет пальцев кисти и стопы; у млекопитающих, в том числе приматов и человека, все пальцы, кроме большого, имеют по три фаланги: проксимальную (основную), среднюю и дистальную (ногтевую).
- Фенотип** — совокупность всех признаков и свойств особи, развившихся в онтогенезе в ходе взаимодействия генотипа с внешней средой.
- Ферменты** — специфические белки, обладающие свойствами биокатализаторов.

Фетализация — способ эволюционных изменений, характеризующийся замедлением темпов онтогенеза органов (систем), следствием чего является сохранение у взрослого организма эмбрионального состояния соответствующих признаков.

Филетическая эволюция — эволюция вида как целого по типу «пласта» без дивергенции.

Филогенез — историческое развитие органического мира в целом и его отдельных таксономических групп.

Фонема — звук — смысловоразличитель, единица языка, с помощью которой различаются и отождествляются слова.

Фронтальный — параллельный поверхности лба.

Хиатус — зияние, разрыв.

Холестерин — тетрациклический ненасыщенный спирт из класса стероидов, исходный продукт биосинтеза стероидных гормонов.

Цветное (цветовое) зрение — способность глаза различать цвета, обусловленная наличием в сетчатке разных типов фоторецепторов с различной спектральной чувствительностью. У человека и большинства обезьян — три типа колбочек, обеспечивающие трихроматическое зрение.

Центральная нервная система — основной отдел нервной системы у животных и человека, состоящий из головного и спинного мозга.

Циркадные ритмы — околосуточные ритмы, повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов с периодом 20—28 часов.

Цирканые (цирканныальные) ритмы — окологодичные ритмы с периодом 10-13 мес, наблюдающиеся в постоянных условиях лаборатории.

Цитоархитектоника мозга — микроскопическая архитектура коры (величина, плотность, расположение нейронов по слоям и колонкам).

Цитология — наука о клетке.

ЭКГ — электрокардиограмма, графическая запись электрических явлений, появляющихся в сердце при его возбуждении.

Экологическая ниша — совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование в природе данного вида.

Экология — наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. Экология человека изучает закономерности взаимодействия человеческого общества и окружающей среды.

Экспрессивность — степень фенотипического проявления одного и того же аллеля определенного гена у разных особей.

Экстероцепторы — высокоспециализированные чувствительные образования, воспринимающие внешние раздражения (механо-, хемо-, термо-, фоторецепторы).

Экстраверсия (см. интроверсия).

Экстрапирамидная система — совокупность мозговых структур (значительная часть коры головного мозга, базальные ганглии, ретикулярная формация, красное ядро, мозжечок и др.), участвующих в координации движений, поддержании мышечного тонуса, проявлении эмоций.

ЭМГ — электромиограмма, запись биотоков в мышце, возникающих в процессе ее сокращения и расслабления.

Эмоции — субъективные реакции организма на различные раздражители, проявления которых связаны с рядом структур мозга (передние отделы новой коры, лимбическая система, гипоталамус и др.).

Эндорфины — пептиды, вырабатываемые в центральной нервной системе позвоночных, вызывающие успокаивающий (седативный) эффект.

Энкефалины — пептиды, вырабатываемые в центральной нервной системе позвоночных, участвующие, наряду с эндорфинами, в регуляции боли и обезболивании.

Эпикантус — складка в области внутреннего угла глаза человека, наиболее часто встречающаяся у монголоидных групп, особенно у детей.

Эпифизы — конечные отделы трубчатых костей, построенные в основном из губчатой ткани.

Эргография — метод для регистрации мышечной работы.

Эстрогены — стероидные женские половые гормоны (эстрадиол, эстрон, эстриол), секретируемые фолликулами яичников, плацентой, отчасти корой надпочечников и семенниками.

Этология — наука о биологических основах поведения животных, преимущественно его генетически обусловленных компонентах.

Эуприматы — «настоящие приматы» (кроме тупайеобразных).

ЭЭГ — электроэнцефалограмма — осциллографический метод исследования биоэлектрических реакций коры головного мозга человека.

К частям IV-V

Адаптация — рост приспособленности популяции в результате эволюционных (генетических) изменений под воздействием какой-либо формы отбора. Может пониматься и как состояние равновесия со средой.

Аклиматизация — длительное физиологическое изменение у индивидуума под воздействием среды в течение нескольких месяцев.

Алель — различные формы одного гена.

Галютип — тесно сцепленный набор аллелей в генетической системе с несколькими локусами (генами).

Ген — сегмент ДНК молекулы с фиксированной (определенной) функцией. Иногда синонимом локуса и аллеля.

Генофонд — совокупность всех генов популяции на данный момент.

Гетерозиготность — наличие у индивида разных аллелей в данном локусе пары гомологичных хромосом.

Гибридизация — скрещивание между особями, принадлежавшими к разным естественным популяциям.

Гомозиготность — наличие у индивида одинаковых аллелей в данном локусе пары гомологичных хромосом.

Дендрограмма — общее название филогенетических схем, изображенных в виде древовидных графиков.

Доминантность — преобладание действия одного гена из пары аллелей, выражающееся в том, что доминантный аллель более или менее отчетливо подавляет проявление другого (рецессивного) аллеля.

Инбридинг — тип скрещивания, при котором особи, состоящие между собой в близком родстве, чаще вступают в брак, чем это имеет место в среднем при случайном образовании брачных пар.

Кроссинговер — обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами.

Клин — возрастание или снижение частоты фенотипов (или соответствующих им аллелей) в виде градиента некоей географической линии.

Приспособленность — вклад (абсолютный или относительный) данного генотипа в создание следующего поколения.

Суперген — группа генов, наследуемая как единое целое.

Фенокопия — модификация фенотипа под воздействием внешней среды, сходная с изменением в результате мутаций.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ АСПЕКТАМ РАСОВОЙ ПРОБЛЕМЫ¹ ЮНЕСКО

Совещание экспертов по биологическим аспектам расовой проблемы.
Москва, 12-18 августа 1964 г.

Эксперты, имена которых перечислены ниже, созданные ЮНЕСКО для того, чтобы изложить свои мнения о биологических аспектах расовой проблемы и, в частности, составить биологические разделы предназначенной к опубликованию декларации о расе и расовых предрассудках, запланированной на 1966 г. в развитие декларации о расе и расовых различиях, составленной в 1951 г., единогласно приняли следующие предложения.

1. Все современные люди относятся к одному виду, называемому *Homo sapiens*, и происходят от одного корня. Остается спорным вопрос о том, как и когда обособились различные группы людей.

2. Биологические различия между людьми определяются различиями в наследственном строении и воздействии среды на наследственную основу. Большая часть этих различий вызывается взаимодействием факторов как того, так и другого порядка.

3. В каждой человеческой популяции наблюдается широкое многообразие наследственных свойств. У человека не существует чистой расы в смысле генетически однородной популяции.

4. Между популяциями, живущими в различных частях земного шара, обнаруживаются существенные различия в средних величинах физических признаков. Во многих случаях эти различия имеют в своей основе и наследственный элемент. Чаще всего они выражаются в различной частоте одних и тех же наследственных признаков.

5. Основываясь на данных о наследственных физических признаках, были выдвинуты различные предложения о делении человечества на большие расы, а последних — на более узкие подразделения (расы, представляющие собой группы популяций, или иногда популяции). Почти всегда выделяются по меньшей мере три большие расы.

Так как географические вариации признаков, используемых в расовых классификациях, сложны и не обнаруживают резких разрывов, то эти классификации, каковы бы они ни были, не могут привести к разделению человечества на строго разграниченные категории. Вследствие сложности человеческой истории место некоторых групп в расовых классификациях может быть установлено с трудом, в частности в отношении тех популяций, которые занимают промежуточное положение.

Многие антропологи, всецело признавая большое значение изменчивости людей, считают, что научная ценность этих классификаций ограничена и что они представляют даже опасность, побуждая к чрезмерным обобщениям.

Различия между особями одной и той же расы или одной и той же популяции часто бывают больше, чем различия в средних величинах между расами или популяциями.

Изменчивые отличительные черты, используемые для характеристики расы, либо наследуются независимо друг от друга, либо обнаруживают варьирующую степень взаимной связи внутри каждой популяции. Поэтому сочетание признаков у большинства особей не соответствует типологической характеристике расы.

6. У человека, как и у животных, генетический состав каждой популяции подчинен модифицирующему воздействию различных факторов естественного отбора, действующего в направлении приспособления к среде, случайных мутаций, заключающихся в изменении определяющих наследственность молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты, и, наконец, случайных изменений частоты качественных наследственных признаков, вероятность которых зависит от величины популяции и от состава семей внутри этой популяции.

Некоторые физические признаки имеют всеобъемлющую и фундаментальную биологическую ценность для существования человека в какой бы то ни было среде. Различия, на которых основываются расовые классификации, не относятся к таким признакам. Поэтому с биологической точки зрения эти различия ни в коем случае не позволяют говорить об общем превосходстве или неполноценности той или иной расы.

¹ Перепечатано с текста, опубликованного в журнале «Вопросы антропологии». 1965. Вып. 20. (Изд-во Московского университета).

7. Эволюция человека обнаруживает свойственные ей особенности первостепенного значения.

Прошлое человеческого вида, ныне расселенного по всей поверхности Земли, изобилует миграциями, а также расширениями и сокращениями территории его расселения. Вследствие этого у человека общая приспособляемость к самым различным условиям обитания преобладает над приспособлением к особым условиям.

Представляется, что успехи, достигнутые человеком в любом плане, осуществлялись на протяжении многих тысячелетий главным образом, если не исключительно, в плане культурных приобретений, а не в плане наследственности. Этим вызывается изменение роли естественного отбора у современного человека.

Вследствие подвижности человеческих популяций и под влиянием общественных факторов смешение различных человеческих групп, ведущее к стиранию образовавшихся различий, играло в истории человеческого вида гораздо более важную роль, чем в истории видов животных. В прошлом любой популяции, любой человеческой расы насчитывалось много случаев смешения, которое имеет тенденцию усиливаться.

Препятствия к смешению у человека носят социальный и культурный характер не в меньшей степени, чем географический.

8. Во все времена наследственные свойства человеческих популяций находятся в состоянии неустойчивого равновесия, вызываемого смешением и действием перечисленных выше механизмов дифференциации. Как общности, определяемые совокупностью свойственных им отличительных черт, человеческие расы находятся в состоянии формирования и распада.

Человеческие расы обычно гораздо менее четко очерчены, чем многие расы животных, и никоим образом не могут быть уподоблены породам домашних животных, которые возникают под влиянием отбора, направленного на определенные цели.

9. Никогда не было установлено, что смешение играет для человека в целом биологически отрицательную роль. Напротив, смешение широко способствует сохранению биологических связей между группами людей и, следовательно, единству человечества в его многообразии.

В биологическом плане последствия брака зависят от индивидуальных свойств брачующихся, но не от их расы. Не существует, следовательно, никакого биологического оправдания ни для запрещения межрасовых браков, ни для советов, направленных против заключения таковых.

10. С момента своего появления человек располагает все более действенными культурными средствами для ненаследственного приспособления.

11. Культурные факторы, разрушающие социальные и географические преграды, расширяют круг брачных связей и действуют таким образом на генетическую структуру популяций, уменьшая случайные колебания (генетический дрейф).

12. Как правило, большие расы занимают обширные территории, охватывающие народы, различающиеся по языку, хозяйству, культуре и т.д.

Никакая национальная, религиозная, географическая, языковая или культурная группа не образует расы *ipso facto*. Понятие расы относится лишь к биологическим свойствам.

Однако люди, говорящие на одном языке и обладающие общей культурой, имеют склонность к заключению браков между собой, что может в некоторой мере вызвать появление совпадения между физическими признаками, с одной стороны, языковыми и культурными — с другой. Но никому не известна причинная связь между теми и другими, и ничто не позволяет приписывать культурные особенности наследственным свойствам.

13. Большинство предлагавшихся расовых классификаций не включают психические свойства в число разграничительных признаков рас.

Наследственность может сказываться на различиях, которые обнаруживают особи одной и той же популяции в ответах на некоторые психологические тесты, применяемые в настоящее время.

Однако никогда не было доказано различие между наследственными свойствами человеческих групп в том, что касается черт, оцениваемых этими тестами. В то же время широко было выявлено влияние естественной, культурной и общественной среды на различия в ответах на эти тесты.

Изучение этого вопроса затрудняется исключительной сложностью выделения возможной доли наследственности в средних различиях, наблюдавшихся между результатами

так называемых испытаний общего умственного развития популяций, различающихся в культурном отношении.

Так же как и некоторые анатомические черты, свойственные человеческому виду, наследственные возможности для расцвета умственных способностей относятся к числу биологических свойств всеобъемлющего значения, поскольку они необходимы для существования вида в любой естественной и культурной среде. Представляется, что народы Земли обладают ныне равными биологическими возможностями для достижения любого уровня цивилизации и что различия между достижениями разных народов должны объясняться целиком историей их культуры.

Тому или иному народу порой приписываются особые психологические свойства. Независимо от того, насколько обоснованы данные утверждения, эти свойства нельзя относить за счет наследственности, пока не будут получены доказательства обратного.

В отношении наследственных возможностей общего умственного развития и способностей к культурным достижениям, так же как и в отношении физических признаков, нельзя оправдать концепцию «высших» и «низших» рас.

Изложенные выше биологические данные находятся в явном противоречии с расистскими положениями. Последние никак не могут претендовать на научное обоснование, и долг антропологов прилагать усилия, чтобы противодействовать искажению результатов их исследований в ненаучных целях.

В совещании принимали участие эксперты

<i>Проф. Найгель Барникот</i>	Факультет антропологии, Университетский колледж, Лондон (С. К.).
<i>Проф. Тадеуш Белицкий</i>	Институт антропологии, Польская Академия наук, Вроцлав (Польша).
<i>Проф. Жан Бенуа</i>	Директор антропологического отдела, Монреальский университет, Монреаль (Канада).
<i>Д-р А. Э. Бойо</i>	Заведующий федеральным научно-исследовательским институтом малярии. Отдел патологии и гематологии, Медицинская школа Лагосского университета, Лагос (Нигерия).
<i>Проф. В. В. Бунак</i>	Институт этнографии, Академия наук, Москва (СССР).
<i>Проф. Я. А. Вальшик</i>	Кафедра антропологии и генетики, Университет им. Я.А. Каменского, Братислава (Чехословакия).
<i>Проф. Сантьяго Геновес (зам. председателя)</i>	Институт исторических исследований, Факультет наук, Университет Мехико, Мехико (Мексика).
<i>Проф. Г.Ф. Дебец (председатель)</i>	Институт этнографии, Академия наук, Москва (СССР).
<i>Д-р Аделаида де Диас-Унгрия</i>	Куратор Музея естественной истории, Каракас (Венесуэла).
<i>Проф. Робер Жессен</i>	Директор центра антропологических исследований, Музей человека, Париж (Франция).
<i>Проф. Жан Иерно (научный руководитель)</i>	Лаборатория антропологии, Факультет наук, Парижский университет (Франция), Институт социологии, Свободный Брюссельский университет, Брюссель (Бельгия).
<i>Д-р Яйя Кан (зам. председателя)</i>	Директор Сенегальского национального центра переливания крови, Дакар (Сенегал).
<i>Проф. Карлтон С. Кун</i>	Куратор университетского музея, Пенсильванский университет, Филадельфия (США).
<i>Проф. Рамакришна Мукерджи (зам. председателя)</i>	Заведующий научно-исследовательским отделом социологии, Индийский Институт статистики, Калькутта (Индия).

<i>Проф. Бернард Рени</i>	Зоологический институт, Вестфальский университет им. Вильгельма, Мюнстер (ФРГ).
<i>Проф. Я.Я. Рогинский</i>	Заведующий кафедрой антропологии, Московский университет, Москва (СССР).
<i>Проф. Франсиско Сальзано</i>	Институт естественных наук, Порто Алегре, Рио-Гранде до Сул (Бразилия).
<i>Проф. Альф Коммерфельп (зам. председателя)</i>	Почетный Проректор Университета Осло, Осло (Норвегия).
<i>Проф. Джемс Н. Стюлер (зам. председателя)</i>	Факультет антропологии, Мичиганский университет, АНН Арбор (США).
<i>Проф. Хишаши Сузуки</i>	Отдел антропологии, Факультет наук, Токийский университет, Токио (Япония).
<i>Д-р Джозеф С. Уайнер</i>	Лондонская школа гигиены и тропической медицины, Лондонский университет, Лондон (С. К.).
<i>Д-р В. П. Якимов</i>	Директор Института антропологии, Московский университет, Москва (СССР).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	5
Введение.....	6
ЧАСТЬ I. ЭВОЛЮЦИОННАЯ АНТРОПОЛОГИЯ.....	9
Глава 1. Место человека в системе животного мира.....	10
§ 1. Общая эколого-географическая и морфофизиологическая характеристика приматов.....	10
§ 2. Человек как примат. Биологические предпосылки очеловечения.....	21
§ 3. Симиальная теория антропогенеза.....	26
Глава 2. Животные предки человека.	
Выделение человеческой линии эволюции.....	30
§ 1. Основные этапы эволюции приматов.....	31
§ 2. Эволюция гоминоидов.....	36
§ 3. Поздние этапы эволюции гоминоидов. Выделение филетической линии человека по палеонтологическим данным.....	39
§ 4. «Молекулярные часы» и «шимпанзоидная гипотеза».....	42
Глава 3. Ранние этапы эволюции гоминид.....	50
§ 1. Двунogie человекообразьяны — австралопитеки.....	50
§ 2. Первые представители рода «человек» (<i>Homo</i>) в Восточной Африке. Олдувайская культура.....	57
§ 3. Трудовая теория антропогенеза Ф. Энгельса. Факторы и критерии гоминизации.....	62
§ 4. Прародина человечества.....	71
Глава 4. Происхождение <i>Homo sapiens</i>.....	76
§ 1. Общая характеристика и периодизация плейстоцена.....	76
§ 2. Краткий обзор ископаемых гоминид Африевразии эпохи плейстоцена.....	81
§ 3. Плейстоценовые гоминиды на территории России и в сопредельных регионах.....	90
§ 4. Время и место возникновения <i>H. sapiens</i> . Гипотезы моно- и полицентризма.....	95
Глава 5. Социальные аспекты происхождения человека.....	108
§ 1. Ранние этапы социогенеза.....	108
§ 2. Современный человек и эволюция.....	119
ЧАСТЬ II. ВОЗРАСТНАЯ АНТРОПОЛОГИЯ.....	126
Глава 6. Общая характеристика постнатального онтогенеза человека.....	128
§ 1. Специфика и периодизация постнатального онтогенеза человека.....	128
§ 2. Перипубертатный период.....	131
Глава 7. Факторы и критерии роста и развития в постнатальном онтогенезе.....	141
§ 1. Факторы роста и развития.....	141
§ 2. Биологический возраст.....	146
Глава 8. Основные особенности онтогенеза человека на современном этапе его биосоциального развития.....	159
§ 1. Акселерация. Эпохальные колебания темпов развития.....	159
§ 2. Старение и продолжительность жизни.....	163

ЧАСТЬ III. КОНСТИТУЦИОНАЛЬНАЯ АНТРОПОЛОГИЯ	175
<i>Глава 9. Конституция человека — комплексная биомедицинская проблема</i>	176
§ 1. Морфологические аспекты конституции.....	176
§ 2. Функциональные аспекты конституции. Понятие о биохимической индивидуальности.....	185
§ 3. Морфофункциональные взаимоотношения.....	189
§ 4. Психофизиологические и психологические аспекты конституции.....	194
§ 5. Генетические основы конституции.....	198
<i>Глава 10. Медицинские и экологические аспекты конституции человека</i>	201
§ 1. Медицинские аспекты конституции.....	201
§ 2. Понятие о физическом развитии («санитарная конституция»).....	203
§ 3. Экологические аспекты конституции.....	207
ЧАСТЬ IV. ПОЛИМОРФИЗМ И ПОЛИТИПИЯ НОМО SAPIENS	222
<i>Глава 11. Популяционный полиморфизм и географическая изменчивость Homo sapiens</i>	224
§ 1. Популяция, изменчивость, полиморфизм.....	224
§ 2. Признаки с непрерывной изменчивостью.....	229
§ 3. Признаки с дискретной изменчивостью.....	245
§ 4. Признаки с другими типами изменчивости.....	253
§ 5. Возрастная изменчивость признаков.....	255
<i>Глава 12. Географическая и популяционная политипия Homo sapiens</i>	258
§ 1. Биологические и социальные термины человеческих общностей.....	259
§ 2. Типологический и популяционные подходы при классифицировании.....	261
§ 3. Морфологическое описание «больших» рас.....	271
§ 4. Географическая локализация и краткое описание основных антропологических типов.....	274
§ 5. Современное распространение антропологических типов.....	286
§ 6. Количественные методы классификаций.....	289
ЧАСТЬ V. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА И ПОЛИТИПИИ НОМО SAPIENS	300
<i>Глава 13. Древний Homo sapiens (Homo sapiens fossilis)</i>	302
§ 1. Некоторые генетико-популяционные, демографические и экологические понятия.....	302
§ 2. Климатогеографические особенности верхнего плейстоцена.....	313
§ 3. Остеологические признаки.....	314
§ 4. Морфологический тип Homo sapiens fossilis.....	315
§ 5. Демографо-экологическая характеристика развития Homo sapiens.....	317
<i>Глава 14. Смешение, адаптация и изоляция Homo sapiens</i>	332
§ 1. Миграция и мигранты.....	332
§ 2. Адаптация и антропологические особенности.....	334
§ 3. Смешение и генный поток как факторы изменчивости.....	340
§ 4. Изоляция и политипия.....	348
<i>Глава 15. Этническая антропология</i>	350
Литература.....	357
Приложение.....	362
Словарь терминов.....	385
Предложения по биологическим аспектам расовой проблемы ЮНЕСКО.....	395