

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ТЮМЕНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ВЕСТНИК АРХЕОЛОГИИ, АНТРОПОЛОГИИ И ЭТНОГРАФИИ

Сетевое издание

**№ 4 (67)
2024**

ISSN 2071-0437 (online)

Выходит 4 раза в год

Главный редактор:

Зах В.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН

Редакционный совет:

Молодин В.И., председатель совета, академик РАН, д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН;
Добровольская М.В., чл.-кор. РАН, д.и.н., Ин-т археологии РАН;
Бауло А.В., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН;
Бороффка Н., PhD, Германский археологический ин-т, Берлин (Германия);
Епимахов А.В., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН;
Кокшаров С.Ф., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН; Кузнецов В.Д., д.и.н., Ин-т археологии РАН;
Лахельма А., PhD, ун-т Хельсинки (Финляндия); Матвеева Н.П., д.и.н., ТюмГУ;
Медникова М.Б., д.и.н., Ин-т археологии РАН; Томилов Н.А., д.и.н., Омский ун-т;
Хлахула И., Dr. hab., ун-т им. Адама Мицкевича в Познани (Польша); Хэнкс Б., PhD, ун-т Питтсбурга (США);
Чикишева Т.А., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН

Редакционная коллегия:

Дегтярева А.Д., зам. гл. ред., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Костомарова Ю.В., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН;
Пошехонова О.Е., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН; Лискевич Н.А., отв. секретарь, к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Агапов М.Г., д.и.н., ТюмГУ; Адаев В.Н., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Бейсенов А.З., к.и.н., НИЦИА Бегазы-Тасмола (Казахстан);
Валь Й., PhD, О-во охраны памятников Штутгарта (Германия); Ключева В.П., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Крийска А., PhD, ун-т Тарту (Эстония); Крубези Э., PhD, проф., ун-т Тулузы (Франция);
Кузьминых С.В., к.и.н., Ин-т археологии РАН; Перерва Е.В., к.и.н., Волгоградский ун-т;
Печенкина К., PhD, ун-т Нью-Йорка (США); Пинхаси Р., PhD, ун-т Дублина (Ирландия);
Рябогина Н.Е., к.г.-м.н., ТюмНЦ СО РАН; Слепченко С.М., к.б.н., ТюмНЦ СО РАН;
Ткачев А.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Хартанович В.И., к.и.н., МАЭ (Кунсткамера) РАН

Утвержден к печати Ученым советом ФИЦ Тюменского научного центра СО РАН

Сетевое издание «Вестник археологии, антропологии и этнографии»
зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий
и массовых коммуникаций; регистрационный номер: серия Эл № ФС77-82071 от 05 октября 2021 г.

Адрес: 625008, Червишевский тракт, д. 13, e-mail: vestnik.ipos@inbox.ru

Адрес страницы сайта: <http://www.ipdn.ru>

© ФИЦ ТюмНЦ СО РАН, 2024

**FEDERAL STATE INSTITUTION
FEDERAL RESEARCH CENTRE
TYUMEN SCIENTIFIC CENTRE
OF SIBERIAN BRANCH
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

VESTNIK ARHEOLOGII, ANTROPOLOGII I ETNOGRAFII

ONLINE MEDIA

**№ 4 (67)
2024**

ISSN 2071-0437 (online)

There are 4 numbers a year

Editor-in-Chief

Zakh V.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Editorial Council:

Molodin V.I. (Chairman of the Editorial Council), member of the RAS, Doctor of History,
Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Dobrovolskaya M.V., Corresponding member of the RAS, Doctor of History,
Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Baulo A.V., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Boroffka N., PhD, Professor, Deutsches Archäologisches Institut (German Archaeological Institute) (Berlin, Germany)

Chikisheva T.A., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Chlachula J., Doctor hab., Professor, Adam Mickiewicz University in Poznan (Poland)

Epimakhov A.V., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia)

Koksharov S.F., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia)

Kuznetsov V.D., Doctor of History, Institute of Archeology of the RAS (Moscow, Russia)

Hanks B., PhD, Professor, University of Pittsburgh (Pittsburgh, USA)

Lahelma A., PhD, Professor, University of Helsinki (Helsinki, Finland)

Matveeva N.P., Doctor of History, Professor, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Mednikova M.B., Doctor of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Tomilov N.A., Doctor of History, Professor, University of Omsk

Editorial Board:

Degtyareva A.D., Vice Editor-in-Chief, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Kostomarov Yu.V., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Poshekhonova O.E., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Liskevich N.A., Assistant Editor, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Agapov M.G., Doctor of History, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Adaev V.N., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Beisenov A.Z., Candidate of History, NITSIA Begazy-Tasmola (Almaty, Kazakhstan),

Crubezy E., PhD, Professor, University of Toulouse (Toulouse, France)

Kluyeva V.P., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Kriiska A., PhD, Professor, University of Tartu (Tartu, Estonia)

Kuzminykh S.V., Candidate of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Khartanovich V.I., Candidate of History, Museum of Anthropology and Ethnography RAS Kunstkamera
(Saint Petersburg, Russia)

Pechenkina K., PhD, Professor, City University of New York (New York, USA)

Pererva E.V., Candidate of History, University of Volgograd (Volgograd, Russia)

Pinhasi R., PhD, Professor, University College Dublin (Dublin, Ireland)

Ryabogina N.Ye., Candidate of Geology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Slepchenko S.M., Candidate of Biology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Tkachev A.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Wahl J., PhD, Regierungspräsidium Stuttgart Landesamt für Denkmalpflege

(State Office for Cultural Heritage Management) (Stuttgart, Germany)

Address: Chervishevskiy trakt, 13, Tyumen, 625008, Russian Federation; mail: vestnik.ipos@inbox.ru

URL: <http://www.ipdn.ru>

АНТРОПОЛОГИЯ

<https://doi.org/10.20874/2071-0437-2024-67-4-11>

УДК 572.08

Бужилова А.П.

НИИ и Музей антропологии МГУ имени М.В. Ломоносова, ул. Моховая, 11, стр. 1, Москва, 125009
E-mail: albu_pa@mail.ru

МОРФОЛОГИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ДЕНИСОВЦЕВ: ПРОБЛЕМЫ ИДЕНТИФИКАЦИИ ТАКСОНА В КОНТЕКСТЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Обращение к фрагментарным экземплярам останков денисовцев с учетом данных хронологии и генетики может быть полезным опытом в поиске таксономически ценных признаков. Представлены результаты одонтологического анализа 3 коренных зубов постоянной и 1 зуба молочной формации соответственно верхней и нижней челюстей разных индивидуумов, представляющих различные этапы бытования денисовцев (*Homo altaensis* или *Homo s. denisovan*) на территории современного Алтая в эпоху плейстоцена. Хронологический возраст находок маркируется широким интервалом около 300–200 тыс. л.н. до 84–55 тыс. л.н. Материалы получены в ходе раскопок в Денисовой пещере (Северо-Западный Алтай). Присутствие исключительной мегадонтии при наличии очевидных гомининных черт в одонтоглифике денисовцев позволяет обсуждать этот комплекс как наиболее характерный. Коронки зубов демонстрируют определенные пропорции при относительной редукции гипоконуса, но размеры этого бугорка стабильно больше, чем у других гоминин (за исключением гейдельбержцев и неандертальцев, которые нередко демонстрируют такие же варианты, но при других пропорциях и размерах коронок). На жевательной поверхности отмечаются признаки, характерные для анатомически современных людей и неандертальцев, но при этом зубы маркируются наличием уникальных комбинаций, характерных для гоминин, а не гоминин. Зуб представителя более поздней волны миграции демонстрирует большее число уникальных комбинаций, чем зуб представителя ранней волны мигрантов на Алтай. Не исключено, что поздние популяции денисовцев в ходе отбора проявили эффект основателя, выкристаллизуя в том числе редкие фенотипы, например уникальные комбинации рельефа жевательной поверхности.

Ключевые слова: Алтай, плейстоценовые гоминины, денисовцы, *Homo altaensis*, *Homo s. denisovan*, одонтология, палеогенетика.

Ссылка на публикацию: Бужилова А.П. Морфология коренных зубов денисовцев: проблемы идентификации таксона в контексте генетических исследований // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2024. 4. С. 147–159. <https://doi.org/10.20874/2071-0437-2024-67-4-11>

Введение

Антропологические плейстоценовые находки, довольно обширные по сравнению с останками предшествующих эпох, могут рассматриваться как самый интересный и ключевой материал в изучении становления вида *Homo sapiens*. Благодаря интенсивным разработкам археологов, антропологов и привлечению к анализу костных останков методов молекулярной биологии (генетики и протеомики) стало возможным оценить развитие трех важных таксонов в эволюции человека. Это собственно биологическая история анатомически современных людей и их ближайших родственников — неандертальцев и денисовцев.

Если для неандертальцев исследователями довольно успешно представлены дифференцирующие таксон морфологические признаки (как на скелете, так и на зубах), то для денисовцев, открытых случайным образом в ходе генетического анализа [Krause et al., 2010; Reich et al., 2010], до сих пор нет возможности предложить комплекс дифференцирующих их признаков. Это объясняется крайней фрагментарностью изученных на примере Денисовой пещеры костных остатков, как и тем, что каждый новый образец является отражением разных популяций в ходе нескольких миграций денисовцев на Алтай и их длительного проживания (как минимум с периода 300 тыс. лет назад) в кругу близких таксонов, что не исключало процессов смешения с ними. Именно на примере Денисовой пещеры получено первое и единственное генетическое свидетельство гибридизации в первом поколении денисовца и неандерталки [Slon et al., 2018].

Опираясь на данные генетики современного населения, можно предположить, что за долгое время своего существования денисовцы смогли освоить большую площадь Азиатского континента, как и юго-восточные территории, примыкающие к нему [Browning et al., 2018]. За этот длительный период освоения территорий популяции *Homo sp.*, как и другие биологические виды, могли проживать разные сценарии, связанные как с гибридизацией, так и с изоляцией и/или дрейфом генов. Вероятно, обращение даже к единичным экземплярам денисовских останков с учетом данных археологии и генетики может быть полезным опытом в поиске таксономически ценных признаков, которые, в свою очередь, могут стать полезными для идентификации спорных находок и разделения различных таксономических групп.

Материалы и методы

В анализе использованы одонтологические материалы из Денисовой пещеры (Северо-Западный Алтай), исследованные автором в разные годы с применением методов морфологии и одонтологии [Зубов, 2006; Зубова, 2013; Hillson, 2023; Martín-Torres et al., 2012; Turner, Nichol, Scott, 1991]. Это 3 коренных зуба постоянной и 1 зуб молочной формации соответственно верхней и нижней челюстей разных индивидуумов, представляющих различные этапы бытования денисовцев (*Homo altaensis* или *Homo s. denisovan*) на территории современного Алтая в эпоху плейстоцена. Данные генетического анализа изученных зубов брались из открытых источников в ходе поиска в системе Google Scholar.

Денисова 2. В 1984 г. в Центральной галерее в слое 22.1 был обнаружен молочный коренной зуб. Сохранность зуба плохая, он характеризуется сильной стертостью жевательной поверхности коронки, посмертной потерей части эмали коронки и прижизненным почти полным отсутствием корня¹ (рис. 1). Исследователи определяют его как молочный нижний левый второй моляр [Шпакова, 2001]. Состояние резорбции корня и износ коронки позволили предположить по стандартам развития современного человека, что он соотносится с возрастом около 10 лет [Bass, 1995]. Патологических изменений на сохранившихся частях не отмечено. Зуб Денисова 2 был датирован методом радиотермолюминесценции в интервале 282–224 тыс. л.н. [Деревянко и др., 1992]. Позднее методом генетического датирования удалось подтвердить хронологический возраст находки около 300–200 тыс. л.н. [Brown et al., 2022].

Денисова 4. В 2000 г. в Южной галерее пещеры в слое 11.1 был обнаружен коренной зуб постоянной формации очень хорошей сохранности (рис. 1). В первой публикации Б. Виола представил его как верхний второй/третий моляр [Reich et al., 2010]. Его неоднозначное положение в челюсти исследователь пояснял тем, что, по данным анатомии, у третьего коренного зуба нет контактной фасетки на дистальной части коронки, так же этой фасетки не было у зуба Денисова 4; при этом не исключалась вероятность, что это может быть и второй моляр при отсутствии в челюсти третьего коренного зуба. Опираясь на морфологические особенности зуба, мы склоняемся к мнению, что это скорее второй левый верхний моляр [Buzhilova et al., 2017]. К этому же мнению пришли и другие исследователи [Зубова, Моисеев, 2023]. По степени стертости коронки можно резюмировать, что зуб принадлежал молодому индивидууму в возрасте 18–20 лет [Bass, 1995]. Никаких патологических отклонений/изменений на моляре не отмечено.

В обобщающей работе К. Дука с соавт. [Douka et al., 2019] был предложен возраст находки, смоделированный в интервале 84,1–55,2 тыс. л.н. Позднее дата была расширена на основании метода генетического датирования, и возраст был определен в интервале 110–55 тыс. л.н. [Brown et al., 2022].

Денисова 8. В 2010 г. в Восточной галерее пещеры на границе слоев 12 и 11.4 был обнаружен еще один коренной зуб постоянной формации (рис. 1). Зуб располагался несколько ниже ставшей широко известной антропологической находки останков неандертальца — Денисова 5 (проксимальная фаланга стопы)².

¹ По данным анатомии и антропологии известно, что в ходе онтогенеза (на этапе смены молочных зубов постоянными) происходит резорбция корней молочной генерации, в результате чего на финальных стадиях резорбции обнажается полость пульпы зуба. Такой процесс значительно облегчает естественную потерю молочных зубов вследствие малой устойчивости остатков корня в альвеоле.

² Фаланга впервые описана М.Б. Медниковой [2011], которая нашла этой кости ближайшие аналогии у переднеазиатского неандертальца Шанидар 4 и представителя *Homo sp.* из Тяньянь в Китае. Позднее по данным палеогенетики Денисова 5 была классифицирована как неандертальская. Смоделированный для образца Денисова 5 возраст составил 130–90,9 тыс. л.н. [Douka et al., 2019]. Митохондриальная последовательность этого алтайского неандертальца наиболее тесно связана с мтДНК ребенка из Мезмайской пещеры [Prüfer, 2014]. Таким образом, с опорой на комплекс различных источников, впервые было убедительно показано присутствие так называемых алтайских неандертальцев в восточной части Евразии [Медникова, 2011; Prüfer, 2014; Sawyer et al., 2015].

Морфология коренных зубов денисовцев: проблемы идентификации таксона...

Моляр Денисова 8 плохо сохранился, это несколько осколочных фрагментов коронки зуба, которые после реставрации представляют собой основную ее часть. Корни не сохранились, что осложняет точную оценку позиции зуба. Ее осторожно оценивают как второй/третий верхний моляр ($M^{2/3}$) [Buzhilova, 2014; Sawyer et al., 2015]. По мнению А.В. Зубовой с соавторами, это третий левый верхний моляр [Зубова и др., 2017], однако позднее А.В. Зубова и В.Г. Моисеев [2023] предположили, что зуб может быть и вторым моляром.

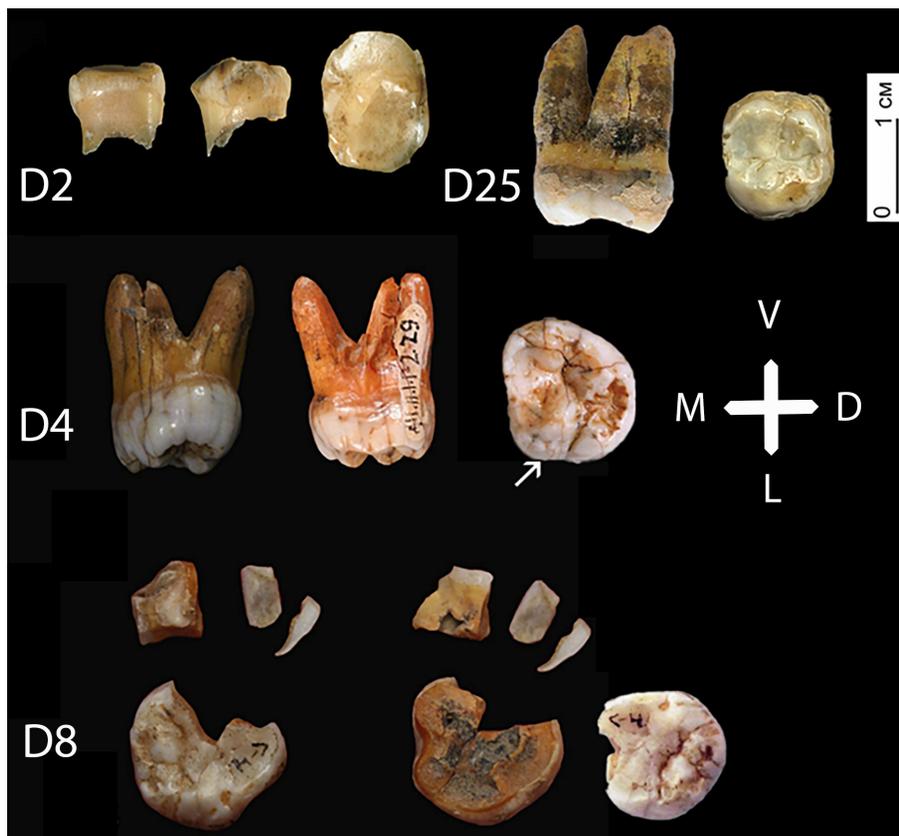


Рис. 1. Постоянные и молочные моляры из Денисовой пещеры:

D2 — зуб Денисова 2. Левый нижний второй молочный моляр (девочка, около 10 лет); D4 — зуб Денисова 4. Левый верхний второй постоянный моляр (мужчина, 18–20 лет). Стрелкой показан нетипичный «зубчатый» бугорок Карабелли; D8 — зуб Денисова 8. Верхний второй/третий постоянный моляр (мужчина, 20–35 лет); D25 — зуб Денисова 25. Левый верхний второй постоянный моляр (индивидуум 20–35 лет). Ориентация коронок с окклюзионной стороны представлена согласно схеме: M-D — мезиодистальное направление, V-L — вестибуло-лингвальное направление.

Fig. 1. Permanent and deciduous molars from Denisova Cave:

D2 — Denisova 2. Left lower second deciduous molar (girl, about 10 years old). D4 — Denisova 4. Left upper second permanent molar (male, 18–20 years old). The arrow indicates the atypical “archaic” Carabelli cusp.; D8 — Denisova 8. Upper second/third permanent molar (male, 20–35 years old); D25 — Denisova 25. Left upper second permanent molar (individual 20–35 years old). The orientation of the crowns from the occlusal side is presented according to the diagram: M-D — mesio-distal direction, V-L — vestibulo-lingual direction.

Стертость жевательной поверхности присутствует в незначительной степени, затронута мезиальная часть коронки. По стандартам развития современного человека — это индивидуум молодого возраста (Adultus) [Bass, 1995]. Никаких патологических отклонений/изменений на сохранившейся части зуба не отмечено.

Примерный возраст находки приходится на интервал 136,4–105,6 тыс. л.н., т.е. этот зуб очевидно древнее, чем моляр Денисова 4 [Douka et al., 2019]. По результатам филогенетического анализа митохондриальных геномов он оказался гораздо древнее, располагаясь в интервале 285–165 тыс. л.н., т.е. синхронным образцу Денисова 2 [Brown et al., 2022].

Денисова 25. В 2020 г. в Южной галерее пещеры на верхнем уровне слоя 17 был обнаружен еще один коренной зуб постоянной формации. Зуб практически полностью сохранился (рис. 1). Это второй левый моляр верхней челюсти. Зуб принадлежал молодому индивидууму в

возрасте *Adultus*. Эмаль коронки на боковых стенках в дистальной и буккальной части покрыта твердым зубным камнем. На мезиальной стенке в верхней части видна отчетливая «полулунная» стертость коронки за счет смыкания двух моляров. На дистальной части подобная фасетка не фиксируется, боковая стенка покрыта заметным слоем зубного камня. Не исключено, что этот моляр замыкал верхний зубной ряд. На жевательной поверхности в районе гипоконуса отмечается прижизненная стертость коронки с овальным потемнением эмали, ограничивающим плоскость стертости. Кроме того, в этой области фиксируется темная точка, как это бывает на начальных стадиях кариеса. Менее значительная по размеру стертость образована в области параконуса, ее границы видны за счет слабой полировки. На мезиальной части коронки отмечены прижизненные сколы эмали. На метаконусе на границе жевательной поверхности с вестибулярной стороны тоже есть прижизненный скол. Вероятно, все выявленные дефекты образовались при жизни индивидуума из-за использования зубов в расщеплении чего-то твердого (орехи, кости и др.). Не исключено, что и стертость коронки, описанная выше, также связана с этой функциональной нагрузкой. Точных данных по датированию находки пока археологами не приводится.

Результаты

Из числа изученных зубов к ранним этапам заселения денисовцами Алтайского региона можно отнести нижний молочный моляр Денисова 2 (300–200 тыс. л.н.) и верхний второй/третий постоянный моляр Денисова 8 (285–165 тыс. л.н.).

Плохая сохранность жевательной поверхности молочного моляра не позволила провести полный одонтологический анализ, исследователи опирались только на измерения диаметров и пропорции коронки [Шпакова, 2000; Бужилова, 2012; Viola, 2009]. В ходе сравнительного метрического анализа зуба Денисова 2 на фоне изменчивости молочных моляров разных групп гоминид ($n = 151$) по размерам двух диаметров и площади коронки методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) было показано, что только мезиодистальный диаметр статистически достоверно отделяет различные таксоны *Homo* от австралопитековых, моляры которых более удлиненные [Buzhilova et al., 2017]. Группы гоминин (*Homo* sp.) демонстрировали области перекрытия по этому диаметру, но все же можно было выделить тенденцию, что азиатская группа *Homo erectus*, как и африканские формы эректусов, отделяется от ранних анатомически современных людей, европейских неандертальцев и палеолитических *Homo sapiens*, имея относительно более длинный m_2 . В целом, наиболее сильное перекрытие данных по пропорциям зуба демонстрировали группы неандертальцев и анатомически современных людей. Отметим, что мезиодистальный и вестибуло-лингвальный диаметры моляра Денисова 2 достаточно велики и легко попадают в диапазон, наиболее характерный для неандертальцев, но при этом демонстрируют неоднозначное таксономическое положение из-за перекрытия интервалов изменчивости размеров зубов у неандертальцев и анатомических современных людей [Бужилова, 2012; Slon et al., 2017].

При учете максимальной близости размеров и пропорций зуба Денисова 2 следует выделить несколько позднеплейстоценовых индивидуумов, представляющих, в разной степени дискуссионности, культуру мустье: Шатонеф 2, Кебара КМН1, Арчи 1 и Амуд III. Исследователь останков Шатонеф 2 подчеркивает, что молочные зубы ребенка обладают особыми характеристиками по сравнению с постоянной генерацией зубов: выпуклая форма коренных зубов, отсутствие лопатообразности верхних резцов, относительно больший размер коронок по сравнению с молочными зубами палеолитических *Homo* [Tillier, 1979]. Размеры молочных зубов Арчи 1 очевидно больше, чем у других сходных по биологической стадии зубов неандертальцев. Более того, нижняя челюсть этого ребенка имеет свою оригинальную морфологическую форму симфиза, непохожую на челюсти других детей-неандертальцев [Arnaud, 2015]. Заметим, что, как и Шатонеф 2, этот моляр близок к Денисовой 2 не только по размерам, но и по форме коронки. Фрагментарность останков 4-летнего ребенка Амуд III не позволяет оценить его точную принадлежность к неандертальцам, поэтому не будем вставлять на ту или иную сторону в дискуссии, определяя его точное таксономическое положение [Hovers et al., 2005]. Этот молочный моляр чуть длиннее денисовского зуба, но в пределах ошибки измерений (0,1 мм). Как видим, близкие по размерам и пропорциям зубы с территории Южной Европы и Ближнего Востока, приближаясь к денисовскому, демонстрируют (как и он) морфологические особенности.

По результатам палеогенетического анализа стало очевидно, что зуб Денисова 2 принадлежал девочке-денисовке, т.е. был определен не только пол, но и биологический таксон по данным митохондриальной ДНК [Slon et al., 2017]. По данным генетики, этот молочный зуб представляет одну из древнейших популяций алтайских денисовцев, которая, по сравнению со

второй волной миграции более поздних денисовцев, несет большее число неандертальских генов. Таким образом, данные генетики и морфологии не противоречат друг другу, однако результаты морфологического анализа без учета одонтологических и одонтоглифических признаков, как и генетической экспертизы, не выглядят самодостаточными. Очевидно, что по данным морфологии можно лишь констатировать архаичность зуба и его максимальную близость к гомининам (неандертальцам и анатомически современным людям).

Другой представитель ранней волны миграции денисовцев на Алтай — Денисова 8. Коронка этого постоянного моляра подокруглой формы, так как в мезиодистальном направлении длина зуба приближается к размерам вестибуло-лингвального диаметра [Зубова и др., 2017]. По размерам зуб находит ближайшие аналогии среди древнейших гоминид, располагаясь в поле австралопитековых, некоторых представителей гейдельбержцев, азиатских эректусов и плейстоценовых китайских *Homo sp.* [Buzhilova et al., 2017].

На жевательной поверхности один из мезиальных бугорков — параконус заметно стерт. Метаконус массивный и сегментирован. Одна из его борозд второго порядка выходит в вестибуло-дистальном направлении на боковую стенку коронки. Между параконусом и метаконусом на вестибулярной стороне на базе метаконуса фиксируется парамолярный бугорок (метастиль), отчетливо ограниченный контуром, но уплощенный к вершине. Не исключаем, что в слабой степени развития на базе параконуса может быть и другой парамолярный бугорок (парастиль). Впервые подобные бугорки были описаны довольно детально на базе именно параконуса (бугорок Болька). Это довольно редкие признаки, чаще всего у современного человека парамолярные бугорки отмечаются на вторых/третьих верхних молярах, иногда фиксируются на премолярах [Harris, 2009; Mull, Manjunath, 2013]. Протоконус кажется крупным, его осевой гребень вместе с гребнем метаконуса формируют косой гребень. Из-за стертости в центральной части коронки градицию косого гребня сложно описать (высокий или низкий). Гипоконус сегментирован, по сравнению с метаконусом кажется меньше, но по степени развития — примерно балл 4 по ASUDAS. Задняя ямка имеет вид широкой борозды, она ограничена дистальным маргинальным бугорком (балл 3 по Зубову), ниже которого фиксируется как бы продолжение борозды; не исключено, что это «ложная» задняя ямка. А.В. Зубова с соавт. [2017] описали несколько особенностей, отличающих этот моляр. Во-первых, метаконус формирует с гребнем параконуса широкий гребень — плагиокристу. Во-вторых, на косом гребне бороздки 4^{me} и 4^{me} авторы выделяют метаконулюс. И в-третьих, между гипоконусом и протоконусом на границе жевательной и лингвальной поверхностей зуба сохраняется незначительная непрерывная перемычка, которую исследователи отождествляют с рудиментом архаичного гребня энтокристы. Как указывают авторы, этот признак фиксируется на зубах приматов, а у современного человека — только на закладках молочных вторых моляров.

Как видим, данные морфологии зубов Денисова 2 и Денисова 8 по разным системам признаков показывают их сходство друг с другом по крупным размерам, близким у молочной генерации к таковым у моляров неандертальцев, а у постоянной генерации — у австралопитековых, некоторых гейдельбержцев, азиатских эректусов и плейстоценовых китайских *Homo sp.* Одонтология постоянного зуба показывает несомненную близость денисовцев к гомининам (практически все описанные признаки встречаются как у анатомически современных людей, так и у близких им таксонов); при этом зуб Денисова 8 демонстрирует относительно крупный по сравнению с сапиенсами гипоконус, и, на наш взгляд, такое соотношение основных бугорков ближе по строению к зубам гейдельбержцев. Согласно А.В. Зубовой с соавт. [2017], у этого моляра есть энтокриса — архаичная черта, присущая гоминоидам.

Вторую, более позднюю волну денисовцев на Алтай представляет моляр Денисова 4. Его коронка массивная, трапецевидной формы за счет крупного параконуса и отклоненных к центру коронки вершин двух основных бугорков (метаконуса и протоконуса); коронка по боковым стенкам выпуклая, в мезиальной части выпуклость чуть меньше. Корни зуба массивные, за счет чего относительно коронки кажутся несколько короткими; отмечается очевидное расхождение лингвальной части корня от двух буккальных, как это характерно для первых/вторых моляров современного человека [Bass, 1995]. Лингвальный корень — длинный, массивный и подовальной формы; оба буккальных корня более уплощены и разделяются между собой примерно в верхней трети шейки зуба, что характерно для первых/вторых моляров [Bass, 1995].

По размерам зуб Денисова 4 (как и Денисова 8) находит ближайшие аналогии среди древнейших гоминид, располагаясь в поле австралопитековых и некоторых представителей *Homo sp.* [Buzhilova et al., 2017].

Все основные бугорки моляра сегментированы очевидными бороздами, и окклюзионная поверхность кажется более сложной, чем у зуба Денисова 8. Параконус — крупный по размерам, выделяется из числа других бугорков. Протоконус также выглядит крупным. Во многом это объясняется увеличением его базальной части, вероятно, за счет наличия бугорка Карабелли нетипичной формы, имеющего «зубчатые» вершины (рис. 1). А.В. Зубова с соавт. [2017] расценивают такую форму как проявление рудиментарных дериватов цингулюма. Метаконус несколько «ломает» краевую линию коронки за счет скошенного угла бугорка к центру коронки; этот бугорок и протоконус своими осевыми гребнями стремятся к центру, но не сливаются в косой гребень, так как между ними проходит фиссура. Однако при 3D-визуализации рельефа дентина под коронкой виден четкий гребень, соединяющий два бугорка, что позволяет говорить о присутствии косого гребня на этом зубе³. И, наконец, гипоконус по размерам меньше относительно других бугорков, но его развитие можно оценить как балл 4 по ASUDAS.

А.В. Зубова с соавт. [2017] по результатам одонтоглифики отмечают несколько важных отличий. Во-первых, две борозды второго порядка 1ра и 2ра на вестибулярной поверхности параконуса выделяют элементы краевого гребня (эокристы), соответствующие его центральной ветви, что не встречается у современного человека. Во-вторых, в дистальном направлении от осевого гребня метаконуса отходит два дополнительных гребня (1me и 2me), которые разделяются дополнительной бороздкой третьего порядка, выделяющей часть метаконулюса, — и этот одонтоглифический комплекс не находит аналогий для зубов современного человека. В-третьих, на гипоконусе обе бороздки второго порядка (1hy и 2hy) дублируются в мезиальном и дистальном отделах бороздками третьего порядка (1'hy и 2'hy), которые, по мнению исследователей, крайне редко встречаются у современного человека [Зубова и др., 2017, с. 128].

Таким образом, отличительные особенности морфологии и одонтоглифики зуба Денисова 4 показывают его несомненную принадлежность гомининам, однако фиксируются довольно архаичные признаки и уникальные комбинации на жевательной поверхности коронки. Напомним, что в одной из первых палеогенетических публикаций зуб Денисова 4 был определен по данным митохондриальной ДНК как денисовский, он принадлежал мужчине и по генетическим особенностям митохондриального генома был близок к находке Денисова 3 [Reich et al., 2010]. Позднее был выделен дополнительный ряд неполных архаичных геномов, который убедительно показал так называемую позднюю волну денисовцев, представленных геномами Денисова 3 и 4, отличающихся от геномов более ранних находок меньшим числом неандертальских генов [Slon et al., 2017].

Зуб с неопределенной хронологической атрибуцией — Денисова 25 демонстрирует массивную коронку с хорошо развитыми корнями (рис. 1). Форма коронки подовальная за счет тяготения трех основных бугорков к центру коронки и относительной большей величины протоконуса и параконуса, чем у двух других бугорков. Коронка по боковым стенкам выпуклая, в мезиальной части выпуклость меньше. Корни зуба массивные, буккальные корни срослись по всей длине, но отчетливо дифференцируются относительно друг друга. Лингвальный корень несколько уплощен в сечении, отходит почти параллельно вестибулярным.

По размерам зуб уступает образцам Денисова 4 и 8 (мезиодистальный диаметр — 12 мм, вестибуло-лингвальный диаметр — 13,73 мм). По площади и индексу коронки приближается к северокитайским вторым верхним молярам из Сюйцзяо (РА1480-6 и РА1480-5), датируемым в интервале перехода к позднему плейстоцену (MIS 5-4), восточно-китайскому зубу Лунтань (РА833), датируемому около 412 тыс. л.н., и левому моляру Хуалун HLD6, датируемому примерно 300 тыс. л.н. [Xing et al., 2015; Xing et al., 2014; Wu et al., 2019]; более того, по этим признакам он близок к некоторым зубам гейдельбержцев (рис. 2). Однако, как и оба моляра Денисова 4 и Денисова 8, он располагается в интервале данных, характерных для некоторых азиатских эректусов и китайских *Homo sp.*

Рельеф коронки хорошо сохранился. Это 4-бугорковый зуб. Фиссура I широкая и глубокая, выходит далеко на вертикальную стенку коронки; на фиссуре II (не такой глубокой по сравнению с фиссурой I) читаются две борозды второго порядка, которые ограничивают дополнительный гребень на протоконусе. Фиссура III — довольно широкая, не заходит на боковую стенку коронки. Выше этой фиссуры читается задняя ямка. Отметим, что в этой области на границе фиссуры III и задней ямки присутствует каплевидное углубление, которое с нижней стороны ограничивается фиссурой IV. Это образование напоминает «ложную» заднюю ямку [Зубов,

³ Автор приносит благодарность Б. Виоле за предоставленную возможность ознакомиться с 3D-копией зуба Денисова 4, что позволило изучить его структуру более детально.

2006]. Фиссура IV ограничивает гипоконус, не выходя за окклюзионный край, как это было на примере Денисова 4. Основные гребни параконуса, протоконуса и метаконуса стремятся друг к другу, но они отчетливо разделены фиссурами I, II и III. Метаконус кажется меньше относительно параконуса. Протоконус большой, кажется сегментированным за счет дополнительной борозды, которая выделяется фиссурами второго порядка (2pr). Гипоконус заметно меньше остальных бугорков, но примерно балл 4 по ASUDAS.

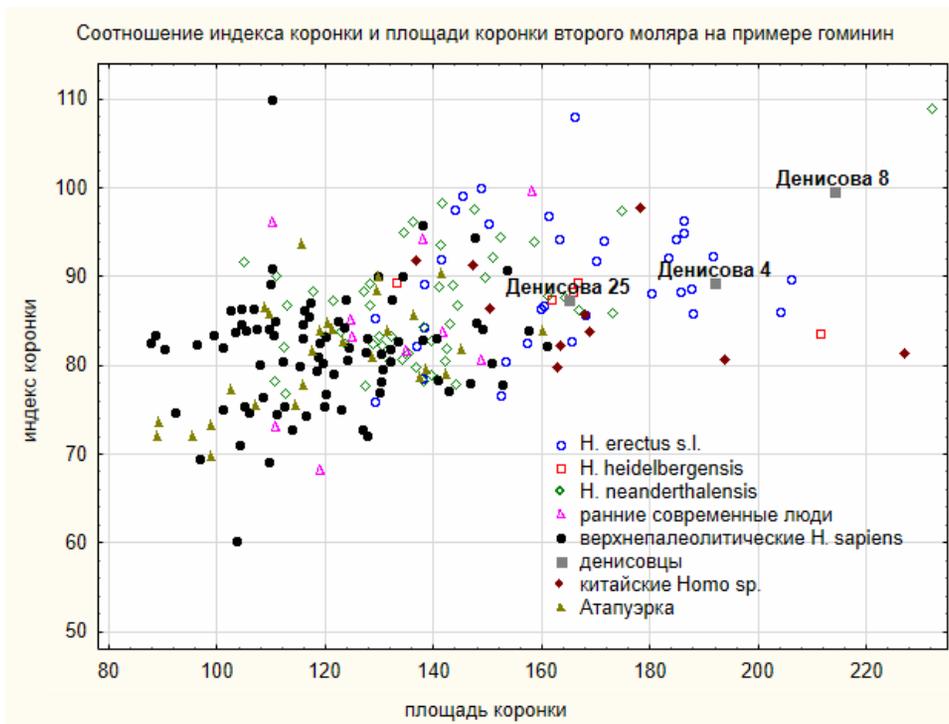


Рис. 2. Соотношение индекса коронки $((VL/MD) \times 100)$ и площади коронки $(VL \times MD)$ второго верхнего моляра на примере евразийских гоминин (по материалам [Buzhilova et al., 2017, tab. 1]): VL — вестибуло-лингвальный диаметр, MD — мезиодистальный диаметр.

Fig. 2. The ratio of the crown index $((VL/MD) \times 100)$ and the crown area $(VL \times MD)$ of the second upper molar in Eurasian hominins (based on materials [Buzhilova et al., 2017, tab. 1]): VL — the vestibulo-lingual diameter; MD — the mesio-distal diameter.

Обсуждение результатов

Как показали результаты, все изученные зубы молочной и постоянной генерации из Денисовой пещеры, по данным генетики определенной как денисовцы, отличаются характерной мегадонтией. Отметим, что если размеры зубов молочной генерации лежат в пределах вариабельности зубов неандертальцев, сапиенсов и ранних анатомически современных людей, то моляры постоянной генерации демонстрируют исключительную мегадонтию, по размерам входя в интервал изменчивости австралопитековых и эректусов Африки и Азии [Бужилова, 2012; Зубова, Моисеев, 2023; Reich et al., 2010; Buzhilova et al., 2017]. И только некоторые средне- и позднеплейстоценовые китайские находки с дискуссионной таксономией (*Homo sp.*) приближаются по размерам к денисовским молярам. Так, Харбин, Лунтань PA 837 и Дюшань наиболее близки по размерам к молярам Денисова 4 и 8 [Зубова, Моисеев, 2023], а зубы Лунтань PA833, Сюйцзяо PA11480-6 и Хуалун HLD6 близки по индексу коронки к моляру Денисова 25.

С учетом того, что перед нами зубы, представляющие две хронологические волны денисовцев на Алтай, важно выделить наиболее характерные для них черты в морфологии окклюзионной поверхности. Во-первых, для обеих хронологических популяций налицо комбинация современных гомининных черт, архаичных признаков и даже уникальных комбинаций одонтологического рельефа. Кроме того, моляры постоянной генерации отличаются очевидной относительной редукцией гипоконуса (балл 4 по ASUDAS), но не настолько, как это фиксируется у сапиенсов. Максимальная редукция гипоконуса (0+1 балл) зафиксирована по материалам современного коренного населения американской Арктики (29 %) и в некоторых группах Западной Евразии (25 %); совре-

менные популяции Восточной Азии и коренных американцев занимают промежуточное положение, с частотой 10–15 %. Наименьшая частота встречаемости редукции гипоконуса отмечена у австрало-меланезийцев, юго-восточных азиатов и африканцев к югу от Сахары (2–8 %). Выраженные гипоконусы (4+) встречаются с наибольшей частотой в этих трех группах (70–75 %) [Scott et al., 2018]. И именно современные популяции австрало-меланезийцев, как и некоторые юго-восточные азиаты, сохранили максимальный генетический вклад от денисовцев. Опираясь на исследование Ш. Бэйли первых верхних моляров [Bailey, 2004], уже сейчас можно отметить сходную комбинацию соотношения размеров гипоконуса и остальных бугорков на зубах неандертальцев, которые, в свою очередь, значительно уступают по размерам зубам денисовцев. Выше мы упомянули, что соотношение размеров гипоконуса и других бугорков напоминает таковое у верхних моляров гейдельбержцев, так как чаще всего у них отмечается размер гипоконуса 4+ [Martínón-Torres et al., 2012]. Таким образом, эта особенность нам кажется важной при оценке родственных таксонов гейдельбержцев, неандертальцев и денисовцев. Во-вторых, для всех изученных моляров в той или иной степени отмечено присутствие так называемой ложной задней ямки. В-третьих, наличествуют дополнительные образования: косой гребень у двух моляров из трех, метаконулюс у двух моляров из трех, парамолярные бугорки (Денисова 8); у моляра Денисова 4 — бугорок Карабелли реликтовой зубчатой формы. Мы не исключаем присутствие бугорка и на других денисовских молярах, так как уже по предварительным данным несомненное присутствие этого бугорка нами отмечено еще на одном верхнем моляре из Денисовой пещеры — Денисова 29⁴. По данным о распространении этого признака у современного азиатского населения (Арктика, Северо-Восточная Сибирь) отметим, что бугорок Карабелли не типичен для современных популяций этого региона, так как примерно у 85 % отмечается его отсутствие или следовая выраженность (баллы 0–1 по ASUDAS), у коренных американцев формы бугорка Карабелли (5+) встречаются крайне редко (2–5 %), зато у европейцев — в 26 %; в юго-восточных азиатских и тихоокеанских популяциях, а также у африканцев к югу от Сахары фиксируются формы бугорка Карабелли с выраженностью балл 5+ от 14 до 18 % [Scott et al., 2018].

Говоря о древности этого признака, обратим внимание на то, что бугорок Карабелли в более или менее типичных вариантах его проявления наблюдается только на зубах гоминид (включая австралопитековых), но никогда не отмечался на зубах ископаемых гоминоидов. Однако разнообразные по форме «наросты» в области цингулюма прослежены у высших приматов и гиббонов [Hillson, 2023]. Опираясь на материалы В. Лю с соавт. [Liu et al., 2018], похожие по примеру Денисова 4 зубчатые образования на цингулюме мы отметили у китайских плейстоценовых гоминин: они были на вторых верхних молярах Сюйцзяо (PA1480-6 и PA1480-5), Хэсянь (PA837), Лицзян и на первых верхних молярах Сюйцзяо (PA1480-5), Даосянь (PA1562), Тубо (PA1471). Авторы, исходя из результатов проведенного исследования, считают, что бугорок Карабелли является древней или «примитивной» чертой, которая присутствовала от обезьян до современных людей. Для нашего исследования это заключение кажется актуальным. Тем не менее бугорок Карабелли довольно редко фиксируется у различных архаичных представителей *Homo*, и только некоторые из них демонстрируют отчетливое развитие признака (*Erectus dmanisi* 21, *Erectus hexian*) [Ni et al., 2021]. Этот признак в единичных случаях отмечен в том или ином виде у *Homo sp. rabat*, гейдельбержцев, но чаще всего — у позднплейстоценовых гоминин Китая, о которых мы уже упомянули.

Важно подчеркнуть, что каждый из обсуждаемых признаков по отдельности не может быть дифференцирующим, как и то, что мы не можем предложить очевидную комбинацию одонтологических признаков, которая была бы характерна только для денисовцев. Однако отмеченная группа признаков в разных комбинациях встречается чаще всего на изученных верхних молярах представителей как ранней (древней) волны мигрантов-денисовцев, так и более поздней, и на фоне очевидной мегадонтии такую комбинацию признаков следует принять во внимание при последующем пополнении материалов.

Обсудим еще один важный результат. На примере Денисова 4 — представителя более поздней волны миграции мы отмечаем большее число уникальных комбинаций окклюзионного рельефа, чем у зуба Денисова 8, представляющего раннюю волну мигрантов на Алтай. На наш взгляд, здесь нет противоречия, если придерживаться тезиса, что популяции денисовцев со

⁴ Автор благодарит д.и.н., чл.-кор. РАН М.В. Шунькова за предоставленную возможность ознакомиться с фотографиями находки.

временем в ходе отбора и изоляции проявили эффект основателя, выкристаллизовывая в том числе редкие фенотипы, например уникальные комбинации рельефа жевательной поверхности.

Ранее мы предположили, что специфическое положение денисовцев в «семье» других гоминин возможно объяснить хронологической и географической изоляцией предковых групп денисовцев из Западной Азии, которые мигрировали на восток континента [Buzhilova et al., 2017]. Длительный период вынужденной изоляции мигрантов на местах (в малонаселенных районах) мог способствовать вычленению специфических фенотипических признаков в ходе отбора. Сегодня мы можем развить этот тезис, опираясь на новые данные. Изоляция могла быть связана с тем, что пришлое население не способно было давать плодовитое потомство при гибридизации с местными группами и с течением времени, размножаясь внутри круга мигрантных групп, «выкристаллизовывало» специфические черты. К такому предположению мы приходим, опираясь на результаты недавно опубликованного исследования геномов современных африканцев и евразийских групп. Математическое моделирование геномов современного населения показало, что предки человека на территории Африки прошли через жесткое популяционное бутылочное горлышко около 930–813 тыс. лет назад [Hu et al., 2023]. На протяжении более 100 тыс. лет будущее человечество, распространившееся затем за пределы Африки и ставшее предковым для денисовцев, неандертальцев и анатомически современных людей, было на грани вымирания, так как популяция способных к репродукции индивидов едва превышала 1,27 тыс. чел. Сокращение численности древнего населения, произошедшее около 930 тыс. лет назад, вероятно, было вызвано климатическими изменениями во время перехода от раннего к среднему плейстоцену [Head, Gibbard, 2005; Clark et al., 2006]. По мнению специалистов, длительное оледенение привело к снижению температуры морской поверхности до самой низкой, которая наблюдалась за весь переходный период, что способствовало длительным периодам засухи, повлекшей обширную смену видов диких животных в Африке и Евразии [Head et al., 2008]. Это масштабное событие совпадает с другим, также реконструированным методами математического моделирования генома современного человечества, которое позволяет утверждать, что предки современных сапиенсов примерно в это же время стали носителями 46 хромосом вместо 48, «потеряв» две хромосомы из-за их слияния [Hu et al., 2023]. Это событие не задело азиатских эректусов, которые могли сохранить первоначальный генотип в отличие от выживших африканских гоминин, позднее переселившихся далеко за пределы Африки.

Согласно расчетам представленной математической модели по геному современных африканских популяций фиксируется быстрое восстановление численности, так как уже около 813 тыс. л.н. моделируется увеличение численности африканских групп, переживших климатический коллапс, с 20-кратным увеличением [Hu et al., 2023]. Причины этого демографического бума требуют отдельного исследования, но обратим внимание, что в сложившейся ситуации должно было появиться множество культурных и социальных новаций для успешного выживания в новых условиях среды. Такое эффективное нарастание численности должно было способствовать процессу миграции за пределы Африки достаточно больших для воспроизводства популяций.

Для нашего исследования важно отметить, что открытое благодаря математическому моделированию событие прохождения через бутылочное горлышко, возможно, спровоцировало процесс того самого видообразования, приведшего к появлению предка, общего для денисовцев, неандертальцев и современных людей. Напомним, что расхождение этих трех таксонов по данным генетики датируется в диапазоне 765–550 тыс. л.н. [Reich et al., 2010; Prüfer et al., 2014]. Обратим внимание, что из всех ископаемых гоминин только у денисовцев, неандертальцев и сапиенсов присутствует 46 хромосом вместо 48, как у других высших приматов. Это означает, что гибридизация с эректусами пришлого населения (в нашем случае предков денисовцев) не должна была приводить к успешной репродукции гибридов. Они в худшем случае должны были быть стерильными или, в лучшем, — малофертильными. С представителями неандертальцев и сапиенсов такая гибридизация была бы возможна, и ее потомки могли быть фертильными. Напомним, что именно в Денисовой пещере обнаружен потомок гибридизации денисовца с неандерталкой [Slon et al., 2018]. Таким образом, сформированная в азиатском регионе мегадонтия у денисовцев — это, скорее всего, результат длительного, возможно, нейтрального отбора.

Заключение

Присутствие исключительной мегадонтии при наличии очевидных гомининных черт в одонтологии у денисовцев на примере имеющих в арсенале антропологов зубов разных формаций позволяет обсуждать это сочетание как наиболее характерное именно для денисовцев. Причины сохранения или вычленения в ходе естественного отбора крупных зубов у денисовцев требуют от-

дельного исследования, и такие работы уже появляются [Зубова, Моисеев, 2023]. Очевидно, что на сегодняшний день у антропологов довольно мало данных. Мы можем лишь констатировать, что некоторые плейстоценовые китайские находки с дискуссионной таксономией (*Homo* sp.) приближаются по размерам к денисовским молярам (Харбин, Лунтань РА 837 и Дюшань наиболее близки по размерам к молярам Денисова 4 и 8, а Лунтань РА833, Сюйцзяо РА11480-6 и левый моляр Хуалун HLD6 — к моляру Денисова 25). С учетом еще и специфики рельефа жевательной поверхности денисовские моляры находят самые ближайшие аналогии с некоторыми китайскими гомининами, такими как Лунтань (реликтовые формы бугорка Карабелли, дополнительный дистальный бугорок, косой гребень и др.) и Сюйцзяо (реликтовые формы бугорка Карабелли на молярах-антимерах, дополнительный дистальный бугорок, невысокий косой гребень и др.), возможно, Хуалун HLD6.

Денисовские зубы демонстрируют характерные пропорции за счет относительной редукции дистальных бугорков по сравнению с мезиальными. При относительной редукции гипоконуса размеры этого бугорка стабильно больше, чем мы фиксируем у других гоминин (за исключением некоторых гейдельбержцев и неандертальцев, которые демонстрируют другие пропорции и размеры коронок). Нередко на жевательной поверхности отмечаются косой гребень в разных проявлениях, ложная задняя ямка и дополнительные бугорковые образования; фиксируется бугорок Карабелли, также в разных его проявлениях. Зубы маркируются наличием уникальных комбинаций окклюзионного рельефа коронки, иногда встречаются признаки, характерные для гоминоидов, а не гоминин. Не исключено, что эти особенности являются результатом длительного отбора в ходе адаптации мигрантов к новым условиям жизни.

Безусловно, сравнительный анализ ограничивается существенной нехваткой материала. Это объясняется не только малой численностью изученных индивидуумов из Денисовой пещеры (когда каждый из них отражает некую популяцию, отдаленную во времени от другой), но и отсутствием важных для таксономической дифференциации отделов скелета этих индивидуумов. Более того, становится понятным, что для полноценного сравнительного анализа требуется детальная переоценка китайских материалов с учетом новых датировок, археологических интерпретаций, данных антропологии, протеомики и генетики.

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственной темы НИР «Историческая генетика северо-западной Евразии» (ЕГИСУ 124051500047-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бужилова А.П. Плейстоценовые находки молочных зубов человека из Денисовой пещеры (Горный Алтай) // КСИА. 2012. Вып. 227. С. 200–206.
- Деревянко А.П., Лаухин С.А., Куликов О.А., Гнибиденко З.Н., Шуньков М.В. Первые среднеплейстоценовые датировки палеолита Горного Алтая // Докл. АН. 1992. Т. 326. № 3. С. 497–501.
- Зубов А.А. Методическое пособие по антропологическому анализу одонтологических материалов. М.: Этно-онлайн, 2006. 70 с.
- Зубова А.В. Предварительные результаты изучения архаичной составляющей одонтологических комплексов населения Евразии // Вестник антропологии. 2013. № 4. С. 107–127.
- Зубова А.В., Моисеев В.Г. Размер имеет значение: Метрическая вариабельность верхних вторых моляров и дифференциация средне- и позднеплейстоценовых *Homo* на территории Евразии // *Camera praehistorica*. 2023. № 2 (11). С. 144–156.
- Зубова А.В., Чикишева Т.А., Шуньков М.В. Морфологическая характеристика постоянных моляров из палеолитических слоев Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2017. № 1. С. 121–134.
- Медникова М.Б. К антропологии древнейшего населения Алтая: Проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2011. № 1. С. 129–138.
- Шпакова Е.Г. Одонтологические материалы периода палеолита на территории Сибири // Археология, этнография и антропология Евразии. 2001. № 4 (8). С. 64–76.
- Arnaud J. La mandibule d'Archi 1: Étude morphologique et morphométrique détaillée d'un néandertalien immature // *BMSAP*. 2015. № 27. P. 42–55. <https://doi.org/10.1007/s13219-014-0096-z>
- Bailey S.E. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins // *Journal of Human Evolution*. 2004. Vol. 47. P. 183–198.
- Bass W.M. *Human osteology: A laboratory and Field Manual*. 4th ed. Columbia: Missouri Archaeological Society, 1995. 361 p.
- Brown S., Massilani D., Kozlikin M. B., Shunkov M. V., Derevianko A. P., Stoessel A. ... & Douka K. The earliest Denisovans and their cultural adaptation // *Nature ecology & evolution*. 2022. Vol. 6. № 1. P. 28–35.
- Browning S.R., Browning B.L., Zhou Y., Tucci, S., & Akey, J.M. Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture // *Cell*. 2018. Vol. 173. № 1. P. 53–61. e9.

Морфология коренных зубов денисовцев: проблемы идентификации таксона...

- Buzhilova A.* Dental crown dimensions of molars from Denisova cave in the context of paleogenetic data // Cultural developments in the Eurasian Paleolithic and the origin of anatomically modern humans. Novosibirsk: Publishing Department of the Institute of Archeology and Ethnography SB RAS, 2014. P. 5–12.
- Buzhilova A., Derevianko A., Shunkov M.* The northern dispersal route: Bioarchaeological data from the late Pleistocene of Altai, Siberia // *Current Anthropology*. 2017. Vol. 58. № 17. P. 491–503.
- Clark P.U., Archer D., Pollard D., Blum J.D., Rial J.A., Brovkin V., & Roy M.* The middle Pleistocene transition: Characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric pCO₂ // *Quaternary Science Reviews*. 2006. Vol. 25. № 23–24. P. 3150–3184.
- Douka K., Slon V., Jacobs Z., Ramsey C.B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Mafessoni F., Kozlikin M.B., Li B., Grün R., Comeskey D., Deviese T., Brown S., Viola B., Kinsley L., Buckley M., Meyer M., Roberts R.G., Pääbo S., Kelso J., Higham T.* Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave // *Nature*. 2019. Vol. 565. P. 640–644.
- Harris E.F.* Commentary: Supernumerary teeth // *Dental Anthropology Journal*. 2009. Vol. 22. № 1. P. 21–29.
- Head M.J., Gibbard P.L.* (Ed.). Early-Middle Pleistocene transitions: The land-ocean evidence // Geological Society of London. Special Publications. 2005. Vol. 247. 336 p.
- Head M.J., Pillans B., Farquhar S.A.* The Early-Middle Pleistocene Transition: Characterization and proposed guide for the defining boundary // *Episodes Journal of International Geoscience*. 2008. Vol. 31. № 2. P. 255–259.
- Hillson S.* Dental anthropology. 2nd ed. Cambridge University Press, 2023. 450 p.
- Hovers E., Rak Y., Lavi R., & Kimbel W.H.* Hominid remains from Amud Cave in the context of the Levantine Middle Paleolithic // *Paléorient*. 1995. P. 47–61.
- Hu W., Hao Z., Du P., Di Vincenzo F., Manzi G., Cui J., & Li H.* Genomic inference of a severe human bottleneck during the Early to Middle Pleistocene transition // *Science*. 2023. Vol. 381. № 6661. P. 979–984.
- Krause J., Fu Q., Good J.M., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Pääbo S.* The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia // *Nature*. 2010. Vol. 464. P. 894–897.
- Liu W., Zhou M., Xing S.* Occurrence of Carabelli's cusp in Chinese hominins and its evolutionary implication // *Acta Anthropologica Sinica*. 2018. Vol. 37. P. 159–175.
- Mull J.P., Manjunath M.K.* Paramolar tubercle in endodontics: An overview, case report and specimen study // *Journal of Pierre Fauchard Academy (India Section)*. 2013. Vol. 27. № 4. P. 124–128.
- Ni X., Ji Q., Wu W., Shao Q., Ji Y., Zhang C., Liang J., Ge Z., Guo J., Li Q., Li R., Grün, C., & Stringer C.* Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage // *The Innovation*. 2021. Vol. 2. № 3.
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N., Jay F., Sankararaman S., Sawyer S., Heinze A., Renaud G., Sudmant P.H., Filippo C., de Heng Li, Mallick S., Dannemann M., Qiaomei Fu, Kircher M., Kuhlwillm M., Lachmann M., Meyer M., Ongyerth M., Siebauer M., Theunert Ch., Tandon A., Moorjani P., Pickrell J., Mullikin J.C., Vohr S.H., Green R.E., Hellmann I., Johnson Ph.L.F., Blanche H., Cann H., Kitzman J.O., Shendure J., Eichler E.E., Lein E.S., Bakken T.E., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Viola B., Slatkin M., Reich D., Kelso J., Pääbo S.* The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // *Nature*. 2014. Vol. 505. P. 43–49.
- Reich D., Green R.E., Kircher M., Krause J., Patterson N., Durand E.Y., Viola B., ..., and Pääbo S.* Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia // *Nature*, 2010. Vol. 468. P. 1053–1060.
- Scott G.R., Pilloud M.A., Navega D., d'Oliveira J., Cunha E., & Irish J.D.* rASUDAS: A new web-based application for estimating ancestry from tooth morphology // *Forensic Anthropology*. 2018. Vol. 1. № 1. P. 18–31.
- Slon V., Viola B., Renaud G., Gansauge M.-T., Benazzi S., Sawyer S., Hublin J.-J., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Kelso J., Prüfer K., Meyer M., Pääbo S.* A fourth Denisovan individual // *Science Advances*. 2017. Article No. e1700186. P. 1–8.
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B., De Filippo C., Grote S., Viola B., ..., & Pääbo, S.* The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father // *Nature*. 2018. Vol. 561. № 7721. P. 113–116.
- Tillier A.M.* La dentition de l'enfant moustérien Chateaufort 2 découvert à Hauteroche (Charente) // *L'anthropologie*. 1979. Vol. 83. № 3. C. 417–438.
- Martinón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gomez-Robles A., Prado-Simon L., Arsuaga J.L.* Morphological description and comparison of the remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain) // *Journal of Human Evolution*. 2012. № 62. P. 7–58.
- Turner C.G. II, Nichol C.R., Scott G.R.* Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental anthropology system // *Advances in dental anthropology*. N. Y.: Wiley-Liss Inc., 1991. P. 13–31.
- Viola T.B.* New Hominid Remains from Central Asia and Siberia: the Easternmost Neanderthals? Dissertation Dr.-Studium der Naturwissenschaften Anthropologie (Stzw). Vienna: Vienna University, 2009. 233 p.
- Xing S., Martinón-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. No. 12. e114265.
- Xing S., Martinón Torres M., Bermúdez de Castro J., Wu X., Liu W.* Hominin teeth from the early late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China // *American Journal of Physical Anthropology*. 2015. Vol. 156. P. 224–240.
- Wu X.J., Pei S.W., Cai Y.J., Tong H.W., Li Q., Dong Z., & Liu W.* Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2019. Vol. 116. № 20. P. 9820–9824.

Morphology of Denisovan molars: problems of taxon identification in the context of genetic data

Attempts to analyse fragmentary specimens of Denisovan remains in conjunction with archaeological and genetic data may be a useful experience in the search for taxonomically valuable traits. The paper presents the results of a dental analysis of 3 permanent molars and 1 deciduous tooth of the upper and lower jaws of different individuals, representing different stages of the Denisovan (*Homo altaensis* or *Homo s. denisovan*) existence in the territory of modern Altai during the Pleistocene. The chronological age of the finds is marked by a wide interval from about 300–200 kyBP to 84–55 kyBP. The materials were obtained during excavations in Denisova Cave (Northwestern Altai). The presence of both exceptional megadontia and obvious hominin features in the odontoglyphics of Denisovans allows us to discuss this feature as the most characteristic. The crowns of the teeth show certain proportions, with a relative reduction of the hypocone, but the dimensions of this tubercle are consistently larger than in other hominins (with the exception of *Homo heidelbergensis* and Neanderthals, who often show the same variations, but with different proportions and less crown size). Often, the chewing surface shows features characteristic of anatomically modern humans and Neanderthals, but at the same time the teeth are marked by the presence of unique combinations characteristic of hominoids, not hominins. The tooth of a representative of a later wave of migration shows a greater number of unique combinations than the tooth of a representative of an early wave of migrants to Altai. It is possible that the later populations of Denisovans showed a founder effect during selection, crystallizing, among other things, rare phenotypes, for example, unique combinations of chewing surface relief.

Keywords: Altai, Pleistocene hominins, Denisovans, *Homo altaensis*, *Homo s. denisovan*, odontology, paleogenetics.

Funding. The study was carried out within the framework of the state research topic “Historical Genetics of North-Western Eurasia” (EGISU 124051500047-9).

REFERENCES

- Arnaud, J. (2015). La mandibule d'Archi 1: Étude morphologique et morphométrique détaillée d'un néanderthalien immature. *BMSAP*, (27), 42–55. <https://doi.org/10.1007/s13219-014-0096-z>
- Bailey, S.E. (2004). A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution*, 47, 183–198.
- Bass, W.M. (1995). *Human osteology: A laboratory and Field Manual. 4th ed.* Columbia: Missouri Archaeological Society.
- Brown, S., Massilani, D., Kozlikin, M.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Stoessel, A., ..., & Douka, K. (2022). The earliest Denisovans and their cultural adaptation. *Nature ecology & evolution*, 6(1), 28–35.
- Browning, S.R., Browning, B.L., Zhou, Y., Tucci, S., & Akey, J.M. (2018). Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture. *Cell*, 173(1), 53–61. e9.
- Buzhilova, A.P. (2012). Plejstocenovyje nahodki molochnyh zubov cheloveka iz Denisovoj peshchery (Gornyj Altaj). *KSIA*, (227), 200–206. (Rus.).
- Buzhilova, A. (2014). Dental crown dimensions of molars from Denisova cave in the context of paleogenetic data. *Cultural developments in the Eurasian Paleolithic and the origin of anatomically modern humans*. Novosibirsk: Publishing Department of the Institute of Archeology and Ethnography SB RAS, 5–12.
- Buzhilova, A., Derevianko, A., Shunkov, M. (2017). The northern dispersal route: Bioarchaeological data from the late Pleistocene of Altai, Siberia. *Current Anthropology*, 58(17), 491–503.
- Clark, P.U., Archer, D., Pollard, D., Blum, J.D., Rial, J.A., Brovkin, V., & Roy, M. (2006). The middle Pleistocene transition: Characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric pCO₂. *Quaternary Science Reviews*, 25(23–24), 3150–3184.
- Derevianko, A.P., Lauhin, S.A., Kulikov, O.A., Gnibidenko, Z.N., Shun'kov, M.V. (1992). The first Middle Pleistocene dated Paleolithic of the Altai Mountains. *Doklady AN*, 326(3), 497–501. (Rus.).
- Douka, K., Slon, V., Jacobs, Z., Ramsey, C.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Mafessoni, F., Kozlikin, M.B., Li, B., Grün, R., Comeskey, D., Deviese, T., Brown, S., Viola, B., Kinsley, L., Buckley, M., Meyer, M., Roberts, R.G., Pääbo, S., Kelso, J., Higham, T. (2019). Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature*, 565, 640–644.
- Harris, E.F. (2009). Commentary: Supernumerary teeth. *Dental Anthropology Journal*, 22(1), 21–29.
- Head, M.J., Gibbard, P.L. (Eds.) (2005). Early-Middle Pleistocene transitions: The land-ocean evidence. *Geological Society of London. Special Publications*, 247.
- Head, M.J., Pillans, B., Farquhar, S.A. (2008). The Early-Middle Pleistocene Transition: Characterization and proposed guide for the defining boundary. *Episodes Journal of International Geoscience*, 31(2), 255–259.
- Hillson, S. (2023). *Dental anthropology. 2nd ed.* Cambridge University Press.
- Hovers, E., Rak, Y., Lavi, R., & Kimbel, W.H. (1995). Hominid remains from Amud Cave in the context of the Levantine Middle Paleolithic. *Paléorient*, 47–61.

Морфология коренных зубов денисовцев: проблемы идентификации таксона...

- Hu, W., Hao, Z., Du, P., Di Vincenzo, F., Manzi, G., Cui, J., & Li, H. (2023). Genomic inference of a severe human bottleneck during the Early to Middle Pleistocene transition. *Science*, 381(6661), 979–984.
- Krause, J., Fu, Q., Good, J.M., Viola, B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Pääbo, S. (2010). The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia. *Nature*, 464, 894–897.
- Liu, W., Zhou, M., Xing, S. (2018). Occurrence of Carabelli's cusp in Chinese hominins and its evolutionary implication. *Acta Anthropologica Sinica*, 37, 159–175.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gomez-Robles, A., Prado-Simon, L., Arsuaga, J.L. (2012). Morphological description and comparison of the remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, (62), 7–58.
- Mednikova, M.B. (2011). Towards the anthropology of the ancient population of Altai: Proximal phalanx of the foot from the excavations of Denisova Cave. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, (1), 129–138. (Rus.).
- Mull, J.P., Manjunath, M.K. 2013. Paramolar tubercle in endodontics: An overview, case report and specimen study. *Journal of Pierre Fauchard Academy (India Section)*, 27(4), 124–128.
- Ni, X., Ji, Q., Wu, W., Shao, Q., Ji, Y., Zhang, C., Liang, J. Ge, Z. Guo, J. Li, Q. Li, R. Grün, C. & Stringer, C. (2021). Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage. *The Innovation*, 2(3).
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararaman, S., Sawyer, S., Heinze, A., Renaud, G., Sudmant, P.H., Filippo, C., de Heng Li, Mallick, S., Dannemann, M., Qiaomei, Fu, Kircher, M., Kuhlwilm, M., Lachmann, M., Meyer, M., Ongyerth, M., Siebauer, M., Theunert, Ch., Tandon, A., Moorjani, P., Pickrell, J., Mullikin, J.C., Vohr, S.H., Green, R.E., Hellmann, I., Johnson, Ph.L.F., Blanche, H., Cann, H., Kitzman, J.O., Shendure, J., Eichler, E.E., Lein, E.S., Bakken, T.E., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Viola, B., Slatkin, M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo, S. (2014). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505, 43–49.
- Reich, D., Green, R.E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E.Y., Viola, B., ... & Pääbo, S. (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468, 1053–1060.
- Scott, G.R., Pilloud, M.A., Navega, D., d'Oliveira, J., Cunha, E., & Irish, J.D. (2018). rASUDAS: A new web-based application for estimating ancestry from tooth morphology. *Forensic Anthropology*, 1(1), 18–31.
- Shpakova, E.G. (2001). Dental materials from the Paleolithic period in Siberia. *Archeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 8(4), 64–76.
- Slon, V., Viola, B., Renaud, G., Gansauge, M.-T., Benazzi, S., Sawyer, S., Hublin, J.-J., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Kelso, J., Prüfer, K., Meyer, M., Pääbo, S. (2017). A fourth Denisovan individual. *Science Advances*, e1700186, 1–8.
- Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., De Filippo, C., Grote, S., Viola, B., ... & Pääbo, S. (2018). The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561(7721), 113–116.
- Tillier, A.M. (1979). La dentition de l'enfant moustérien Chateaufort 2 découvert à Hauteroche (Charente). *L'anthropologie*, 83(3), 417–438.
- Turner, C.G. II, Nichol, C.R., Scott, G.R. (1991). Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental anthropology system. In: *Advances in dental anthropology*. N. Y.: Wiley-Liss Inc., 13–31.
- Wu, X.J., Pei, S.W., Cai, Y.J., Tong, H.W., Li, Q., Dong, Z., & Liu, W. (2019). Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9820–9824.
- Xing, S., Martinón Torres, M., Bermúdez de Castro, J., Wu, X., Liu, W. (2015). Hominin teeth from the early late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology*, 156, 224–240.
- Xing, S., Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.-M., Zhang, Y., Fan, X., Zheng, L., Huang, W., Liu, W. (2014). Middle Pleistocene Hominin Teeth from Longtan Cave, Hexian, China. *PLoS ONE*, 9(12), e114265.
- Zubov, A.A. (2006). *Methodological manual on anthropological analysis of dental materials*. Moscow: Etnonolaj. (Rus.).
- Zubova, A.V. (2013). Preliminary results of the study of the archaic component of the odontological complexes of the population of Eurasia. *Vestnik antropologii*, (4), 107–127. (Rus.).
- Zubova, A.V., Chikisheva, T.A., Shun'kov, M.V. (2017). Morphological characteristics of permanent molars from the Paleolithic layers of Denisova Cave. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, (1), 121–134. (Rus.).
- Zubova, A.V., Moiseev, V.G. (2023). Size Matters: Metric Variability of Upper Second Molars and the Differentiation of Middle and Late Pleistocene Homo in Eurasia. *Camera praehistorica*, 11(2), 144–156. (Rus.).

Бужилова А.П., <https://orcid.org/0000-0001-6398-2177>

Сведения об авторе: Бужилова Александра Петровна, доктор исторических наук, академик РАН, директор, НИИ и Музей антропологии МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва.

About the author: Buzhilova, A.P., Doctor of Historical Sciences, Academician of the Russian Academy of Sciences, Director, Research Institute and Museum of Anthropology of the Lomonosov Moscow State University, Moscow.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Accepted: 03.10.2024

Article is published: 15.12.2024