

УДК 572.77

А.Ю. Худавердян

Институт археологии и этнографии НАН РА
ул. Чаренца, 15, Ереван, 0025, Армения
E-mail: akhudaverdyan@mail.ru

ЭПОХАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ: ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Памяти учителя – В.Е. Дерябина

На основе сравнительного анализа антропологических данных по отдельным временным срезам удалось выявить динамику развития населения Армянского нагорья начиная с эпохи ранней бронзы и кончая современностью. Набор одонтологических признаков представляет собой комплекс гетерогенных показателей, позволяющих исследовать этногенетические и редуccionные процессы. Они различаются по степени эпохальной консервативности, межгрупповой скоррелированности, генетической детерминации, трансгрессии или дискретности. Проанализировав эпохальную изменчивость зубной системы у обитателей Армянского нагорья, мы пришли к выводу, что микроэволюционные изменения зубов в популяциях, населявших этот регион, имели одинаковое направление – тенденцию к редукции.

Ключевые слова: эволюция, онтогенез, одонтология, редукция, этногенез, адаптационный процесс, Армянское нагорье.

Введение

Эпохальные процессы морфологического переустройства, которые мы наблюдаем, прослеживаются с самого начала заселения нашей планеты современными представителями вида *Homo sapiens*. Можно с определенностью утверждать, что основополагающим является изменение его интенсивности по оси продольных размеров головы и тела. На черепе этот процесс находит отражение в изменении его формы (степени округлости) при сохранении абсолютного объема; посткраниальный скелет при относительной стабильности пропорций реагирует периодически изменениями тотальных размеров. Поэтому такое явление, как секулярное увеличение длины тела, наблюдавшееся на протяжении почти всего XX в., не представляется чем-то особенным, из ряда вон выходящим. Изменение зубного аппарата связано с общей перестройкой физического типа человека.

Усиление интереса к этой проблеме объясняется нестабильностью зубной системы, наличием широкого спектра различных стадий редукции зубов, которые, возможно, и на современном этапе подвержены преобразовательным процессам. Весьма вероятно, что брахикефализация, дебрахикефализация, грацилизация, редукция и акселерация внутренне взаимосвязаны, но обусловлены, скорее всего, различными факторами. Причина проявления этих микроэволюционных внутривидовых тенденций кроется в определенных онтогенетических сдвигах – ускорении (или замедлении) ростовых процессов под влиянием эндокринных, нервно-гуморальных, трофических и прочих факторов. При решении ряда спорных вопросов в области этногенеза, связанных с эпохальной динамикой всего комплекса морфологических признаков человека, большую роль играет одонтология.

Во многих странах проводятся исследования изменения зубочелюстной системы человека в течение

ние последних тысячелетий. Причины эпохальных сдвигов в ее строении ученые видят в мягкой пище [Dutta, 1983] и, следовательно, в ослаблении функциональной нагрузки на зубы; генетических факторах [Зубов, 1964; Brabant, Twiesselmann, 1964]; влиянии внешней среды, биохимических процессов [Dahlberg, 1963; Shapiro, 1963] и т.д. На протяжении всего периода эволюционного развития человечества изменения зубов всех классов сочетались с определенными трансформациями челюстных костей. П. Андрик [Andrik, 1965] показал изменения, происшедшие на челюстях за 4 тыс. лет. На основе соответствующего анализа скиалогических результатов было установлено, что ширина зубных дуг уменьшилась приблизительно на 2–3 мм. У представителей современной популяции по сравнению с субъектами позднебронзового времени тело нижней челюсти короче примерно на 6 мм, верхней – на 4, восходящей ветви – на 10 мм. Высота верхней челюсти у жителей Западной Европы в современную эпоху (XIX–XX вв.) [Бунак, 1959] либо остается неизменной, либо постепенно увеличивается [Донина, 1969]. В литературе высказывались предположения о постоянном процессе преобразования отдельных элементов зубной системы, для некоторых из них указывалось даже нарастание эволюционного темпа на современном этапе [Masztalerz, 1962]. Д. Гуз [Goose, 1963] усматривает в определенных и, вероятно, вполне закономерных морфологических сдвигах пугающий симптом прогрессирующих дисгармоний, аномалий, предсказывая развертывание этого явления во времени и пространстве. Исходя из имеющихся в литературе данных об уменьшении челюстных костей, можно предположить, что размер ретромолярного пространства (область за третьим моляром), захваченного общим процессом редукции, также претерпевает определенные изменения. Именно за счет этого пространства размеры челюстей сокращаются [Руденко, 1971]. Малые размеры зубов могут иметь место вследствие того, что при ослаблении нагрузок на жевательный аппарат уменьшаются альвеолярные отростки и нарушается гармония челюстей и зубов («отбор через краудинг») [Зубов, Халдеева, 1989], или же по причине быстрого распространения кариеса, которому подвержены в большей степени крупные зубы сложного строения [Худавердян, 2005, с. 37]. Эти доводы основаны на признании значительной роли культурного фактора в эволюции зубной системы. В качестве примера приведем работу П.В. Счилли [Sciulli, 1979], где на конкретном материале демонстрируется уменьшение размеров зубов в этнических группах с традиционным смешанным типом хозяйства в отличие от племен охотников и собирателей. О влиянии «культурного фактора» на морфологию зубов говорит столь важный факт, как

наличие резкого «скачка» в процессе редукции после неолитической революции. По расчетам К.Л. Брейс [Brace, 1979], размеры зубов у субъектов верхнего палеолита в среднем только на 5 % меньше, чем у классических неандертальцев, а у современных людей уже на 20 % меньше, чем у верхнепалеолитических. По мнению Д.В. Фрейера [Frayer, 1977], на протяжении верхнего палеолита и мезолита в Европе происходил отчетливо выраженный процесс редукции лицевого скелета при более замедленной редукции зубной системы. П. Смит [Smith, 1976], проанализировав эпохальную изменчивость этой системы у представителей Ближнего Востока, пришла к выводу, что в течение 6 тыс. лет микроэволюционные изменения зубов в популяциях, населявших данную территорию, имели одинаковое направление – тенденцию к редукции. Следует отметить, что в изолированных друг от друга группах возникали определенные различия по комплексу признаков, но не в силу разнонаправленности микроэволюционного процесса, а из-за разных темпов редукции. Итак, редукционный процесс выступает не только как нивелирующий фактор, но и как дифференцирующий. Именно на базе анализа неравномерности темпов эволюции зубной системы человека возникла мутационная теория [Brace, 1979], объясняющая редукционные изменения зубов гоминидов постепенным накоплением мутаций, ведущим к упрощению структуры и уменьшению размеров зубов.

Своеобразная ритмика процесса редукции зубной системы может найти объяснение в постепенном, но прерываемом отдельными скачками ослаблении воздействия естественного отбора на одонтологические признаки. Не следует забывать, что зубная система имеет весьма обширный набор разнородных признаков, одни из которых могут оказаться «в фокусе» отбора, в то время как другие свободны от его контроля, причем эти группы признаков при определенных обстоятельствах могут «поменяться местами». Какая-либо морфологическая деталь зубной системы, утратившая функцию (в частности, зуб мудрости), медленно деградирует по мере бесконтрольного накопления мутаций, но не исключена возможность, что со временем она исчезнет под действием «отрицательного отбора», как только начнет приносить вред (скажем, осложнения, даваемые патологическими процессами, в период неолита, когда эти явления не могли быть устранены медициной).

Разделяя все одонтологические маркеры на расовые и редукционные, мы выявляем тем самым различную природу их происхождения. Первые, вероятно, возникли в эпоху дивергенции предковых групп больших расовых стволов под влиянием отбора в ходе адаптационного процесса. И не обязательно сами рассматриваемые фены были непосред-

ственными объектами отбора, он мог идти по ряду адаптивно важных особенностей черепа. Определенные одонтологические показатели, коррелирующие как с краниометрическими, так и с краниоскопическими признаками [Граудонис и др., 1985; Худавердян, 2009, с. 349–352], могли быть вовлечены в процесс дивергенции рас в период формирования последних, когда морфологические особенности черепа носили адаптивный характер и имели существенное приспособительное значение. Возможно, именно с тех пор (с верхнего палеолита) сохранилось в «частично искаженной форме» распределение некоторых одонтологических особенностей, связанное с большими расами [Зубов, Халдеева, 1989, с. 35]. Возникший таким образом расовый комплекс одонтологических маркеров впоследствии в какой-то мере попал в условия ослабленного отбора, и на него могли накладываться изменения редуционного типа. Итак, оба фактора изменений зубной системы во времени тесно переплетались между собой.

Другой «ареной» взаимодействия отбора и «числительной» редукиции является процесс формирования зубов в онтогенезе. Известно, что фенотипический облик зубной коронки, в частности степень ее редукиции, в существенной мере зависит от онтогенеза [Sofaer, 1973], детерминируемого как генетическими, так и средовыми факторами. Дж. А. Вэллэс [Wallace, 1977], изучавший прорезывание зубов у самых ранних представителей гоминидов по костным остаткам, пришел к выводу, что постепенное замедление онтогенетического развития зубной системы, характерное для человеческой линии эволюции, началось уже 2,5–2 млн л.н. Общее замедление онтогенеза – один из важных моментов эволюции человека (продление периода передачи информации между поколениями) и объект естественного отбора. Заметим, что одним из следствий задержки развития зубов является та или иная степень их редукиции. В онтогенезе зубной системы могут фиксироваться и тесно переплетаться фактор отбора и мутационный эффект, причем оба действуют через замедление формообразовательных процессов, имея таким образом общее направление и, вероятно, во многих случаях сходный результат, выражающийся в итоговой фенотипической структуре. Становится очевидным, что противопоставлять их было бы неверно и что редукиция зубочелюстного аппарата теоретически не представляется неожиданной.

Еще на первых этапах формирования человеческого рода имел место отбор не только в направлении адаптации к сумме абиотических и биотических факторов природной среды, но и по степени функционального соответствия субъекта группе, способности субъекта (системы) полноценно участвовать в функционировании группы как единого целого (надсистемы), играя роль адекватного элемента последней

[Худавердян, 2008]. Вероятно, отбор в направлении сложного группового поведения происходил прежде всего через усложнение и совершенствование организации нервной системы. Д.К. Беляев придавал большое значение в механизме дестабилизирующего отбора психоэмоциональному стрессу: «Отбор становится дестабилизирующим, когда под его давление непосредственно или опосредованно попадают системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза. А это случается, по-видимому, всегда, когда в среде появляются новые, не освоенные видом стрессорные факторы или когда большого напряжения и силы достигают уже освоенные видом стрессоры... Дестабилизирующий эффект отбора проявляется, по-видимому, с особенной силой в экстремальных экологических ситуациях, при сильных давлениях стресса, особенно при смене среды, а не просто смене экологических ниш в пределах среды, т.е. именно в те моменты, когда наблюдается особенно большое ускорение темпов эволюции» [1983, с. 275]. Достаточно сильный стресс всегда сопровождал наших предков на любом этапе их эволюции, что, как мы знаем, отразилось в асимметрии, гипоплазии зубов и т.д. [Худавердян, 2009, с. 104–128]. Дестабилизирующий отбор, резко увеличив вариабельность, мог создать условия для уменьшения размеров и упрощения структуры зубов (при выраженной селективной ценности данных признаков) либо в силу ускорения мутационного процесса вызвать к жизни известный нам мутационный эффект, т.е. беспорядочное накопление мутаций (в условиях селективной нейтральности упомянутых признаков). Селекция по поведению и связанный с ней дестабилизирующий отбор, по мнению Д.К. Беляева, могут приводить к активации «дремлющих» генов и инактивации генов, до тех пор активно функционировавших [1981, с. 21]. Этим, вероятно, можно объяснить некоторые явления в области морфологии зубной системы, как бы «выпадающие» из общей картины редукиции, но в то же время с ней связанные. Мы имеем в виду структуры коронки: бугорок Карабелли, буккостиль, мезиоденс. Итак, специфика зубной системы выражается в сочетании разных форм отбора, в их взаимодействии и смене, а также в наличии мутационного эффекта, порожденного дестабилизирующим отбором при ослаблении других его форм. Учитывая вышесказанное, вряд ли стоит удивляться тому, что на разных территориях редуционные процессы протекали и протекают неодинаково.

Материал и методы

Проведенный нами сравнительный анализ антропологических особенностей древних популяций на территории Армянского нагорья позволил выявить

характер эпохальной изменчивости морфологических признаков. Данные сгруппированы в соответствии с рубриками археологических классификаций по эпохам, а внутри них – по могильникам. Изучение зубной системы проводилось по методике, разработанной А.А. Зубовым [1968, 1973] и другими авторами. Для анализа были использованы 14 одонтологических признаков: диастема I^2-I^1 , краудинг I^2 , редукция I^2 (баллы 2 + 3), редукция I^2 (балл 1), редукция h_u на M^2 , бугорок Карабелли на M^1 , четырехбугорковые формы на M_1 , шестибугорковые формы на M_1 , четырехбугорковые формы на M_2 , 1 eo (3) на M^1 , дистальный гребень тригониды, коленчатая складка *med*, TAM1, 2 *med* (II) на M_1 . Весь период был разделен на три хронологических отрезка. Первый представлен сериями эпохи бронзы (III–II тыс. до н.э.) из погребений Ланджик и Черной крепости, второй – античного периода (I в. до н.э. – III в. н.э.) из могильников Бениамин, Вардбах, Черной крепости I, третий – современными армянами (сборная серия и *scania armenica*). Для графического представления результатов сопоставления были выбраны канонический и кластерный анализы, позволяющие выявить градиенты межгрупповой изменчивости по комплексам признаков [Дерябин, 1983]. Нами использовалась программа «Каноклас», разработанная В.Е. Дерябиным в МГУ (версия 6.9).

Обсуждение результатов

Материал с Армянского нагорья дает общее представление о редукционных процессах, протекавших на этой территории.

Диастема $I^2 - I^1$. Динамика частот этого признака отражает одну из сторон процесса редукции зубной системы, т.к. наличие диастем указывает на резерв свободного пространства в челюсти, а его фенотипическая выраженность зависит от размеров альвеолярного отростка [Зубов, 1973]. Процент диастемы $I^2 - I^1$ в эпоху бронзы высок (23,62 %). Заметное его понижение отмечено в античный период (10,98 %). Характерной особенностью современных

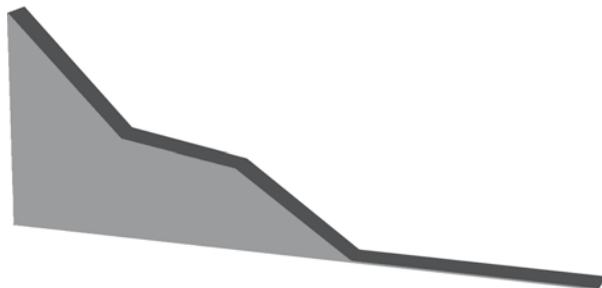


Рис. 1. Эпохальная изменчивость диастем.

армян является крайне низкое значение этого маркера (9,2 %). Итак, частота встречаемости признака на территории Армянского нагорья имеет тенденцию к понижению (рис. 1).

Краудинг I^2 . Реакцией на усиливающийся дефицит места в челюстях в связи с сокращением их общих размеров можно считать скученность зубов, их неправильное положение в альвеолярных отростках, поворот в ту или иную сторону. Краудинг локализуется в основном в области резцов и клыков. Хотя диастема и краудинг являются морфологическими антагонистами, вскрывающими противоположно направленные тенденции в ходе общих микроэволюционных преобразований, в ряде случаев возможен параллелизм в характере их эпохальных изменений. Частота встречаемости краудинга в изученных группах Армянского нагорья варьирует от 3 до 74,8 %. Представители эпохи бронзы характеризуются высоким значением этого показателя (62,5 %), а население I в. до н.э. – III в. н.э. (Бениамин, Черная крепость I, Вардбах, Кармакар) – максимальным (74,8 %). Довольно необычное его снижение (3 %) отмечено у современных армян (*scania armenica*, XX в.). Интересные данные получила Н.И. Дониная [1969]: частота краудинга в популяциях Западной Европы возрастает в XVII–XVIII вв. по сравнению с IX–XIV вв. почти вдвое на нижней челюсти и втрое – на верхней, а в XVIII–XX вв. – более чем в 2 раза на верхней челюсти и незначительно – на нижней. Таким образом, аномальное положение зубов, выражающееся в их скученности, дополняет общую закономерность эпохальных преобразований зубной системы.

Гиподонтия. Следствием дефицита места в челюсти в связи с уменьшением ее размеров и структурными перестройками в ней является врожденное отсутствие некоторых зубов, как правило, переменных, находящихся на дистальных участках соответствующего класса зубов и более подверженных действию редукционного процесса. К таковым относятся: I^2 , P^2 , M^2 , M^3 . На протяжении веков частота гиподонтии возрастала. Учащение случаев врожденного отсутствия M^3 и I^2 считается филогенетическим процессом [Brabant, Nassar, 1964]. Гиподонтию I^2 относят к группе доминантных наследственных признаков [Andrik et al., 1963]. Различия в частоте гиподонтии M^3 носят в какой-то мере особый характер. Очень редко этот признак встречается в экваториальных группах [Chagula, 1960]. Показательно, что на территории Армянского нагорья частота гиподонтии зубов мудрости у представителей античности выше, чем у субъектов эпохи бронзы. В славянских и русских сериях также прослеживается возрастание этого показателя. По данным Н.И. Дониной [1969], у русских (XX в.) по сравнению со славянами (IX–XIV вв.) почти вдвое увеличивается частота гиподонтии зубов мудрости

на нижней челюсти и значительно чаще встречается врожденное отсутствие P² и С. По этому признаку славяне, русские и население Армянского нагорья сближаются с другими европеоидами, занимая с ними в целом промежуточное положение между негроидами и монголоидами. При ложной гиподонтии (*ретенция*) зуб не прорезывается, а располагается в кости челюсти, что обусловлено отсутствием свободного места вследствие неправильного положения самого ретенцированного зуба или его соседа. Частота ложной гиподонтии резцов у представителей эпох бронзы и античности с территории Армянского нагорья стабильно небольшая [Худавердян, 2005, с. 95–101; 2006, с. 102–110].

Гипердонтия. Подавляющее большинство (90 %) сверхкомплектных зубов локализуется на нижней челюсти и встречается чаще у мужчин [Brabant, Twiesselmann, 1964]. Наиболее часто дополнительные зубы фиксируются в районе резцов, реже – нижних, верхних премоляров и, наконец, моляров. Есть данные, указывающие на то, что частота гипердонтии возрастала на протяжении исторического развития человечества, однако по сравнению с гиподонтией она была менее выражена [Ibid]. Но наши наблюдения (для эпох бронзы и античности) и данные Н.И. Халдеевой по славянам (IX–XIV вв.) и русским (XVII–XVIII вв.) [1992] не подтвердили этого вывода. Если у субъектов эпохи бронзы с территории Армянского нагорья на нижней челюсти сверхкомплектные зубы зафиксированы с частотой 7,7 %, то у представителей античного периода не зарегистрировано ни одного случая. У славян (IX–XIV вв.) частота встречаемости гипердонтии на верхней челюсти составляет 1,89 %, а у русских (XX в.) данный признак отсутствует. Вероятно, это является следствием всеобщей тенденции к сокращению размеров челюстей, определяемой как филогенетический процесс.

Редукция резцов. Она выражается в уменьшении размеров латеральных зубов этого класса по сравнению с медиальными. На верхних латеральных резцах упрощение и редукция коронки начинают проявляться с конца палеолита и становятся особенно интенсивными в последнее тысячелетие [Dahlberg, 1945, 1963; Brabant, Twiesselmann, 1964]. Подтверждается гипотеза многих исследователей о неравномерности протекания редукционного процесса: минимумы и максимумы его интенсивности в различных группах на территории Армянского нагорья приходятся на разные тысячелетия. Редукция верхнего латерального резца до колышковидного типа наблюдалась редко. Незначительное повышение выраженности признака (точнее, суммы баллов 2 и 3) отмечено у представителей античного периода (рис. 2). Следует отметить сходство высоких частот встречаемости редукции верхнего латерального резца по баллу 1 в группах эпох



Рис. 2. Эпохальная изменчивость редукции резцов (баллы 2 + 3).

бронзы и античности. Довольно необычное понижение значения этого маркера выявлено у современных армян (*crania armenica*, XX в.). У славян (IV–XIV вв.) общий средний балл редукции равен 0,14, в то время как у русских (XVII–XVIII и XX вв.) он возрастает почти в 4 раза, т.е. наблюдается закономерная тенденция к редукции резцов, отмеченная в большинстве современных популяций [Донина, 1969].

Лопатообразная форма верхних резцов. Известно, что у разных рас она выражена по-разному. «В то время как на востоке частоты почти не менялись или же эволюционировали в направлении увеличения, на западе проходил неуклонный процесс элиминации гена лопатообразности... Этот процесс продолжается и сейчас, вследствие чего частота гена лопатообразности становится все ниже, увеличивая разрыв между восточными и западными популяциями» [Зубов, 1973, с. 106]. Конечно, имеется и процесс, нивелирующий эти различия в основном благодаря метисации. Спектр частот лопатообразной формы резцов определить, к сожалению, не удалось. Максимальное значение на территории Армянского нагорья отмечено в эпоху бронзы, относительно пониженное в I в. до н.э. – III в. н.э. Среди средневековых восточной и западно-славянских групп выявлен значительный диапазон изменчивости маркера, что обуславливает наличие у них разных одонтологических типов: кривичи (XI–XIII вв.) – 14,1 %, северяне – 11,1, поляне (IX–XIII вв.) – 0, словене (IX–XIV вв.) – 0, Цедынья (Польша, XII в.) – 1,1, Груззно (Польша, XII–XIII вв.) – 43,2, Изерск (Польша, XI–XIII вв.) – 5,0 % [Гравере, 1999; Донина, 1969].

Форма моляров. Общий суммарный процент редуцированных форм 3+ и 3 на М² постепенно возрастает к XX в. (промежуточные значения отмечаются у русских в XVII–XVIII вв.). Так, у русских в XX в. по сравнению со славянами IX–XIV вв. частота встречаемости типа 3+ увеличивается более чем в 3 раза (9,32 против 29,65 %), типа 3 – почти вдвое (13,47 против 7,03 %). На территории Армянского нагорья характерной одонтологической особенностью субъектов эпохи бронзы является более высокая для того вре-

мени частота редукции гипоконуса на втором верхнем моляре. Сравнительно редко признак встречается у представителей античности. Максимальная его частота отмечена у современных армян (XX в.). Приведенные данные свидетельствуют о совершенно четкой тенденции к редукции вторых верхних моляров.

Число бугорков на нижних молярах. Практически все выборки Армянского нагорья имеют пониженный процент шестого бугорка на первом нижнем моляре. У носителей культуры эпохи бронзы признак практически отсутствует. Максимальное для изученных групп Армянского нагорья значение (5,2 %) отмечено у представителей античного периода. Следует оговорить, что это, видимо, свидетельствует о процессах метисации. Частота редуцированных четырехбугорковых первых нижних моляров в группах Армянского нагорья варьирует в пределах 9,92 – 28,6 % и имеет тенденцию к снижению (рис. 3). У восточных славян отмечен широкий диапазон изменчивости признака – от нулевых значений (отсутствие у кривичей) до весьма высоких у части словен и полян [Гравер, 1999, табл. XII-1]. Частота встречаемости четырехбугоркового второго нижнего моляра на территории Армянского нагорья имеет тенденцию к повышению. Современные армяне (XX в.) отличаются высоким уровнем редукции M_2 . У русских (XX в.) по сравнению со славянами (IX–XIV вв.) наблюдается заметное сокращение частоты встречаемости пятибугорковых вторых нижних моляров (10,49 против 16,12 %) и, хотя и незначительное, увеличение четырехбугорковых (86,66 против 81,75 %). На нижних молярах, как и на верхних, проявилось направление преобразований по пути потери одного из бугорков, свидетельствующее о постоянном действии редуцирующего процесса.

Бугорок Карабелли. Некоторые исследователи отмечают нестабильность этого признака во времени, т.к. в течение последних веков имеет место повышение его частот [Brabant, Twiesselmann, 1964; Донина, 1969]. На территории Армянского нагорья у субъектов эпохи бронзы бугорок Карабелли на первом верхнем моляре встречается сравнительно редко. Пред-



Рис. 3. Эпохальная изменчивость первых нижних моляров (4M₁).

ставители более позднего времени (I в. до н.э. – III в. н.э.) отличаются высокой частотой признака. Довольно необычно варьируют частоты в армянских группах (20,1–58,8 %). Выявлены эпохальная нестабильность признака и нарушение в последовательности проявления этнического градиента. У средневековых восточно- и западно-славянских групп также отмечен значительный диапазон изменчивости: кривичи (XI–XIII вв.) – 58,1 %, северяне – 30,7, поляне (IX–XIII вв.) – 35,2, словене (IX–XIV вв.) – 45,7, Поморье (Польша) – 15,0, Изерск (Польша, XI–XIII вв.) – 6,3 % [Гравер, 1999].

Средний дополнительный бугорок (ТАМІ). Согласно Н.И. Халдеевой [1992], это древнее эпохально стабильное образование. Его частоты варьируют в пределах 1,91 – 20,0 %. На территории Армянского нагорья большие значения характерны для эпохи бронзы. У более поздних групп I в. до н.э. – III в. н.э. частота признака невысокая. Еще реже он фиксируется у современных армян (XX в.).

Дистальный гребень тригониды (DTC). Некоторые исследователи считают, что, будучи древним стабильным образованием, он является одним из ключевых диагностических признаков. На территории Армянского нагорья с эпохи бронзы до античности частота встречаемости DTC незначительно уменьшается, далее происходит резкое снижение (XX в.).

Форма 3 первой борозды эоконуса на M¹. Максимум концентрации фена отмечен в группах эпохи бронзы. Выборки античности и начала XX в. (*crania armenica*) сближаются с ними по этому показателю.

Итак, набор одонтологических признаков представляет собой комплекс гетерогенных показателей, позволяющих исследовать этногенетические и редуцирующие процессы. Они различаются по степени эпохальной консервативности, межгрупповой скоррелированности, генетической детерминации, трансгрессии или дискретности. Распределение таких признаков, как лопатообразная форма на I¹, шести- и четырехбугорковые формы на M₁, DTC, DW, ТАМІ, 1 eo (3) на M¹ и краудинг, без учета неоднородности групп можно характеризовать как частичную (незначительную) трансгрессию или ее отсутствие, что принимается за критерий их дифференцирующей способности. Остальные признаки: бугорок Карабелли, 2 med (II) на M₁, редукция hu на M², диастема и проч. – не исключаются из списка значимых компонентов этногенетического анализа и эпохальных преобразований зубной системы. Нами было отмечено, что изменения последней связаны с общей перестройкой физического типа человека. Следовательно, можно констатировать морфофункциональную связь между преобразованиями черепа человека (брахикефализация, дебрахикефализация и грацилизация) и его зубной системы.

Дальнейший анализ должен проводиться прежде всего в направлении конкретизации и уточнения намеченных тенденций. Отдельные частные задачи по эпохам были сформулированы выше. Изучение одонтологии населения Армянского нагорья основано на хронологической последовательности групп. В целях более детальной характеристики степени различия между признаками на уровне вышеотмеченных хронологических срезов был проведен канонический анализ. В первом векторе (КВ I) отмечены высокие положительные нагрузки на вариант 2 второй борозды метаконида, дистальный гребень тригонида и отрицательные на внутренний средний дополнительный бугорок на первом нижнем моляре и четырехбугорковые формы на втором нижнем моляре; во втором (КВ II) – положительные, на коленчатую складку *med*, четырехбугорковые формы на первом нижнем моляре и отрицательные на вариант 2 второй борозды метаконида, четырехбугорковые формы на втором нижнем моляре, редукцию *hu* на втором верхнем моляре (см. *таблицу*).

В КВ I наименьшие значения имеют субъекты эпохи бронзы, а высокие – представители античного периода. В КВ II минимальные величины выявлены у современных армян, а максимальные – у погребенных в могильниках бронзового века. Рассмотрим кластерную схему, построенную при учете всех задействованных в каноническом анализе признаков (рис. 4). В нашем материале группы эпохи бронзы имеют определенное сходство с сериями античности. Наиболее отдален кластер современного населения.

Всестороннее исследование эпохальной изменчивости некоторых морфологических особенностей зубов на территории Армянского нагорья служит теоретической и практической базой для решения проблем прогнозирования эволюционных процессов. Полученные нами результаты противоречат давно принятой точке зрения, согласно которой начиная с верхнего палеолита биологическая эволюция, постепенно затухая, в пределах вида *Homo sapiens* практически прекратилась. Такой вывод понятен: если сумма социальных факторов все более ослабляла естественный отбор, то темп эволюционных изменений должен был неуклонно снижаться вплоть до почти полного снятия отбора. Мы можем зафиксировать очевидные факты замедления стадияльных изменений по морфологическим признакам лица и черепа, однако неправомерно говорить о прекращении малозаметной на первый взгляд «работы» стабилизирующего отбора, который поддерживает генофонд вида в рамках необходимой гармонии со средой. В частности, картина «остановки» эволюционных процессов сама по себе уже наводит на мысль о наличии достаточно выраженных стабилизирующих факторов. Достигнутая человеком в про-

Элементы двух канонических векторов

Признак	КВ I	КВ II
Диастема I ² -I ¹	-0,1265	0,0328
Краудинг I ²	0,1524	0,2250
Редукция I ² (баллы 2 + 3)	-0,0809	-0,2742
Редукция I ² (балл 1)	0,0960	0,0010
Редукция <i>hu</i> на M ²	-0,2449	-0,3465
Бугорок Карабелли на M ¹	-0,0569	-0,2366
Четырехбугорковые формы на M ₁	0,1998	0,4529
Шестибугорковые формы на M ₁	0,0390	-0,1742
Четырехбугорковые формы на M ₂	-0,4855	-0,4315
1 eo (3) на M ¹	-0,1085	0,2030
Дистальный гребень тригонида	0,6950	0,2014
Коленчатая складка <i>med</i>	-0,2305	0,7572
TAM1	-0,5667	0,3100
2 <i>med</i> (II) на M ₁	0,8415	-0,6301
Общая дисперсия, %	65,27886	17,76498

цессе эволюции универсальность является высшей ценностью при адаптации к любой среде, вполне обеспечивая функционирование субъекта в своей надсистеме – обществе. Изучение одонтологических данных показало, что население Армянского нагорья имеет очень древнюю местную основу, по меньшей мере относящуюся к эпохе ранней бронзы. Этнические и культурные влияния, фиксируемые памятниками археологии и истории, судя по антропологическому материалу, не были настолько сильными, чтобы существенно изменить процесс этногенеза армянского народа [Худавердян, 2000, 2009]. Следует отметить, что в изученных группах есть определенные различия по комплексу признаков, но не в силу разнонаправленности микроэволюционного или этногенетического процессов. Видимо, этим этносы различаются по «густоте» сети взаимодействующих линий, явившихся итогом локальных направлений микроэволюции. Поэтому не следует игнорировать незначительные для жизнеспособности вида, но интересные и важные эпохальные изменения в строении зубной системы человека.

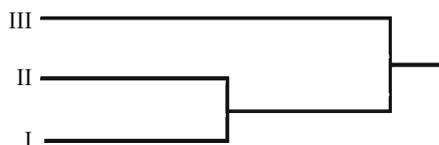


Рис. 4. Дендрограмма кластеризации групп Армянского нагорья эпохи бронзы (I), античного периода (II) и современности (III).

Список литературы

- Беляев Д.К.** О некоторых факторах эволюции гоми- нид // *Вопр. философии*. – 1981. – № 8. – С. 11–28.
- Беляев Д.К.** Дестабилизирующий отбор // *Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы)*. – Л.: Наука, 1983. – С. 266–277.
- Бунак В.В.** Череп человека и стадии его формирования у ископаемых людей и современных рас. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 284 с. – (ТИЭ. Нов. сер.; т. 49).
- Гравере Р.У.** Одонтологический аспект этногенеза и этнической истории восточнославянских народов // *Восточные славяне: Антропология и этническая история*. – М.: Науч. мир, 1999. – С. 209–218.
- Граудонис Я.Я., Денисова Р.Я., Гравере Р.У.** Кивуткалнский могильник эпохи бронзы. – Рига: Зинатне, 1985. – 165 с.
- Дерябин В.Е.** Многомерная биометрия для антропологов. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1983. – 227 с.
- Донина (Халдеева) Н.И.** О некоторых эпохальных изменениях в строении зубной системы человека (на примере средневековых восточнославянских и русских краниологических серий) // *СЭ*. – 1969. – № 2. – С. 35–47.
- Зубов А.А.** Порядок редукции бугорков и преобразование узора коронки постоянных нижних моляров человека при переходе от пятибугоркового типа к трехбугорковому. – М.: [б.и.], 1964. – 7 с.
- Зубов А.А.** Одонтология (методика антропологических исследований). – М.: Наука, 1968. – 200 с.
- Зубов А.А.** Этническая одонтология. – М.: Наука, 1973. – 252 с.
- Зубов А.А., Халдеева Н.И.** Одонтология в современной антропологии. – М.: Наука, 1989. – 231 с.
- Руденко А.Т.** Патология прорезывания зубов мудрости. – 2-е изд. – Л.: Медицина, 1971. – 80 с.
- Халдеева Н.И.** Вариации строения зубов: теоретические и практические аспекты одонтологии // *Новое в методике и методологии антропологических исследований*. – 1992. – Вып. 10: Сер. Народы и культуры, кн. 2. – С. 147–182.
- Худавердян А.Ю.** Население Армянского нагорья в античную эпоху (по антропологическим данным Бениаминского могильника). – Ереван: Тигран Мец, 2000. – 140 с.
- Худавердян А.Ю.** Атлас палеопатологических находок на территории Армении. – Ереван: Ван Арьян, 2005. – 286 с.
- Худавердян А.Ю.** Одонтологическая и краниоскопическая характеристика античного населения Вардбаха // *Культура древней Армении: мат-лы Респ. науч. сессии*. – Ереван, 2006. – С. 102–110.
- Худавердян А.Ю.** Палеодемография и реконструкция некоторых особенностей образа жизни населения Ширакской равнины в эпоху бронзы // *Вестн. обществ. наук НАН РА*. – 2008. – № 2 (622). – С. 223–235.
- Худавердян А.Ю.** Население Армянского нагорья в эпоху бронзы: Этногенез и этническая история. – Ереван: Ван Арьян, 2009. – 440 с.
- Andrik P.** Reduktionsercheinungen im menschlichen Kieferbereich // *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comeniana: Anthropologia*. – 1965. – Т. 10, N 1. – P. 64–71.
- Andrik P., Hanulik M., Vittek I.** Anomalie potu zubov a ich vzťah k fylogeneze // *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comeniana: Anthropologia*. – 1963. – Т. 8, N 1/2. – P. 64–71.
- Brabant H., Hassar M.** Observations anthropologiques et histologiques sur la denture d'une population atteinte de fluorose // *Bull. de l'Académie Royale de Médecine Belgique*. – 1964. – Vol. 6, N 3. – P. 179–190.
- Brabant H., Twiesselmann F.** Observations sur l'évolution de la denture permanente humaine en Europe Occidentale // *Bull. Groupe intern. rech. sci. stomatol.* – 1964. – Vol. 7. – P. 11–84.
- Brace C.L.** Krapina, «classic» neanderthals, and the evolution of the European face // *J. Hum. Evol.* – 1979. – Vol. 8, N 5. – P. 86–89.
- Chagula W.R.** The age at eruption of third permanent molars in male east Africans // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1960. – Vol. 18, N 20. – P. 427–438.
- Dahlberg A.A.** The changing dentition of man // *J. of American Dental Association*. – 1945. – Vol. 32. – P. 679–690.
- Dahlberg A.A.** Analysis of the American Indian dentition // *Dental Anthropology*. – 1963. – N 3. – P. 179–190.
- Dutta P.C.** A study of the molar teeth of the Bronze Age Harappans in the context of evolutionary biology // *Anthropologie (ČSSR)*. – 1983. – Vol. 21, N 2. – P. 56–63.
- Frazer D.W.** Evolutionary rates and selection models for European: Late Pleistocene dental-facial change // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1977. – Vol. 47, N 1. – P. 245–321.
- Goose D.** Dental measurement: an assessment of its value in anthropological studies // *Dental Anthropology*. – 1963. – N 5. – P. 125–148.
- Maształerz A.** Zmniejszenie stłoczenia zębów u człowieka // *Mater. i prace antropol.: zakład antropologiczny, PAN*. – 1962. – N 61. – S. 91–126.
- Sciulli P.W.** Size and morphology of the permanent dentition in prehistoric Ohio Valley Amerindians // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1979. – Vol. 50, N 4. – P. 119–125.
- Shapiro H.L.** The anthropologic backgrounds of dental and oral morphology // *Oral Surg., Oral Medicine and Oral Pathology*. – 1963. – Vol. 16, N 4. – P. 458–465.
- Smith P.** Evolutionary changes in the deciduous dentition of near eastern populations // *Bull. Groupe intern. rech. sci. stomatol. et odontol.* – 1976. – Vol. 19, N 3/4. – P. 166–169.
- Sofaer J.A.** A model relating developmental interaction and differential evolutionary reduction of tooth size // *Evolution*. – 1973. – Vol. 27, N 3. – P. 191–200.
- Wallace J.A.** Gingival eruption sequences of permanent teeth in early hominids // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1977. – Vol. 46, N 3. – P. 111–124.