

ЭО, 2010 г., № 5

© С.Б. Боруцкая

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ МИОЦЕНОВЫХ ГОМИНОИДОВ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ДВУНОГОСТИ ГОМИНИД

Ключевые слова: миоцен, плиоцен, египтопитек, моротопитек, проконсул, кениапитек, дриопитек, ореопитек, сахелантроп, оррорин, ардипитек, австралопитек, локомоция, ортоградность, бипедия, проноградность, семиортоградность

Становление двуногости предков гоминид послужило в ходе филогенеза отряда приматов отправным этапом эволюции рода *Homo*. Уже много десятилетий антропологами всего мира дискутируются вопросы, связанные с процессом перехода общей предковой формы африканских понгид и гоминид к двуногому передвижению. Во-первых, эти разногласия касаются времени появления и существования обсуждаемой переходной формы. Во-вторых, это предположения относительно экологических и этологических причин, побуждавших наших предков более часто использовать бипедию. Дискутируется и вопрос о том, что из себя в плане локомоции и морфологии могла представлять эта искомая форма. Открытым остается вопрос о “кандидате” на роль этого переходного звена, которое мы пытаемся определить среди имеющихся на сегодняшний день находок высших миоценовых гоминоидов. Вероятнее всего, искомая общая форма африканских понгид и протогоминид (австралопитеков афарских) обитала в Африке во временном интервале 6–8 млн. лет назад. Из ныне известных находок в качестве искомой формы имеет смысл рассматривать сахелантропов, орроринов и ардипитеков. По совокупности признаков скелета, сочетанию морфологических адаптаций к древесным локомоциям и способности иногда передвигаться на двух ногах, вероятнее всего, искомая промежуточная форма должна была быть более всего сходна с ардипитеками, жившими более 5 млн лет назад. *

Происхождение бипедии гоминид всегда было самой важной проблемой в антропологии. Именно становление двуногости предков человека послужило в ходе филогенеза отряда приматов отправным этапом эволюции рода *Homo*. Актуальность проблемы связана с тем, что вот уже много десятилетий между антропологами всего мира дискутируются вопросы, связанные с процессом перехода общей предковой формы африканских понгид и гоминид к двуногому передвижению. Во-первых, это разногласия относительно времени появления и существования обсуждаемой переходной формы. Во-вторых, это предположения относительно экологических и этологических причин, побуждавших наших предков более часто использовать бипедию. Дискутируется и вопрос о том, что из себя могла представлять эта искомая форма, точнее говоря, какова она была в плане локомоторной специализации и, соответственно, адаптивных морфологических особенностей. И, наконец, открытым остается, и, вероятно, еще долго будет оставаться вопрос о “кандидате” на роль этого переходного звена, которое мы пытаемся определить среди имеющихся на сегодняшний день находок высших миоценовых гоминоидов.

Светлана Борисовна Боруцкая – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры антропологии, биологический факультет МГУ; e-mail: vasbor1@yandex.ru

* Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-06-00496а).

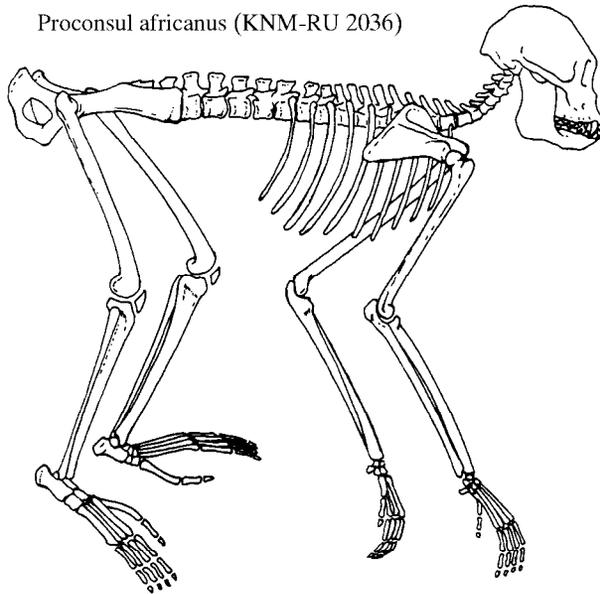
Согласно биомолекулярным и палеонтологическим данным, первоочередное значение в поиске “недостающего звена” приобретают скелетные материалы гоминоидов, живших в хронологическом интервале примерно 8–5 млн лет назад (Хрисанфова 1987). В связи с открытием преавстралопитековой формы ардипитека возникло мнение, что разделение линий понгид и гоминид произошло между 6 и 5 млн лет назад (Lieberman 2001). Однако последние находки оррорин (датировка – около 6 млн лет назад), явно обладавших бипедией, сделанные в Кении в 2000 г., а также сахелантропа, датированного 7 млн лет назад и, предположительно, также обладавшего бипедией, заставляют удреვნить время дивергенции.

Исходной формой гоминоидов считается фэйюмский антропоид египтопитек, обитавший на территории современного Фэйюмского оазиса (Египет) немногим более 30 млн лет назад (Хрисанфова 1987; MacLatchy 2004). Этот примат, по всей видимости, являлся генерализованной четвероногой древесной формой, сходной по особенностям локомоции с современными мартышками, макаками, а, возможно, и с некоторыми широконосими обезьянами, прежде всего с ревуном. Есть мнение, что в процессе движения он мог использовать подвешивания на кистях и стопах, но брахиация ему еще не была свойственна (Simons 1983; Schon 1984; Хрисанфова 1987; Хрисанфова, Перевозчиков 1991).

Плиопитек и лимнопитек были, вероятно, древесными четвероногими обезьянами (Aiello 1980; Andrews 1978; Andrews, Simons 1977; Fleagle 1983; цит. по Решетову 1986); в другой литературе указывается на их брахиаторную специализацию (Харитонов 1987). Существует мнение, что азиатские плиопитеки были предками современных гиббонов, а восточно-африканские формы плио- и лимнопитеков, будучи более массивными, имели менее выраженные брахиаторные признаки, поскольку им нередко приходилось преодолевать водоразделы, спускаясь на землю. Изменения климатической обстановки в плиоцене привели к их вымиранию (Решетов 1966). Изложенный выше материал указывает на то, что перечисленные формы не могли стоять на эволюционной лестнице даже близко к общим предковым формам гоминид и африканских понгид.

На рубеже олигоцена и миоцена на территории современной Уганды обитали, вероятно, самые ранние, можно сказать, первые истинные гоминоиды – моротопитеки (*Morotopithecus bishopi*), которых в свое время чуть не отнесли к группе проконсулов, живших немного позже. Моротопитеки имеют датировку около 20,6 млн лет назад и представляют особый интерес в связи с поиском первого истинного миоценового гоминоида или протогоминоида (MacLatchy 2004). Показательным является факт сочетания в скелете моротопитеков признаков свободы движения передней конечности и морфологической адаптации к повышенной весовой нагрузке в позвоночнике и, по некоторым показателям, – на бедренных костях. При этом целый комплекс признаков бедренных костей все же сближает моротопитеков с проноградными церкопитековыми обезьянами (Боруцкая, Васильев 2004). Моротопитеки были довольно крупными гоминоидами, и можно предположить, что именно они (возможно, параллельно с какими-то еще неизвестными приматами миоцена) начали осваивать knuckle-walking локомоцию (Там же). Есть также мнение, что этим приматам была характерна и кривизна (MacLatchy 2004).

Датировка более поздних проконсулов – около 19 млн лет назад. Ныне известно четыре вида этих гоминоидов. Изучая тазобедренные суставы *Proconsul africanus* и *Proconsul nyanzae*, Вард определил, что эти антропоиды передвигались четвероногими проноградными способами, редко используя прыжки и бег (Ward 1992). Другие исследователи считают, что проконсулы являлись вариантом четвероногих миоценовых дриопитеков (Харитонов 1987; Хрисанфова 1987), или, возможно, были полубрахиаторами (Morbeck 1975; цит. по Хрисанфовой 1978; Aiello 1980). Изучение Нейпиром и Девисом конечностей и рельефа прикрепления дельтовидной мышцы *Proconsul*



Реконструкция скелета проконсула африканского (по *Simons* 1972)

africanus показало, что эта форма антропоморфов обязательно была способна к брахиации, наподобие шимпанзе (*Рогинский, Левин* 1978).

Исследования Ландон показали, что проконсулы, скорее всего, выработали адаптацию к лазанию по деревьям, также как и среднемиоценовые кенияпитеки, филогенетическое и таксономическое положение которых пока не достаточно ясно (*Хрисанфова* 1987, 1991; *Bunney* 1985; *Langdon* 1985; *Pickford* 1986; *Senut* 1988, 1989).

Есть мнение, что проконсулы были достаточно генерализованными полудревесными проноградными обезьянами, не достигшими высокого уровня специализации. Особенно это касается некрупных форм *Proconsul africanus*, *Proconsul nyanzae* и *Proconsul heseloni* и в первую очередь африканского проконсула, скелет которого представлен наиболее полно (*Simons* 1972; *Боруцкая, Васильев* 2004). У самого крупного вида проконсулов – *Proconsul major* – наряду с древесными признаками предполагается большая адаптация к наземной локомоции (*Fleagle* 1983; *McHenry, Corruccini* 1980; *MacLatchy* 2004).

После открытия в Кении еще одного гоминоида – афропитека (*Afropithecus*) – было проведено сопоставление его лицевого черепа с таковым у проконсулов и моротопитеков. О локомоторных особенностях афропитека судить пока нет возможности из-за отсутствия соответствующего скелетного материала. Был обнаружен ряд сходств и отличий в лицевом черепе афропитека с таковым у разных проконсулов и моротопитеков (*MacLatchy* 2004). Афропитеки, по-видимому, действительно являлись миоценовыми гоминоидными обезьянами, однако не самыми древними: они, по крайней мере, на 2,5–4,5 млн лет моложе моротопитеков и чуть меньше – проконсулов.

Исследование таранных костей *Kenyanthropus wickeri* Вудом показало большее сходство с подобными костями четвероногих обезьян типа павианов и мартышек, нежели антропоморфных, что еще раз доказывает неопределенность положения кенияпитеков в генеалогии гоминоид (*Рогинский, Левин* 1978).

Не выработано и общее мнение в вопросе о локомоции дриопитеков. Одни исследователи полагают, что эти приматы (в частности, дриопитек фонтанов) были knuckle-walkers (*Aiello* 1980), другие считают их наземными четвероногими обезьянами, имев-

шими генерализованную церкопитекоидную структуру, без адаптаций к брахиации и к бипедии (*Харитонов* 1987). Исследование запястья дриопитека африканского выявило сходство с современными ревунами и паукообразными обезьянами. В связи с этим делается вывод, что дриопитеки, скорее всего, были четвероногими формами, способными использовать передние конечности для подвешивания и качания, а также проноградного перемещения по земле с опорой на ладонь (а не на согнутые фаланги, как это делают крупные современные антропоморфы) (*Schon, Ziemer* 1973).

Ныне известно большое разнообразие миоценовых дриопитековых приматов, особенно в Европе. Они обнаружены на территории современных Франции, Германии, Испании, Австрии, Венгрии и др. (*Eronen, Rook* 2004). К сожалению, значительное количество форм, относимых к роду *Dryopithecus*, представлено лишь фрагментами скелета (главным образом зубами). Отсутствие достаточного морфологического материала мио-плиоценовых гоминоидов – уранопитека (Греция), рудапитека (Венгрия), удабнопитека (Грузия), анкарапитека (Турция) и др., которые, предположительно, могли бы иметь отношение к магистральной линии эволюции гоминоидов, не позволяет оценить их локомоторные особенности (*Нестурх* 1958; *Рогинский, Левин* 1978; *Хрисанфова, Перевозчиков* 1991; *Eronen, Rook* 2004).

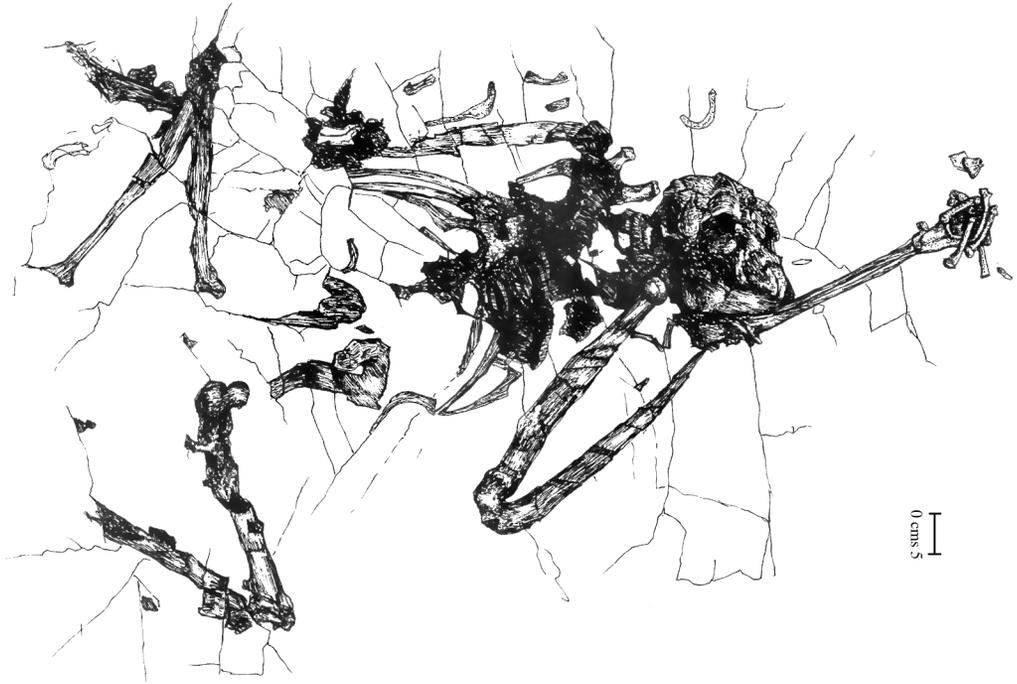
До недавнего времени считалось: миоценовые человекообразные обезьяны еще практически не сформировали морфологических приспособлений к выпрямленному положению тела (*Хрисанфова* 1978; *Юровская* 1989) и настоящие специализации к бипедии появляются только в позднем миоцене, что наблюдается у ореопитеков.

Есть мнение, что ореопитеки были специализированными брахиаторами болотистых лесов (*Юровская* 1974). Прослеживается связь их с раннемиоценовыми африканскими антропоидами, однако ореопитеков обычно называют представителями параллельной, парагоминидной линии эволюции (*Хрисанфова, Перевозчиков* 1991). Ряд исследований скелета ореопитеков позволил многим авторам прийти к заключению, что позвоночник и скелет задних конечностей несут в себе целый комплекс черт, связанных с потенциальными возможностями этих гоминоидов передвигаться по земле на двух ногах. По всей видимости, ореопитеки были весьма массивными формами и при этом медлительными брахиаторами. Ореопитеки, скорее всего, хорошо освоили самый нижний ярус леса и практически не выходили на более или менее открытые пространства. А следовательно, и не могли совершенствоваться бипедией.

Примечательны некоторые показатели скелета кисти и стопы ореопитеков. Дело в том, что фаланги кисти и пястные кости слабо изогнуты, а первый палец кисти не редуцирован, что имеет место в скелете настоящих современных брахиаторов, в том числе медлительных орангутанов. Вместе с тем пропорции конечностей, бесспорно, свидетельствуют о брахиаторной специализации этих обезьян. Если же посмотреть на скелет стопы ореопитеков, то можно зафиксировать черты, совершенно не сочетаемые с возможностью перемещаться на задних конечностях. Первый палец стопы отставлен в сторону так же, как у обезьян, специализированных к лазанию, – он не мог бы выполнять опорную функцию при бипедии. К тому же этот палец довольно грацилен. О неспособности долгое время находиться в ортоградном положении свидетельствуют размеры, форма и сочленение пяточной и таранной костей.

Таким образом, мы думаем, что ореопитеки были не более чем факультативно двуногоходящими существами, а их бипедия была более чем эпизодической. Раз стопа ореопитеков обладала хватательной способностью, скорее всего, это были брахиаторно-круриаторные очень массивные формы гоминоидов. Ореопитеки не имели для самозащиты значительной скорости при движениях, а также больших клыков и укрывались в заболоченных лесах Таскани (Италия), где вымерли с исчезновением этих болот (*Рогинский, Левин* 1978).

Более поздние мио-плиоценовые рамаморфы (сиваморфы) обладали относительно развитым морфологическим комплексом бипедии. Однако данные о локомоции и



Останки ореопитека

образе жизни этих гоминоидов не дают оснований для однозначной интерпретации. Взгляды относительно их основного способа передвижения колеблются от признания древесного понгидного типа с элементами брахиации до наземной четвероногости и даже двуногости (Хрисанфова 1985, 1987; Решетов 1986; Rose 1989). Видимо, здесь можно говорить о значительном полиморфизме рамаморфов, освоивших широкий ареал Южной и Передней Азии. Поскольку рамаморфные гоминоиды относились к азиатской ветви антропоморфных обезьян, то они не могли быть переходными формами между африканскими понгидами и гоминидами. Есть мнение, что современными потомками рама-сиваморфов являются орангутаны (Хрисанфова 1987).

Наиболее точный анализ локомоторных особенностей предковых гоминидам формам можно сделать лишь для австралопитеков. В частности, известны две находки, сопровождавшиеся остатками элементов тазового пояса. Это скелет афарского австралопитека “Люси” AL 288-1 и скелет африканского австралопитека из Стеркфонтейна Sts 14, т.е. грацильных форм австралопитеков. Костные останки афарского австралопитека AL 288-1, известного под именем Люси, датируется 3,8 млн лет до наших дней (Walter 1994; Tague, Lovejoy 1998) и относится к таксону *Australopithecus afarensis*. Образец Sts 14 входит в таксон *Australopithecus africanus* и датируется интервалом приблизительно в 2,2–2,5 млн лет (Delson 1984; Tague, Lovejoy 1998) или 2,4–2,8 млн лет (Vrba 1985; Tague, Lovejoy 1998). Оба индивида взрослые, для своих видов – низкорослые и расцениваются как представители женского пола. Люси имела рост примерно 105 см с предполагаемым весом тела – 24–34 кг. Практически такие же показатели имел и экземпляр Sts 14 (рост немного меньше 1 м, вес – 22–35 кг). Проблема половой принадлежности австралопитеков и AL 288-1, с одной стороны, в принципе пока неразрешима из-за малочисленности находок. С другой стороны, мы считаем, что по-

ловой диморфизм у австралопитеков, как и у предшествовавших им форм, а также у ранних гоминид, несомненно, был связан с тотальными размерами тела. И сравнительно мелкие в популяции формы, вероятнее всего, были самками. Структура таза афарского австралопитека Люси, по нашему мнению, не вызывает сомнений, что это была самка. В этом плане половая принадлежность *Australopithecus africanus* Sts 14 вызывает больше споров.

Таз Люси очень широк, крылья подвздошных костей развернуты сильнее, чем у современных, а тем более ископаемых женщин. Даже подвздошные кости африканского австралопитека (*Australopithecus africanus*) развернуты не так сильно. В этом плане, а также по некоторым другим признакам таз австралопитека Sts 14 более сходен с человеческим тазом. Поэтому получается, что у наиболее раннего австралопитека таз шире и, казалось бы, более соответствует ортоградному по локомоторной специализации существу, нежели у более поздних форм.

Реконструкция грудной клетки австралопитека Люси, выполненная Хантом (*Hunt* 1994), выявила тот факт, что грудная клетка значительно расширялась книзу, как и у семиортоградных форм человекообразных обезьян – горилл и шимпанзе. У этих гоминидов полувыпрямленное положение тела и большой вес как раз способствовали в процессе эволюции приобретению именно конусовидной формы грудной клетки, несколько выпяченной вперед. Если сравнивать, то у проноградных форм приматов грудная клетка цилиндрической формы и слегка сжата с боков. У специализированных брахиаторов гиббонов и сиамангов она сплющена в сагитальном направлении и сильно укорочена. У Люси грудная клетка также конусовидной формы. При этом кости тазового пояса совершенно отличны от такового у современных понгид. У всех крупных антропоморфов крестец узкий, тазовые кости очень высокие, лобковый симфиз длинный, можно сказать, опорный для внутренних органов. По сравнению с низшими обезьянами, конечно же, таз современных гоминоидов шире и крупнее, даже крылья подвздошных костей намного шире. По-видимому, подобными особенностями могли обладать и их предки, точнее говоря, предки современных понгид и гоминид. Скорее всего локомоция *knuckle-walking* у раннемиоценовых гоминоидов имела несколько иной вид, чем у современных. Тем не менее большое количество признаков анатомии таза, а также конусовидная грудная клетка австралопитека Люси указывают на то, что их бипедии обязательно предшествовала семиортоградность, т.е. положение и движение тела в полувыпрямленном состоянии.

Таким образом, не совсем понятно, как быстро в процессе эволюции магистральных миоценовых антропоморфов столь коренным образом – от одной крайности к другой – смог перестроиться тазовый пояс и таз приобрел форму низкой чаши с сильно развернутыми подвздошными крыльями. Создается впечатление, что природа как бы “поняла”, в какую сторону “следует изменять” форму таза будущих двуногих существ, но до какой степени и с какой эволюционной скоростью, ей предстояло еще неоднократно выяснять. То есть, как и в огромном числе других случаев природа “проводила” своего рода эксперимент, или апробацию. Между прочим тут вполне могут возникнуть мнения, что в таком случае таз африканских австралопитеков типа Sts 14 более прогрессивен, раз по своей морфологии более сходен с человеческим, нежели таз Люси.

Можно предположить, что афарские австралопитеки (к 3,8 млн лет назад) не так давно освоили бипедию и все же перемещались в несколько согнутом состоянии тела. В пользу относительно недавнего освоения бипедии говорит и изогнутость фаланг кисти и пястных костей, показывающая способность этих гоминоидов активно использовать при необходимости древесные элементы поз и движений. Л. Аиелло считает, что изогнутость фаланг пальцев кисти и пястных костей связана с применением афарскими австралопитеками и *knuckle-walking* локомоции (*Aiello, Dean* 1990). Об этом свидетельствуют также конусовидная грудная клетка, развернутость крыльев

подвздошных костей – как опора для органов брюшной полости, а также слишком вентральное положение вертлужных впадин, что, видимо, могло быть связано с удержанием равновесия тела, которое “сопротивлялось” “неудобным” позам и движениям. Возможно бипедия африканских австралопитеков (в том числе, *Sts 14*) была более уверенной, а состояние тела – более выпрямленным. На это, кстати, указывает и сходное с гоминоидным положение вертлужных впадин на тазовых костях (более латеральное).

Результаты последних археологических раскопок (середина 1990-х годов) в северо-восточной части Африки позволяют удревить возраст группы грацильных австралопитековых в указанном регионе (*Хрисанфова, Перевозчиков* 1991). Так, недавняя находка австралопитека из Арамиса (Эфиопия) имеет хронологический возраст 4,5 млн лет. Этому виду австралопитековых ранее присвоено было имя *Australopithecus ramidus* (ныне *Ardipithecus ramidus*) и статус преавстралопитековой формы. Данная находка вызывала большой интерес в плане поиска “недостающего звена”, однако отсутствие останков посткраниального скелета этого гоминоида затрудняло оценку его локомоторных особенностей и филогенетического положения. Большинство исследователей все же склоняется к мнению о видовом статусе находок из Арамиса, а также недавно открытых в Аваше *Ardipithecus ramidus*. Расположение большого затылочного отверстия у рамидуса из Арамиса свидетельствует о способности использовать бипедию (*Wood* 1994, 1995).

Находки, сделанные в Аваше, очень интересны. Здесь в 1992–1997 гг. было обнаружено много фрагментов черепа, зубов и костей посткраниального скелета гоминоида, имеющего датировку 5,2–5,8 млн лет назад. Зубы этого антропоморфа из Аваша по комплексу признаков сходны с зубами ардипитека из Арамиса, в силу чего делается заключение о принадлежности находок из Аваша также ардипитекам (возможно, правда, другому подвиду) (*Haile-Selassie* 2001). Фрагменты черепа не позволяют оценить положение большого затылочного отверстия, а, следовательно, и не понятно, передвигался ли этот антропоморф на двух ногах или нет.

Находки посткраниального скелета – это фрагменты ключицы, плечевых костей, правой локтевой кости, нескольких фаланг кисти и стопы. Ключица и плечевая кость – довольно массивны; у плечевой кости можно отметить достаточно глубокую локтевую ямку; локтевая кость, предположительно, имеет большую длину, а также очень хорошо развитые локтевую шероховатость, гребень супинатора и межкостный край; фаланги и кисти и стопы сильно изогнуты, к тому же фаланги стопы очень грацильны. Имея в виду то, что кости принадлежали не одной особи, можно лишь отметить факт наличия целого ряда признаков морфологической адаптации посткраниального скелета к древесности, особенно к лазанию, причем с активным участием задних конечностей. Сомнительна опорная функция стопы рамидусов из Аваша.

Наверное, делать вывод о настоящей бипедии ардипитеков пока рано. Степень изогнутости и грацильности фаланг стопы больше, чем у современных африканских гоминоидов, т.е. стопа последних в большей степени адаптирована к опорной функции при полувыпрямленном положении тела и нередкой бипедии, чем у ардипитеков. Сочетание в скелете признаков древесности и некоторой адаптации к опорной роли задней конечности позволяет задуматься об ардипитеках как о вероятном переходном звене на этапе разделения эволюционных линий африканских понгид и предков гоминоид. Ряд авторов делает вывод, что ардипитеки были крупнее афарских австралопитеков. Можно предположить тогда, что рамидусы вполне могли быть предками более массивных форм австралопитеков или каких-то иных гоминоидов.

Находки уникального гоминоида – тугенского оррорина в Кении (2000 г.) – заставили о многом задуматься и по-новому осмыслить эволюцию высших миоценовых гоминоидов, включая австралопитеков, до недавнего времени считавшихся первыми двуногоходящими существами и основателями магистральной эволюции гоминоид. Датировка *Orrorin tugenensis* – около 6 млн лет назад, т.е. они появились в Африке еще раньше,

чем раמידусы. Особая ценность находок связана с наличием фрагментов посткраниального скелета. *Плечевая кость* (правая) представлена нижней половиной диафиза. Очень сильно повреждена. На ней виден хорошо выраженный латеральный гребень (точнее, гребень латерального надмыщелка) – место прикрепления плече-лучевой мышцы. Также хорошо среди высших гоминоидов данный гребень развит, например, у современных шимпанзе и, кроме того, был обнаружен у афарского австралопитека, способность к лазанию которого предполагается. По-видимому, этот признак может считаться морфологической адаптацией к древесности. На плечевой кости человека, несмотря на довольно большое значение плече-лучевой мышцы, гребень латерального надмыщелка развит значительно слабее. *Проксимальная фаланга кисти* (скорее всего, второго–четвертого луча) изогнута, как у современных высших приматов и как обнаружено у афарских австралопитеков. Изогнутость связана со способностью к захвату ветвей в процессе лазания. И еще раз подтверждает использование такого типа локомоции орроринами.

Имеются фрагменты бедренных костей. Исследование этих останков очень важно для выяснения способности орроринов к двуногому перемещению и представляет основной фокус нашего внимания. Две *левые бедренные кости* сохранились неплохо, но обе лишены большого вертела и нижней части. Фрагмент еще одной кости не позволяет сделать по нему каких-либо существенных заключений. *Бедренная кость* BAR 1002'00 – наиболее целая, сохранилось примерно две ее трети, имеется головка. Видна линия прирастания головки, что указывает на принадлежность кости молодой особи. В верхней части тела кости равномерной толщины. В середине диафиза кость уплощена (сагиттальный диаметр равен 18,3 мм, ширина – 27,0 мм), правда, меньше, чем у австралопитека AL 288.I. Под малым вертелом сагиттальный диаметр уже равен 21,5 мм, а ширина составляет 29,3 мм. Толщина компакты в середине диафиза составляет 5,2 мм спереди, 5,2 мм сзади, 7,4 мм медиально, 5,5 мм латерально. Головка, можно сказать, сферической формы (наибольший диаметр равен 32,1 мм, а наименьший – 31,7 мм), немного повернута вперед, а также кранио-медиально, но слабее, чем у афарского австралопитека, имеет ямку головки среднего размера. Общие габариты головки бедра у оррорина значительно больше, чем у австралопитека, впрочем, как и вообще размер бедренной кости. Следовательно, и тотальные размеры, а также вес орроринов были больше, чем у австралопитеков афарских.

Если же сравнивать размер головки бедра оррорина с таковым у современного человека (наибольший диаметр – 40–50 мм и даже выше), можно сказать, что головка бедра (по отношению к телу кости) немного меньше, но при этом больше, чем у австралопитека AL 288.I. По росту оррорины были меньше человека (имеется в виду средний рост). Шейка кости удлинена и сплющена сагиттально (длина – 20,5 мм, высота – около 20,9 мм, ширина – 15,9 мм); в сечении шейка имеет контур сплющенного овала. У орроринов шейка бедра длиннее, чем у каких-либо других известных форм миоценовых гоминоидов (проконсул, ореопитек, дриопитек и др.). И это прогрессивный признак в ходе становления бипедии – свидетельство адаптации к двуногому перемещению. Угол шейки бедра оррорина равен 120–130°; в этом плане вторая бедренная кость (фрагмент) несколько отлична. У современных мужчин угол шейки бедра по отношению к телу составляет аналогичную величину.

Таким образом, по признакам длины шейки бедра и угла шейки бедра орроринов можно вполне считать двуногими существами. Степень развития большого вертела не понятна. Основание вертела имеет довольно большие размеры, к тому же заметно его отклонение латерально. То есть, возможно, большой вертел как бы смещен в латеральную сторону. Может быть, просто таково положение основания вертела на теле кости, что наблюдается и у современного человека, да в некоторой степени – у шимпанзе. Скорее всего большой вертел у орроринов был развит весьма неплохо. Этот признак в определенной мере можно связать со способностью к бипедии, так как к большому

вертелу прикрепляются средняя и малая ягодичные мышцы, в значительной степени участвующие в двуногом движении.

У орроринов, по сравнению с австралопитеком афарским мы бы предположили лучшее развитие большого вертела. Степень развития вертельной ямки можно выяснить лишь по небольшому сохранившемуся участку. Ямка располагается высоко на кости и в основном представляет собой место прикрепления наружной запирающей мышцы таза, которая вращает бедро наружу. Эта ямка хорошо выражена у разных форм плио-плейстоценовых гоминид, но отсутствует у человекообразных приматов. Она, по-видимому, также является атрибутом бипедии той или иной степени эволюционного развития. Хорошо выражен и довольно значителен по размерам малый вертел (18,0 × 12,4 мм), сильно выступающий в медиальном направлении (отмечено на всех трех фрагментах бедренных костей).

У орроринов развитие малого вертела сопоставимо с таковым современного человека и намного лучше, чем у австралопитеков и шимпанзе. В этом плане австралопитеки афарские ближе к шимпанзе. Но даже у шимпанзе при взгляде спереди малый вертел хоть немного, но виден, а у австралопитека – нет. К малому вертелу прикрепляется подвздошно-поясничная мышца, участвующая в сгибании бедра. И понятно, что у двуногого существа амплитуда этого сгибания больше, для чего, видимо, и требуется более сильное прикрепление мышцы. Не исключено, что механические нагрузки на этот вертел вызывают в ходе эволюции его удлинение. Поэтому он так значительно выступает медиально у человека и, как мы видим, у оррорина тоже.

Между вертелами на кости оррорина имеется межвертельный желоб, который следует от небольшой и не очень глубокой вертельной ямки до области над малым вертелом. Авторы остеологического исследования останков орроринов В. Senut, М. Pickford и другие связывают этот признак с бипедией (*Senut et al.* 2001). У австралопитека желоб выражен намного сильнее, он более протяженный и глубокий, чем у орроринов. Однако у современного человека, как известно, в этой области имеется межвертельный гребень, а не желоб. У шимпанзе желоб также отсутствует. Может быть, факт наличия межвертельного желоба у форм гоминоидов, которые в ходе эволюции первыми освоили бипедию, как главный способ движения, следует почитать природным экспериментом. А в дальнейшем необходимость лучшего прикрепления и вообще усиление квадратной мышцы бедра привели к развитию в межвертельной области возвышения – межвертельного гребня.

Ниже малого вертела начинается медиальная губа шероховатой линии бедра, к которой прикрепляются ряд мышц, например, медиальная широкая мышца бедра. На костях хорошо выражена ягодичная бугристость (примерно 46 мм), которая располагается довольно дистально. Отмечается сходство структуры ягодичной бугристости с таковой гоминид и австралопитеков, и отличие от высших современных африканских гоминоидов (*Pickford, Senut et al.* 2002). Таким образом, рельеф мышцы, выполняющей основную роль при разгибании бедра при бипедии – большой ягодичной мышцы – у орроринов развит так же хорошо, как и у австралопитеков, что позволяет предположить, что оррорины были действительно двуногими (ортоградными) формами. Под малым вертелом четко видна гребенчатая линия, которая, заостряясь, уходит вбок. Гребенчатая линия снизу соединяется с конечным участком ягодичной шероховатости, и в итоге формируется шероховатая линия бедра. Эта линия у оррорина довольно широка (9,0 мм) и неплохо развита, но низкая, т. е. не образует выдающегося рельефа. В этом видится отличие шероховатой линии оррорин от таковой у гоминид.

Сохранившаяся часть левого бедра имеет длину 215 мм. Диафиз бедра выпуклый вперед. В этом отношении бедро орроринов более сходно с человеческим, заметно отличается от бедра австралопитека и совершенно не похоже на кость человекообразных обезьян. По-видимому, изогнутость диафиза является отражением ортоградности.

Поэтому не исключено, что оррорины передвигались на двух ногах даже более часто, чем австралопитеки, или вообще были настоящими двуногими гоминоидами.

Таким образом, скелетные останки орроринов, обнаруженных в Кении в 2000 г., говорят нам следующее. Находки эти очень важны в плане поиска недостающих звеньев в таксономии гоминоидов и гоминид. Древность находки позволяла надеяться, что это именно та общая форма, которая впоследствии дала линии африканских понгид и гоминид, включая австралопитековый этап. Исследования показали, что дентиция орроринов имеет много архаичных черт, но в то же время и прогрессивных, например, в развитии клыков. Скелет верхних конечностей, представленный фрагментами плечевой кости и фаланги кисти, свидетельствует о морфологической адаптации к древесности, прежде всего к лазанию точно так же, как и у афарских австралопитеков. Скелет нижних конечностей, представленный тремя фрагментами бедренных костей, указывает на то, что орроринам была свойственна бипедия и что морфологические признаки ортоградности у оррорин были развиты лучше, чем у афарских австралопитеков, двуногость которых (но не прямохождение) доказана. Строение посткраниального скелета, особенно бедренных костей, не вызывает сомнений в том, что оррорины не только были способны использовать бипедию, но и активно применяли ее в своем локомоторном репертуаре (*Senut et al.* 2001; *Pickford et al.* 2002; *Васильев, Боруцкая* 2003). Морфологические признаки адаптации к двуногости у орроринов выражены сильнее, чем у афарских австралопитеков. В то же время в скелете передних конечностей имеются черты приспособленности к древесной локомоции, особенно к лазанию. Причем эти признаки у орроринов выражены слабее, чем у ардипитеков рамидусов, и примерно такие же, как у афарских австралопитеков.

Имеется еще одна интересная находка фрагментарного черепа позднемиоценового гоминоида – сахелантропа из Чада (около 7 млн лет назад). К сожалению, не обнаружены останки посткраниального скелета этой наиболее подходящей по датировке на роль переходного звена формы. Заключение о локомоторных бипедальных потенциалах базируется исключительно на результатах исследования положения большого затылочного отверстия (*Васильев* 2002).

Можно сожалеть об отсутствии костных останков тазовых костей и крестца орроринов, сахелантропов и ардипитеков. Самые ранние находки тазовых костей миоценовых гоминоидов принадлежат только грацильным австралопитекам – афарскому австралопитеку AL 288-1 (Люси) и африканскому австралопитеку из Стеркфонтейна Sts 14. Еще раз, имея в виду датировку находок тугенских орроринов, мы имеем дело с фактом более развитой бипедии у более древней формы, обитавшей в Африке не очень далеко от афарских австралопитеков, бипедия которых была развита немного хуже.

Таким образом, таксономическое положение орроринов становится весьма загадочным. Есть мнение, что оррорины стояли на магистрали эволюции гоминид и что разделение линий африканских понгид и гоминид произошло раньше 8 млн лет назад. В этом случае не исключено, что афарские австралопитеки не могли находиться на эволюционной магистрали гоминид (*Senut et al.* 2001). Причиной такого вывода в первую очередь является датировка останков орроринов – 6 млн лет назад. Возможно, имеются неточности в датировке находок, и их пересмотр вызовет новые выводы.

На данный момент развития антропологии господствует мнение, что афарские австралопитеки, по всей вероятности, стояли на магистральном пути эволюции гоминид (*Хрисанфова, Перевозчиков* 1991). Остальные австралопитеки – как грацильные, так и массивные – скорее всего, представляли собой боковые и в итоге тупиковые ветви эволюции. Кто предшествовал австралопитекам и кто же был последней общей формой предков гоминид и африканских понгид – пока не известно. Таким образом, на сегодняшний день исследования современных и ископаемых приматов и человека не разрешили дискуссию о том, когда, по каким причинам и каким образом одна из групп мио- и плиоценовых гоминоидов (скорее, именно миоценовых) осуществила пе-

реход к наземному двуногому образу жизни и дала начало эволюционной магистрали гоминид. Для этого необходимы новые палеонтологические открытия и тщательное изучение ископаемого материала на основе знаний о локомоторных и морфологических характеристиках современных приматов.

Литература

- Боруцкая, Васильев* 2004 – *Боруцкая С.Б., Васильев С.В.* Эволюционная морфология скелета моротопитеков. Совокупность проблем // Вестн. антропологии. 2004. Вып. 11.
- Васильев* 2002 – *Васильев С.В.* Sahelanthropus tchadensis. Недостающее звено? // Вестн. антропологии. 2002. Вып. 8. С. 122–133.
- Васильев, Боруцкая* 2003 – *Васильев С.В., Боруцкая С.Б.* Orrorin tugenensis. Проблема происхождения бипедии // Вестн. антропологии. 2003. Вып. 10. С. 24–39.
- Нестурх* 1958 – *Нестурх М.Ф.* Происхождение человека. М., 1958.
- Решетов* 1966 – *Решетов Ю.Г.* Природа Земли и происхождение человека. М., 1966.
- Решетов* 1986 – *Решетов В.Ю.* Третичная история высших приматов. Стратиграфия // Итоги науки и техники. Палеонтология. Т. 13. М., 1986.
- Рогинский, Левин* 1978 – *Рогинский Я.Я., Левин М.Г.* Антропология. М., 1978.
- Харитонов* 1987 – *Харитонов В.М.* Лекции по антропогенезу и археологии палеолита. М., 1987.
- Хрисанфова* 1978 – *Хрисанфова Е.Н.* Эволюционная морфология скелета человека. М., 1978.
- Хрисанфова* 1985 – *Хрисанфова Е.Н.* Проблема неравномерности в эволюции Hominoidea // Вопр. антропологии. 1985. Вып. 75. С. 67–83.
- Хрисанфова* 1987 – *Хрисанфова Е.Н.* Древнейшие этапы гоминизации // Итоги науки и техники. Антропология. Т. 2. М., 1987. С. 5–92.
- Хрисанфова, Перевозчиков* 1991 – *Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В.* Антропология. М., 1991.
- Юровская* 1974 – *Юровская В.З.* Обоснование брахиаторной теории происхождения человека // Вопр. антропологии. 1974. Вып. 47. С. 74–86.
- Юровская* 1989 – *Юровская В.З.* Эволюция локомоций гоминоидов // Биологическая эволюция и человек. М., 1989. С. 155–179.
- Aiello* 1980 – *Aiello L.C.* Locomotion in the miocene Hominoidea. // Aspects of Human Evolution. Symp. L., 1980. P. 63–97.
- Aiello, Dean* 1990 – *Aiello L., Dean Ch.* An introduction to human evolutionary anatomy. L., 1990.
- Bunney* 1985 – *Bunney S.* The leafy cradle of manking // New sci. 1985. 107. № 1467.
- Eronen, Rook* 2004 – *Eronen J.T., Rook L.* The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking // Journal of Human Evolution (далее – JHE). 2004. Vol. 47. P. 323–341.
- Gebo* 1992 – *Gebo D.L.* Plantigrady and foot adaptation in African apes. Implications for hominid origin // Amer. Journal Phys. Anthropol. 1992. Vol. 89. № 1. P. 29–58.
- Haile-Selassie* 2001 – *Haile-Selassie Y.* Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia // Nature. 2001. Vol. 412. 12 July. P. 178–181.
- Hunt* 1994 – *Hunt K.D.* The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology // JHE. 1994. Vol. 26. P. 183–202.
- Langdon* 1985 – *Langdon J.H.* Fossils and the origin of bipedalism // JHE. 1985. Vol. 14. № 7. P. 615–635.
- Lieberman* 2001 – *Lieberman D.E.* Another face in our family tree // Nature. 2001. Vol. 410. 22 March.
- MacLatchy* 2004 – *MacLatchy L.* The Oldest Ape // Evolutionary anthropology. 2004. Vol. 13. № 3. P. 90–103.
- Pickford* 1986 – *Pickford M.* Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of Kenyapithecus // Z.Morphol. und Anthropol. 1986. Vol. 76. № 2. P. 117–130.
- Pickford et al.* 2002 – *Pickford M., Senut B., Gommery D., Treil J.* Bipedalism in Orrorin tugenensis revealed by its femora // Human Paleontology and Prehistory. 2002.
- Rose* 1988–1989 – *Rose M.D.* The evolution of human bipedalism: General considerations. OSSA, 1988–1989. 14. P. 33–34.
- Schon, Ziemer* 1973 – *Schon M.A., Ziemer L.K.* Wrist mechanism and locomotor behavior of Dryopithecus (Proconsul) africanus // Folia primatol. 1973. Vol. 20. № 1. P. 1–11.

- Senut* 1988–1989 – *Senut B.* Climbing as a crucial preadaptation for human bipedalism. *OSSA*, 1988–1989. 14. P. 35–44.
- Senut et al.* 2001 – *Senut B., Picrford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K., Coppens Y.* First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) // *Paleontology*. 2001.
- Simons* 1972 – *Simons E.L.* Primate evolution an introduction to man's place in nature. New York. 1972.
- Simons* 1983 – *Simons E.L.* Recent advances in knowledge of the earliest of the Egyptian Oligocene (including the most ancient known presumed ancestors of man) // “Pontif. acad. sci. scr. var.”, 1983. 50. P. 11–27.
- Tague, Lovejoy* 1998 – *Tague R., Lovejoy C.O.* AL 288–1 – Lucy or Lucifer: gender confusion in the Pliocene // *JHE*. 1998. Vol. 35. P. 75–94.
- Ward* 1992 – *Ward C.V.* Hip joints of *Proconsul nyanzae* and *Proconsul africanus*. /Prepr./ Abstr. Pap. 61st Annu. Meet. Amer. Assoc. Phys. Anthropol., Las Vegas, Nev., 1992, Apr. 1–4 // *Amer. Journal Phys. Anthropol.* 1992. Vol. ... № 14. P. 171.
- Wood* 1994 – *Wood B.* The problems of our origin // *JHE*. 1994. Vol. 27. № 6.
- Wood* 1995 – *Wood B.* L'australopitheque ramidus est-il notre tout premier ancetre? // *Recherche*. 1995. Vol. 26. № 272. P. 80–81.

S.B. Borutskaya. Evolutionary Morphology of Miocene Hominoids in View of the Issue of Origin of Bipedalism in Hominids

Keywords: Miocene, Pliocene, Aegyptopithecus, Morotopithecus, Proconsul, Kenyapithecus, Dryopithecus, Oreopithecus, Sahelanthropus, Orrorin, Ardipithecus, Australopithecus, locomotion, orthograde, bipedalism, pronograde, semi-orthograde

The development of bipedalism in ancestors of hominids served, in the course of phylogenesis of the Primates order, as a departure point for the evolution of the Homo genus. For many decades anthropologists have been discussing questions concerning the transition of the common ancestral form of African pongids and hominids to bipedal locomotion. First, the arguing starts about the time of origin and existence of such a transitional form. Second, different suggestions are put forward regarding ecological and ethological causes that might have impelled our ancestors to resort increasingly to bipedal locomotion. Still under debate is the question of what exactly that transitional form could be like in terms of locomotion and morphology. And still open is the question about the “candidate” for the transitional link that we are trying to define amidst the available findings of higher Miocene hominoids. It is most likely that the sought-for common form of African pongids and protohominids (*Australopithecus afarensis*) might have lived in Africa in the timeframe of 6–8 million years ago. Among from the findings available today, it makes sense to consider *Sahelanthropus*, *Orrorin*, and *Ardipithecus* as the sought-for form. By the sum of skeleton features, combination of morphological adaptations to arboreal locomotion, and ability to occasionally move on two legs, the transitional form in question must have most likely exhibited closest similarity to *Ardipithecus* which had lived over 5 million years ago.