

А.В. Зубова✉, В.Г. Моисеев

Музей антропологии и этнографии им. Петра Великого (Кунсткамера) РАН  
Санкт-Петербург, Россия  
E-mail: zubova\_al@mail.ru

## Дифференцирующие возможности «маркеров архаики» на постоянных верхних вторых молярах: от *Homo erectus* к *Homo altaiensis*

В рамках изучения проблемы влияния архаичных интрогрессий на морфологию зубной системы человека современного вида рассмотрено распределение девяти одонтоскопических признаков на постоянных верхних вторых молярах допалеолитного населения Евразии. Пять из них (эпикриста, задняя ямка, непрерывный косой гребень, трапецевидная форма коронки, дополнительные одонтоглифические элементы) относятся к т.н. «маркерам архаики», для которых предполагается повышенная встречаемость у древних представителей рода *Homo* и пониженная – у современных *H. sapiens*. Также анализировалось распределение частоты редукции гипоконуса и трех дополнительных бугорков – парастыля, бугорка Карабелли и дополнительного дистального бугорка (C5). Сравнивались частоты данных фенотипов у *H. erectus*, *H. ergaster/erectus/georgicus*, *H. antecessor*, европейских среднелейстоценовых *Homo*, китайских гоминин периода среднего и позднего плейстоцена, неандертальцев и денисовцев. Результаты анализа показали, что частоты изученных признаков в пределах рода *Homo* распределяются по-разному. Во всех группах без исключения встречается только непрерывный косой гребень. Большинство других признаков распространяется дискретно, в зависимости от таксономического статуса популяций. Показано, что в раннем и среднем плейстоцене гребень эпикриста локализован на территории Кавказа и Пиренейского полуострова. Парастиль встречен только на денисовских образцах. Среднелейстоценовое население Европы характеризуется пониженными частотами архаичных признаков, упрощенным одонтоглифическим узором и повышенной частотой редукции гипоконуса. По результатам анализа главных компонент распределение большинства анализируемых одонтологических признаков статистически согласуется с таксономической дифференциацией сравниваемых групп и их хронологическим положением.

Ключевые слова: плейстоцен, одонтоскопия, маркеры архаики, эпикриста, редукция гипоконуса, *H. erectus*, неандертальцы, денисовцы, Дманиси, Атапуэрка.

A.V. Zubova✉, V.G. Moiseyev

Peter the Great Museum of Anthropology and Ethnography (The Kunstkamera) RAS  
St. Petersburg, Russia  
E-mail: zubova\_al@mail.ru

## Differentiating Potential of “Archaic Traits” on Permanent Upper Second Molars: from *Homo Erectus* to *Homo Altaiensis*

To reveal the extent of introgression of archaic features into the modern human’s dentition, we analyzed the distribution of nine dental non-metric features on permanent upper second molars of the pre-sapient population of Eurasia. Previously, it was argued that five of these traits, which are usually attributed to the so-called “archaic markers” (epicrista, posterior fovea, crista obliqua, trapezoid crown shape, additional odontoglyphic elements) are more characteristic to the ancient representatives of the genus *Homo* than to modern *H. sapiens*. We also analyzed the distribution of the frequency of hypocone reduction and three additional tubercles – parastyle, Carabelli trait and additional distal cusp (C5). The data on samples of *H. erectus*, *H. ergaster/erectus/georgicus*, *H. antecessor*, European Middle Pleistocene *Homo*, Chinese hominins of the Middle and Late Pleistocene, Neanderthals, and Denisovans were analyzed by the PCA method using taxonomic status of samples as the grouping variable. The results of the analysis reveal that the frequencies of the studied traits are unevenly distributed within the genus *Homo*. While one trait, namely a crista obliqua is present with high frequency in all groups, the other characteristics reveal different distribution patterns. It is shown that in the Early and Middle Pleistocene, the epicrista (transverse crest) is localized in the Caucasus and the Iberian Peninsula

only. The parastyle is found only in Denisovan specimens. The Middle Pleistocene population of Europe is characterized by reduced frequencies of archaic traits, a simplified odontoglyphic pattern, and an increased frequency of hypocone reduction. According to the results of the principal component analysis, the distribution of most of the analyzed dental characteristics is statistically consistent with the taxonomic differentiation of the compared groups and their chronological position.

Keywords: Pleistocene, dental non-metric traits, archaic features, transverse crest, hypocone reduction, *H. erectus*, Neandertals, Denisovans, Dmanisi, Atapuerca.

## Введение

Согласно современным данным, в составе генома современного вида *Homo sapiens* присутствует значительный процент генов, унаследованных им от неандертальцев, денисовцев и других, более древних, видов в пределах рода *Homo*. Часть этих генов представляет собой общие для разных таксонов комплексы, последовательно передающиеся от общих предков. Другая часть появилась в результате горизонтальных биологических контактов первых популяций современного человека с их предшественниками на территории Евразии – неандертальцами и денисовцами [Schaefer, Shapiro, Green, 2021].

Вопрос о влиянии архаичных интрогрессий на одонтологию *Homo sapiens* крайне мало изучен. Для его рассмотрения необходимо определить, какие признаки являлись маркирующими для каждой таксономической группы или палеодема древних *Homo*. На данный момент достаточно четко очерчена только морфологическая специфика неандертальского комплекса [Bailey, 2002], но даже здесь ведутся активные дискуссии о том, является ли он специфически неандертальской апоморфией либо унаследован от более ранних среднеплейстоценовых *Homo* [Martín-Torres et al., 2012]. Для других таксонов в пределах рода *Homo* распределение маркирующих признаков нуждается в изучении.

В отечественной одонтологии была выделена особая категория «архаичных» признаков, иногда обозначаемая как «маркеры генерализованной архаики». К ней были отнесены признаки, с повышенными частотами отмечаемые у представителей древних видов в пределах рода *Homo* и относительно редко встречающиеся в современных популяциях [Халдева, Харламова, Зубов, 2010, с. 61]. Довольно долго они рассматривались только для констатации «архаичности» или «прогрессивности» изучаемого населения в соответствии с концепцией линейности эволюционных изменений от *H. erectus* к *H. sapiens*, но потом исследовательский фокус перешел на анализ их возможностей для дифференциации протоморфных форм, сохранивших предполагаемую морфологическую архаичность палеолитических людей современного вида [Зубова, 2013]. Предварительные результаты анализа их распределения показали в целом пониженную встречаемость «маркеров архаики» у неолитического населения Европы и повышенную – у верхнепалеолитического и неолитического на-

селения Западной Сибири [Там же; Зубова, Чикишева, 2015]. В последующие эпохи это обусловило неравномерную динамику распределения их в западносибирских группах эпохи поздней бронзы и раннего железного века, являющихся потомками как автохтонного населения, так и мигрантов с запада (см., напр.: [Зубова, Кишкурно, Поздняков, 2017; Кишкурно, 2018, 2021]).

Можно было предполагать, что «маркеры архаики» имеют хороший потенциал дифференцирующих возможностей и при сравнении досапиентных популяций, однако обобщающие исследования по этому поводу до сих пор отсутствуют. В данной статье мы представляем предварительные результаты анализа их распределения на верхних вторых молярах у плейстоценового населения Евразии до появления на исторической арене *H. sapiens*. Работа посвящена морфологии верхних вторых моляров, поскольку данные зубы имеют критически важное значение для понимания динамики процесса морфологической редукции, наблюдаемой в пределах рода *Homo*.

Объектом исследования являются девять признаков, регистрируемых на верхних молярах: трапециевидная форма коронки (базовая относительно треугольных, ромбовидных и округлых вариантов), редукция гипоконуса (баллы 3, 3+ суммарно), бугорок Карабелли (баллы 2–5 суммарно), дополнительный дистальный бугорок, парастиль, передний трансверсальный гребень (эпикриста), косой гребень (плагиокриста), задняя ямка и дополнительные одонтоглифические элементы (трирадиусы бугорковых борозд, борозды третьего порядка).

Главная задача работы состояла в анализе географической и хронологической варибельности распределения этих фенотипов и степени ее соответствия таксономической дифференциации досапиентного населения Евразии. Он выполнялся на основании индивидуальных характеристик представителей *H. erectus* (Сангиран, Чжоукоудянь) [Indriati, Antón, 2008; Weidenreich, 1937], *H. ergaster/erectus/georgicus* (Дманиси) [Martín-Torres et al., 2008], *Homo antecessor* (Атапуэрка Гран Долина (TD)) [Bermúdez de Castro, Rosas, Nicolás, 1999], среднеплейстоценовых европейских *Homo* (Атапуэрка Сима де лос Уэсос (SH), Визольяно, Биаш-сент-Ваа) [Martín-Torres et al., 2012; Zanolli et al., 2018; Martín-Francés et al., 2022], *H. neanderthalensis* (Ле Мустье, Леука, Крапина, Мула Герси, Рожок I, Станья, Шанидар, пещера Чагырская)

[Hlusko et al., 2013; Picin et al., 2020; Zubova et al., 2022; неопубликованные данные автора], денисовцев (пещера Денисова, Харбин) [Зубова, Чикишева, Шуньков, 2017; Ni et al., 2021] и гоминин с неоднозначным таксономическим статусом, заселявших территорию Китая в среднем и позднем плейстоцене (Июань, Хесянь, Чаосянь, Хуалундун, Сюйцзяю, Дюшань, [Bailey, Liu, 2010; Liao et al., 2019; Wu et al., 2019; Xing et al., 2014, 2015, 2016]. Общее число использованных образцов составляет 47 единиц. Межгрупповое сопоставление выполнялось при помощи многомерной статистики, методом главных компонент с группирующей переменной. Расчеты выполнялись в программе Statistica for Windows 8.0, наличие или отсутствие признака регистрировалось в бинарной форме как 1 или 0.

### Результаты и обсуждение

Ниже (табл. 1) представлено распределение частот анализируемых признаков в различных группах *Homo*. Уже при визуальном их анализе можно сделать некоторые выводы. Прежде всего, можно отметить минимальную диагностическую ценность косога гребня, который встречается во всех группах. Вариабельность его частот невысока и обусловлена в основном численностью серий. Напротив, очень узко

локализован парастиль, который на верхних вторых молярах встречается пока только у представителей денисовской линии (Денисова 8, Харбин).

Интерес вызывает распределение гребня эпикристы. Он отмечен на всех верхних вторых молярах в Дманиси и у *H. antecessor*, а также у четырех среднеплейстоценовых индивидов из Сима де Лос Уэсос и отсутствует в других группах. Это дает возможность с некоторой долей осторожности предполагать наличие биологической связи между древнейшими популяциями запада Евразии.

Еще один интересный момент связан с редукцией гипоконуса. Формально этот признак относится к категории «прогрессивных» и его повышенная частота свойственна, в первую очередь, *Homo sapiens*. Однако он часто встречается в Атапуэрке SH, а кроме нее отмечен на одном из двух верхних моляров у индивида Хуалундун 6 с территории Китая [Wu et al., 2019, fig. 4]. Это дает некоторые основания предполагать, что на территории Евразии редукция гипоконуса фиксируется уже в среднем плейстоцене, и, соответственно, можно говорить о том, что одонтологическая специфика сапиентной эволюционной линии, проявляющаяся в заметной редукции дистальных зубов, проявилась задолго до окончательного формирования вида *H. sapiens*.

Таблица 1. Распределение анализируемых признаков в сравниваемых группах

Группа		Трапецевидная форма коронки	Редукция гипоконуса	Бугорок Карабелли	C5	Парастиль	Эпикриста	Задняя ямка	Косой гребень	Дополнительные одонтологические элементы
EMPH*	n(N)	16(16)	7(16)	4(16)	10(16)	0(16)	4(16)	6(16)	10(16)	2(16)
	%	100,00	43,75	25,00	62,50	0,00	25,00	37,50	62,50	12,50
HE/E	n(N)	2(2)	0(2)	1(2)	1(2)	0(2)	2(2)	2(2)	0(2)	1(2)
	%	100,00	0,00	50,00	50,00	0,00	100,00	100,00	0,00	50,00
HA	n(N)	1(1)	0(1)	0(1)	1(1)	0(1)	1(1)	1(1)	0(1)	1(1)
	%	–	–	–	–	–	–	–	–	–
HE	n(N)	2(5)	0(5)	1(5)	1(5)	0(5)	0(5)	5(5)	3(5)	5(5)
	%	40,00	0,00	20,00	20,00	0,00	0,00	100,00	60,00	100,00
NEA	n(N)	6(12)	0(12)	0(12)	5(12)	0(12)	0(12)	6(12)	8(12)	12(12)
	%	50,00	0,00	0,00	41,67	0,00	0,00	50,00	66,70	100,00
AMLPH	n(N)	5(7)	1(8)	6(7)	5(7)	0(7)	0(7)	5(7)	5(7)	5(7)
	%	71,43	12,5	85,71	71,43	0,00	0,00	71,43	71,43	71,43
DEN	n(N)	1(3)	0(3)	1(3)	3(3)	2(3)	0(2)	2(2)	2(2)	2(2)
	%	33,30	0,00	33,30	100,00	66,70	0,00	100,00	100,00	100,00

Примечание. DEN – денисовцы, AMLPH – средне- и позднплейстоценовые *Homo* Китая, NEA – неандертальцы, HE – *H. erectus*, HA – *H. antecessor*, HE/E – *H. ergaster/erectus/georgicus*, EMPH – среднеплейстоценовые *Homo* Европы.

\* Представленные частоты могут отличаться в меньшую сторону от представленных в работе [Martínón-Torres et al., 2012, tabl. 13], поскольку использовались только образцы, на которых можно было зафиксировать полный набор признаков.

Авторы публикации данных из Атапуэрки предполагают, что редукция здесь представляет собой гомопластическое явление, не указывающее на ее возможное родство с непосредственными предками *H. sapiens* [Arsuaga et al., 2014]. Однако отсутствие подобной гомоплазии в большинстве других групп, привлеченных для анализа, и практически полное исчезновение ее в досапиентных позднеплейстоценовых популяциях заставляет задуматься об альтернативных точках зрения. Отметим, что редукция гипоконуса в Сима де лос Уэсос сопровождается резким упрощением одонтоглифического узора, что также свойственно человеку современного вида.

По результатам анализа главных компонент, первая главная компонента (ГК 1) дифференцирует европейских среднеплейстоценовых *Homo*, которые располагаются на ее положительном полюсе (рис. 1). Они характеризуются повышенной, по меркам среднего плейстоцена, частотой редуцированных форм гипоконуса и эпикристы, сниженной частотой или отсутствием ромбовидных или округлых верхних вторых моляров (табл. 2). Вместе с этой серией в положительное поле графика попадают находки из Дманиси и *H. antecessor*, где отсутствует редукция гипоконуса, но, как уже было сказано выше, есть эпикриста (рис. 1). Это статистически подтверждает предположение о том, что последний признак может быть маркером наличия непрерывной популяционной

преемственности на территории Европы в раннем и среднем плейстоцене.

У неандертальцев оба этих признака отсутствуют, соответственно, данная группа попадает в отрицательное поле ГК 1 вместе с азиатскими образцами (рис. 1). Ключевое значение для дифференциации в данном случае имеет частота дополнительных одонтоглифических элементов, которая резко снижена в Атапуэрке, но повышена у неандертальцев.

Вторая главная компонента (ГК 2) в области положительных координат по ГК 1 отделяет Дманиси и *H. antecessor* от ЕМРН, за счет различий в частоте редукции гипоконуса. В отрицательном поле ГК 1 она дифференцирует неандертальцев от АМЛРН и денисовцев. Две последние группы характеризуются более высокой частотой бугорка Карабелли, задней ямки и, в случае денисовцев, парастилия (рис. 1). *H. erectus* по данной компоненте занимают нейтральное положение вблизи области нулевых значений ГК 2.

В целом результаты анализа главных компонент показали, что на верхних вторых молярах распределение большинства одонтологических признаков согласуется с таксономической дифференциацией сравниваемых групп и их хронологическим положением, подтверждая предварительные наблюдения, исходящие из рассмотрения табличных частот (табл. 2, рис. 1).

Географическая динамика распределения обсуждаемых признаков внутри таксонов или палеодемов

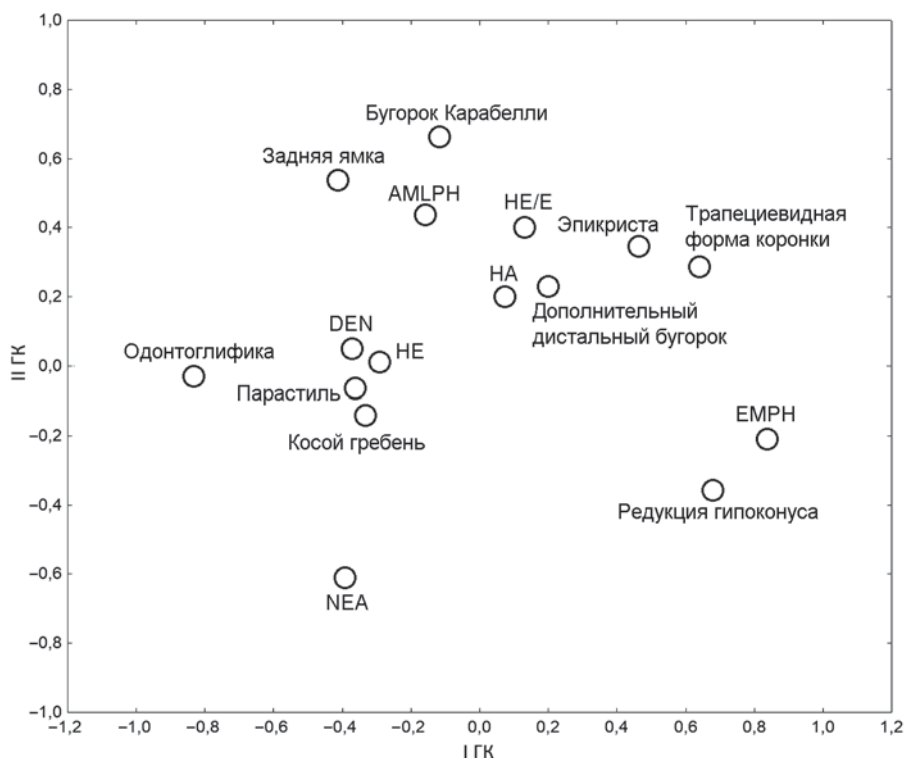


Рис. 1. Распределение сравниваемых серий в пространстве первых двух главных компонент. ДЕН – денисовцы; АМЛРН – средне- и позднеплейстоценовые *Homo* Китая; NEA – неандертальцы; НЕ – *H. erectus*; НА – *H. antecessor*; НЕ/Е – *H. ergaster/erectus/georgicus*; ЕМРН – среднеплейстоценовые *Homo* Европы.

Таблица 2. Статистические нагрузки на одонтологические признаки и категориальную переменную

Название признака	ГК 1	ГК 2
Трапециевидная форма коронки	0,65	0,26
Редукция гипоконуса	0,69	-0,32
Бугорок Карабелли	-0,09	0,62
Дополнительный дистальный бугорок	0,23	0,19
Парастиль	-0,35	-0,02
Эпикриста	0,44	0,48
Задняя ямка	-0,42	0,61
Косой гребень	-0,35	-0,16
Дополнительные одонтоглифические элементы	-0,85	0,03
NEA	-0,43	-0,55
AMLPH	-0,10	0,41
HE	-0,33	0,06
DEN	-0,37	0,07
EMPH	0,81	-0,20
HA	0,05	0,29
HE/E	0,13	0,52

Примечание. Обозначения групп см. подпись к табл. 1.

на данный момент вряд ли может обсуждаться в деталях. Во-первых, часть групп представлена единичными находками. Во-вторых, большая часть обсуждаемых таксонов имела весьма ограниченные ареалы, распространяясь либо только в западной части Евразии, либо только в восточной. Соответственно, географическая изоляция между отдельными популяциями внутри них могла быть относительно незначительна и не оказывать заметное влияние на морфологию верхних вторых моляров.

Возможно, что исключение из этой ситуации представляют среднплейстоценовые палеодемы, которые ранее рассматривались как представители вида *H. heidelbergensis*, с весьма широким ареалом обитания, от Европы до Китая. Однако для обсуждения этого вопроса пока не хватает данных. Можно только отметить, что по результатам нашего анализа на графике индивидуального распределения находок (рис. 2) китайские образцы Чаосянь и Хуалундун 6 попадают в пределы варибельности ЕМРН, соответственно, даже если все эти находки относятся к одному таксону, их географическое положение не повлияло на индивидуальные морфологические характеристики.

В позднем плейстоцене на территории Европы относительно значительным количеством находок с широким географическим размахом от Западной Европы до Алтая представлены неандертальцы. Однако на графике (рис. 2) они формируют очень компакт-

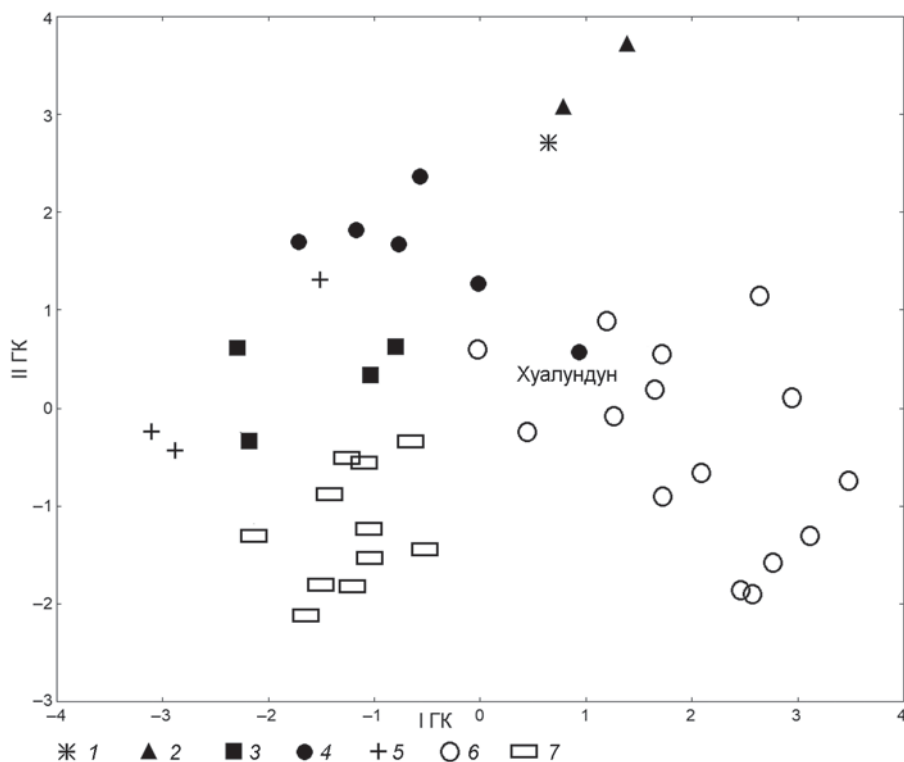


Рис. 2. Распределение индивидуальных находок в пространстве первых двух главных компонент. 1 – *H. antecessor*; 2 – *H. ergaster/erectus/georgicus*; 3 – *H. Erectus*; 4 – средне- и позднплейстоценовые *Homo* Китая; 5 – денисовцы; 6 – среднплейстоценовые *Homo* Европы; 7 – неандертальцы.



ную группу, разнообразие внутри которой значительно ниже, чем внутри предшествующих ей ЕМРН. У них отсутствует четыре признака из девяти, в частности, эпикриста и редукция гипоконуса. Это может свидетельствовать о демографическом кризисе на территории Европы в конце среднего плейстоцена, в результате которого здесь могли исчезнуть или резко сократить свое присутствие представители эволюционных линий, маркируемых последними двумя признаками.

Обусловить предполагаемый кризис могли климатические изменения, связь которых с периодическими вымираниями европейских плейстоценовых популяций и влияние на формирование неандертальцев уже обсуждалась [Dennell, Martín-Torres, Bermúdez de Castro, 2011]. Оставшееся население могло пройти через резкое сокращение численности, обусловившее низкий уровень внутривидового разнообразия и повышение частот специализированных одонтологических признаков, сформировавших т.н. «неандертальский» комплекс, на верхних вторых молярах проявляющийся в повышенном количестве ромбовидной формы коронки и отсутствии редукции [Bailey, 2002]. По результатам нашего анализа признаком такой специализации может являться изолированное от других средне- и позднплейстоценовых находок положение неандертальских образцов на графике (см. рис. 1, 2). Географическая дифференциация индивидуальных популяций на морфологию верхних вторых моляров влияния не оказала.

На территории Азии в позднем плейстоцене наблюдается несколько иная ситуация. Здесь не наблюдается выраженной дифференциации по частотам отдельных признаков или их комбинаций между представителями различных таксономических групп или палеодемов, что свидетельствует о большей, чем в Европе, степени популяционной преемственности между древнейшим и позднплейстоценовым населением. К позднему плейстоцену относятся образцы денисовской линии – Денисова 4, Денисова 8 и Харбин, и находки периода финального плейстоцена – Сюцзяяо и Дюшань. Как видно (рис. 2), они не формируют общей совокупности, распадаясь на два блока. Денисова 8 и Харбин близки к эректусам Сангирана, тогда как Денисова 4, Сюцзяяо и Дюшань близки к находкам Июань и Хесянь. Географических градиентов в распределении признаков не прослеживается, но нужно отметить, что в среднем АМЛРН ближе к европейским и кавказским группам, чем денисовцы и *H. erectus* (см. рис. 1).

### Заключение

Проведенный анализ дифференцирующих возможностей «маркеров архаики» на верхних вторых молярах плейстоценового населения Евразии показал, что дифференцирующая сила каждого из них раз-

лична, но в комплексе они надежно дифференцируют древние группы друг от друга. При этом частоты рассмотренных признаков имеют различные модели распределения. Наиболее широко распространен непрерывный косой гребень, повышенная частота которого не имеет дифференцирующей ценности и встречена во всех изученных сериях. Возможно, аналогичной модели подчиняется распределение бугорка Карабелли. Единственное отличие в данном случае заключается в повышении его частоты у АМЛРН.

Распределение задней ямки меняется с течением времени: у *H. erectus* и в Дманиси она встречена с максимальными частотами, затем в Азии ее частота остается стабильно высокой, тогда как в Европе заметно понижается в среднем плейстоцене, и в дальнейшем это сохраняется у неандертальцев.

Гребень эпикриста имеет строгую географическую локализацию на территории Кавказа и Пиренейского полуострова, маркируя возможную связь между древнейшими пластами населения юга Европы. Парастиль, как уже было сказано, имеет еще более узкую локализацию, встречаясь только у денисовцев.

### Благодарности

Статья подготовлена в рамках плановой темы НИР МАЭ РАН «Центры этно- и культурогенеза и контактные зоны в Евразии и Америке в конце плейстоцена и голоцене (по данным физической антропологии, археологии и этнологии)».

### Список литературы

- Зубова А.В.** Предварительные результаты изучения архаичной составляющей одонтологических комплексов населения Евразии // Вестн. антропологии. – 2013. – № 4. – С. 107–127.
- Зубова А.В., Кишкурно М.С., Поздняков Д.В.** Одонтологическая характеристика андроновского населения Степного Алтая по материалам могильника Рублево VIII // Проблемы археологии, этнографии и антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2017. – Т. XXIII. – С. 326–330.
- Зубова А.В., Чикишева Т.А.** Морфологический комплекс зубов человека со стоянки Афонтова Гора II и его положение в системе одонтологической дифференциации верхнепалеолитического населения Северной Евразии // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2015. – Т. 43, № 4. – С. 135–143.
- Зубова А.В., Чикишева Т.А., Шуньков М.В.** Морфологическая характеристика постоянных моляров из палеолитических слоев Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2017. – Т. 45, № 3. – С. 121–134.
- Кишкурно М.С.** Происхождение носителей каменной культуры Новосибирского Приобья по одонтологическим данным из могильника Быстровка-3 (III–I вв. до н.э.) // Camera Praehistorica. – 2018. – № 1. – С. 134–147.

**Кишкурно М.С.** Одонтоскопическая характеристика серии тагарской культуры из курганного могильника Станция Казановская-1 // Проблемы археологии, этнографии и антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. – Т. XXVII. – С. 459–467.

**Халдеева Н.И., Харламова Н.В., Зубов А.А.** Сравнительное одонтологическое исследование «классических» западноевропейских неандертальцев // Вестн. антропологии. – 2010. – Вып. 18. – С. 60–87.

**Arsuaga J.L., Martínez I., Arnold L.J., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Sharp W.D., Quam R.M., Falguères C., Pantoja-Pérez A., Bischoff J., Poza-Rey E., Parés J.M., Carretero J.M., Demuro M., Lorenzo C., Sala N., Martínón-Torres M., García N., Alcázar de Velasco A., Cuenca-Bescós G., Gómez-Olivencia A., Moreno D., Pablos A., Shen C.-C., Rodríguez L., Ortega A.I. García R., Bonmatí A., Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E.** Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos // Science. – 2014. – Vol. 344 (6190). – P. 1358–1363.

**Bailey S.E.** Neandertal Dental Morphology: Implications for Modern Human Origins. PhD. Dissertation. – Arizona State Univ., Tempe. – 2002.

**Bailey S.E., Liu W.** A comparative dental metrical and morphological analysis of a Middle Pleistocene hominin maxilla from Chaoxian (Chaohu), China // Quatern. Intern. – 2010. – Vol. 211 (1-2). – P. 14–23.

**Bermúdez de Castro J.M., Rosas A., Nicolás M.E.** Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain) // J. of Hum. Evol. – 1999. – Vol. 37 (3–4). – P. 523–566.

**Dennell R.W., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M.** Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe // Quatern. Sci. Reviews. – 2011. – Vol. 30. – P. 1511–1524.

**Hlusko L.J., Carlson J.P., Guatelli-Steinberg D., Krueger K.L., Mersey B., Ungar P.S., Defleur A.** Neandertal teeth from Moula-Guercy, Ardèche, France // Am. J. of Phys. Anthropol. – 2013. – Vol. 151 (3). – P. 477–491.

**Indriati E., Antón S.** Earliest Indonesian facial and dental remains from Sangiran, Java: a description of Sangiran 27 // Anthropol. Sci. – 2008. – Vol. 116 (3). – P. 219–229.

**Liao W., Xing S., Li D., Martínón-Torres M., Wu X., Soligo C., Bermúdez de Castro J.M., Wang W., Liu W.** Mosaic dental morphology in a terminal Pleistocene hominin from Dushan Cave in southern China // Scientific Reports. – 2019. – N 9. – P. 1–14.

**Martín-Francés L., Bermúdez de Castro J.M., Martínez de Pinillos M., Martínón-Torres M., Arsuaga J.L., Bertrand B., Vialet A.** Middle Pleistocene hominin teeth from Biache-Saint-Vaast, France // Archaeological and Anthropological Sciences. – 2022. – Vol. 14. – P. 215.

**Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Margvelashvili A., Prado L., Lordkipanidze D., Vekua A.** Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study // J. of Hum. Evol. – 2008. – Vol. 55 (2). – P. 249–273.

**Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Prado-Simón L., Arsuaga J.L.** Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain) // J. of Hum. Evol. – 2012. – Vol. 62, N 1. – P. 7–58.

**Ni X., Ji Q., Wu W., Shao Q., Ji Y., Zhang C., Liang L., Ge J., Guo Z., Li J., Li Q., Grun R., Stringer C.** Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage // The Innovation. – 2021. – Vol. 2 (3). – P. 100130.

**Picin A., Hajdinjak M., Nowaczewska W., Benazzi S., Urbanowski M., Marciszak A., Fewlass H., Socha P., Stefaniak K., Żarski M., Wiśniewski A., Hublin J.-J., Nadachowski A., Talamo S.** New perspectives on Neandertal dispersal and turnover from Stajnia Cave (Poland) // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10. – P. 14778.

**Schaefer N.K., Shapiro B., Green R.E.** An ancestral recombination graph of human, Neandertal, and Denisovan genomes // Sci. Adv. – 2021. – Vol. 7. – eabc0776.

**Weidenreich F.** The Dentition of Sinanthropus Pekinensis: A Comparative Odontology of the Hominids. Palaeontologia Sinica (China. Geological Survey): New Series No. 1. – Peking, 1937. – 121 p.

**Wu X.-J., Pei S.-W., Cai Y.-J., Tong H.-W., Li Q., Dong Z., Sheng J.-C., Jin Z.-T., Ma D.D., Xing S., Li X.-L., Cheng X., Cheng H., de la Torre I., Edwards R.L., Gong X.-C., An Z.-S., Trinkaus E.** Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation // PNAS. – 2019. – Vol. 116 (20). – P. 9820–9824.

**Xing S., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.-M., Wu X., Liu W.** Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China // American Journal of Physical anthropology. – 2015. – Vol. 156 (2). – P. 224–240.

**Xing S., Sun C., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Han F., Zhang Y., Liu W.** Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China // J. of Hum. Evol. – 2016. – Vol. 95. – P. 33–54.

**Xing S., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Zhang Y., Fan X., Zheng L., Huang W., Liu W.** Middle Pleistocene Hominin Teeth from Longtan Cave, Hexian, China // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9 (12). – e114265.

**Zanolli C., Martínón-Torres M., Bernardini F., Boschian G., Coppa A., Dreossi D., Mancini L., Martínez de Pinillos M., Martín-Francés L., Bermúdez de Castro J.M., Tozzi C., Tuniz C., Macchiarelli R.** The Middle Pleistocene (MIS 12) human dental remains from Fontana Ranuccio (Latium) and Visogliano (Friuli-Venezia Giulia), Italy. A comparative high-resolution endostructural assessment // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13 (10). – e0189773.

**Zubova A.V., Moiseyev V.G., Kulkov A.M., Otcherednoy A.K., Markin S.V., Kolobova K.A.** Maxillary second molar from the Rozhok I Micoquian site (Azov Sea region): Another link between Eastern Europe and Siberia // J. of Hum. Evol. – 2022. – Vol. 168. – 103209.

## References

- Arsuaga J.L., Martínez I., Arnold L.J., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Sharp W.D., Quam R.M., Falguères C., Pantoja-Pérez A., Bischoff J., Poza-Rey E., Parés J.M., Carretero J.M., Demuro M., Lorenzo C., Sala N., Martínón-Torres M., García N., Alcázar de Velasco A., Cuenca-Bescós G., Gómez-Olivencia A., Moreno D., Pablos A., Shen C.-C., Rodríguez L., Ortega A.I. García R., Bonmatí A., Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 2014. Vol. 344 (6190). P. 1358–1363. doi:10.1126/science.1253958
- Bailey S.E. Neandertal Dental Morphology: Implications for Modern Human Origins: PhD. Dissertation. Arizona State University, Tempe, 2002.
- Bailey S.E., Liu W. A comparative dental metrical and morphological analysis of a Middle Pleistocene hominin maxilla from Chaoxian (Chaohu), China. *Quaternary International*, 2010. Vol. 211 (1–2). P. 14–23. doi:10.1016/j.quaint.2009.01.008
- Bermúdez de Castro J. M., Rosas A., Nicolás M.E. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 1999. Vol. 37 (3–4). P. 523–566. doi:10.1006/jhev.1999.0323
- Dennell R.W., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M. Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe. *Quaternary Science Reviews*, 2011. Vol. 30. P. 1511–1524. doi:10.1016/j.quascirev.2009.11.027
- Hlusko L.J., Carlson J.P., Guatelli-Steinberg D., Krueger K.L., Mersey B., Ungar P.S., Defleur A. Neandertal teeth from Moula-Guercy, Ardèche, France. *American Journal of Physical Anthropology*, 2013. Vol. 151 (3). P. 477–491. doi:10.1002/ajpa.22291
- Indriati E., Antón S. Earliest Indonesian facial and dental remains from Sangiran, Java: a description of Sangiran 27. *Anthropological Science*, 2008. Vol. 116 (3). P. 219–229. doi:10.1537/ase.070814
- Khaldeeva N.I., Kharlamova N.V., Zubov A.A. Sravnitel'noe odontologicheskoe issledovanie «klassicheskikh» zapadnoevropeiskikh neandertal'tsev. *Vestnik Antropologii*, 2010. No. 18. P. 60–87. (In Russ.).
- Kishkurno M.S. The origin of Kamenskaya culture population from the Novosibirsk Ob region according to dental data from the burial-ground Bystrovka-3 (III–I centuries BC). *Camera Praehistorica*, 2018. No. 1. P. 134–147. (In Russ.). doi:10.33291/26583828.2018-(1)-9
- Kishkurno M.S. Odontoscopy of the tagar population series based on materials from Stantsiya Kazanovskaya-1 burial mound. In *Problems of Archaeology, Ethnography, Anthropology of Siberia and Neighboring Territories*, 2021. Vol. 27. P. 459–467. (In Russ.) doi:10.17746/2658-6193.2021.27.0459-0467
- Liao W., Xing S., Li D., Martínón-Torres M., Wu X., Soligo C., Bermúdez de Castro J.M., Wang W., Liu W. Mosaic dental morphology in a terminal Pleistocene hominin from Dushan Cave in southern China. *Scientific Reports*, 2019. No. 9. P. 1–14. doi:10.1038/s41598-019-38818-x
- Martín-Francés L., Bermúdez de Castro J.M., Martínez de Pinillos M., Martínón-Torres M., Arsuaga J.L. Bertrand B., Vialet A. Middle Pleistocene hominin teeth from Biache-Saint-Vaast, France. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 2022. Vol. 14. P. 215. doi:10.1007/s12520-022-01680-6
- Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Margvelashvili A., Prado L., Lordkipanidze D., Vekua A. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study. *Journal of Human Evolution*, 2008. Vol. 55 (2). P. 249–273. doi:10.1016/j.jhev.2007.12.008
- Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Prado-Simón L., Arsuaga J.L. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, 2012. Vol. 62, No. 1. P. 7–58. doi:10.1016/j.jhev.2011.08.007
- Ni X., Ji Q., Wu W., Shao Q., Ji Y., Zhang C., Liang L., Ge J., Guo Z., Li J., Li Q., Grun R., Stringer C. Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage. *The Innovation*, 2021. Vol. 2 (3). P. 100–130. doi:10.1016/j.xinn.2021.100130
- Picin A., Hajdinjak M., Nowaczewska W., Benazzi S., Urbanowski M., Marciszak A., Fewlass H., Socha P., Stefaniak K., Żarski M., Wiśniewski A., Hublin J.-J., Nadachowski A., Talamo S. New perspectives on Neanderthal dispersal and turnover from Stajnia Cave (Poland). *Scientific Reports*, 2020. Vol. 10. P. 14778. doi:10.1038/s41598-020-71504-x
- Schaefer N.K., Shapiro B., Green R.E. An ancestral recombination graph of human, Neandertal, and Denisovan genomes. *Science Advance*, 2021. Vol. 7. eabc0776. doi:10.1126/sciadv.abc0776
- Weidenreich F. The Dentition of *Sinanthropus Pekinensis*: A Comparative Odontography of the Hominids. In *Palaeontologia Sinica (China. Geological Survey): New Series No. 1*. Peking, 1937. 121 p.
- Wu X.-J., Pei S.-W., Cai Y.-J., Tong H.-W., Li Q., Dong Z., Sheng J.-C., Jin Z.-T., Ma D.D., Xing S., Li X.-L., Cheng X., Cheng H., de la Torre I., Edwards R.L., Gong X.-C., An Z.-S., Trinkaus E. Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation. *PNAS*, 2019. Vol. 116 (20). P. 9820–9824. doi:10.1073/pnas.1902396116
- Xing S., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.-M., Wu X., Liu W. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology*, 2015. Vol. 156 (2). P. 224–240. doi:10.1002/ajpa.22641
- Xing S., Sun C., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Han F., Zhang Y., Liu W. Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China. *Journal of Human Evolution*. 2016. Vol. 95. P. 33–54.
- Xing S., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Zhang Y., Fan X., Zheng L., Huang W., Liu W. Middle



Pleistocene Hominin Teeth from Longtan Cave, Hexian, China. *PLoS ONE*, 2014. Vol. 9 (12). e114265. doi:10.1016/j.jhevol.2016.03.004

**Zanolli C., Martín-Torres M., Bernardini F., Boschian G., Coppa A., Dreossi D., Mancini L., Martínez de Pinillos M., Martín-Francès L., Bermúdez de Castro J.M., Tozzi C., Tuniz C., Macchiarelli R.** The Middle Pleistocene (MIS 12) human dental remains from Fontana Ranuccio (Latium) and Visogliano (Friuli-Venezia Giulia), Italy. A comparative high resolution endostructural assessment. *PLoS ONE*, 2018. Vol. 13 (10). e0189773. doi:10.1371/journal.pone.0189773

**Zubova A.V.** Predvaritel'nye rezul'taty izucheniya arkhainoi sostavlyayushchei odontologicheskikh kompleksov naseleniya Evrazii. *Vestnik Antropologii*, 2013. No. 4. P. 107–127. (In Russ.).

**Zubova A.V., Chikisheva T.A.** Human teeth from the Upper Paleolithic site of Afontova gora II, Southern Siberia: morphology and affinities. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 2015. Vol. 43, No. 4. P. 135–143. doi:10.17746/1563-0102.2015.43.4.135-143

**Zubova A.V., Chikisheva T.A., Shunkov M.V.** The morphology of permanent molars from the Paleolithic layers of

Denisova cave. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 2017. Vol. 45, No. 1. P. 121–134. doi:10.17746/1563-0110.2017.45.1.121-134

**Zubova A.V., Kishkurno M.S., Pozdnyakov D.V.** Odontological Characteristics of the Forest-Steppe Altai Andronovo Population based on the Materials from the Rublyovo VIII Burial Ground. In *Problems of Archaeology, Ethnography, Anthropology of Siberia and Neighboring Territories*, 2017. Vol. 23. P. 326–330. (In Russ.).

**Zubova A.V., Moiseyev V.G., Kulkov A.M., Otcherednoy A.K., Markin S.V., Kolobova K.A.** Maxillary second molar from the Rozhok I Micoquian site (Azov Sea region): Another link between Eastern Europe and Siberia. *Journal of Human Evolution*, 2022. Vol. 168. P. 103209. doi:10.1016/j.jhevol.2022.103209

Зубова А.В. <https://orcid.org/0000-0002-7981-161X>

Моисеев В.Г. <https://orcid.org/0000-0003-1748-2686>

*Дата сдачи рукописи: 29.08.2024 г.*