

А.В. Зубова, В.Г. Моисеев

Музей антропологии и этнографии им. Петра Великого (Кунсткамера) РАН

Санкт-Петербург, Россия

E-mail: zubova_al@mail.ru; vmoiseyev@mail.ru

Некоторые методические аспекты применения пропорций эмали и дентина латерального отдела коронок постоянных моляров при диагностике таксономического статуса изолированных одонтологических находок

В статье рассматриваются методические проблемы диагностики таксономического статуса изолированных одонтологических находок с использованием пропорций эмали и дентина латерального (неокклюзального) отдела постоянных верхних и нижних моляров. Вопрос о таксономической значимости толщины и объема эмали и дентина остается дискуссионным, поскольку существует точка зрения, что их динамика подвержена влиянию гомоплазии, когда сходные морфотипы могут развиваться конвергентно. В связи с этим предполагается также, что на результаты определений может влиять фактор общего размера. Во избежание этого исследователями было предложено вместо прямых измерений использовать вычисляемые на их основе индексы, описывающие процент объема коронки, занимаемый дентином и пульповой камерой, средний и относительный объем эмали. В данной работе мы сравниваем возможности использования прямых измерений объемов эмали и дентина латеральной части коронок постоянных моляров и вычисляемых на их основании индексов для дифференциации шести таксономических групп Homo методом дискриминантного канонического анализа. Результаты анализа показали, что при использовании данного метода фактор общего размера не вносит в определения таксономического положения индивидуальных одонтологических образцов существенных искажений, которые нуждались бы в корректировке индексами. Соответственно, прямые измерения латерального объема эмали и дентина могут использоваться для него без каких-либо ограничений. Что касается вопроса о влиянии гомоплазии на анализируемые показатели, то его важность выглядит преувеличенной, поскольку снижение диагностических возможностей используемых признаков наблюдается между группами, генетически относительно близко связанными друг с другом. Следовательно, их сходство может объясняться реальными популяционными связями, а не конвергентным формированием сходной морфологии.

Ключевые слова: латеральная эмаль, латеральный дентин, Homo, средняя толщина эмали, относительная толщина эмали, канонический дискриминантный анализ.

A.V. Zubova, V.G. Moiseyev

Peter the Great Museum of Anthropology and Ethnography (Kunstkamera) RAS

St. Petersburg, Russia

E-mail: zubova_al@mail.ru; vmoiseyev@mail.ru

Analysis of Permanent Molars Lateral Enamel and Dentin Proportions for Determination of the Taxonomic Status of Isolated Dental Remains: Certain Methodological Aspects

The article is focused on methodological problems related to determination of the taxonomic status of isolated dental remains using proportions of the lateral (non-occlusal) enamel and dentin of permanent upper and lower molars. The issue of taxonomic significance of thickness and volume of enamel and dentin remains debatable. It was suggested that their dynamics is influenced by homoplasy, when similar morphotypes can develop convergently. In this regard, it is also assumed that the results of taxonomic determinations based on these traits can be influenced by general size. To avoid this, it was proposed to use indices, which describe the percentage of the crown volume occupied by dentin and the pulp chamber, the average, and the relative volume of enamel, instead of direct measurements. Herein we compare using direct measurements of the permanent molars and indices based thereon for distinguishing six taxonomic groups of Homo by canonical variate analysis (CVA). The analysis revealed that general size does not introduce any significant distortions into the determination of the taxonomic position of dental samples. Thus, direct measurements

of the lateral volume of enamel and dentin can be successfully used without any restrictions in case of CVA. The importance of the effect of homoplasy on analyzed traits seems to be exaggerated. The decrease in their diagnostic capabilities is observed between groups that are relatively closely related in terms of genetics. Therefore, their similarity can be explained by actual population affinities rather than by convergent formation of similar morphology.

Keywords: lateral enamel, lateral dentine, Homo, average enamel thickness, relative enamel thickness, canonical variate analysis.

Введение

Пропорции эмали и дентина зубов относительно недавно вошли в число признаков, используемых для таксономического анализа. Предполагается, что толщина и объем эмали и дентина у древних *Homo* связаны с эволюционной и адаптационной динамикой процессов роста и развития [Bayle et al., 2009, 2010; Smith et al., 2007, 2010], однако вопрос об их таксономической значимости по ряду причин остается дискуссионным.

Один из наиболее важных вопросов в этих дискуссиях заключается в том, насколько толщина и объем эмали и дентина подвержены влиянию гомоплазии [Hlusko, Lease, Mahaney, 2006; Smith et al., 2012], и, соответственно, в какой степени фактор общего размера влияет на динамику размеров тканей коронки и потенциально может искажать результаты таксономического анализа с использованием этих признаков. Окончательного мнения по этому поводу на настоящий момент не сложилось, однако в общей практике распространилась тенденция к использованию для сравнительного анализа не столько абсолютных значений толщины и объема эмали и дентина, сколько вычисляемых на их основании индексов – процента дентина в общей площади или объеме коронки, средней и относительной 2D- и 3D-толщины эмали (AET и RET соответственно). Предполагается, что эти признаки менее зависимы от фактора общего размера и имеют большие диагностические возможности, однако специального анализа различий диагностических возможностей индексов и базовых признаков не проводилось.

Из-за сомнений в диагностических возможностях пропорций эмали и дентина, основной сферой их применения до сих пор остается диагностика неандертальских образцов, т.к. многочисленными исследованиями было показано, что неандертальцы характеризуются максимально специфическим строением зубов, при котором сопоставимое с наблюдаемым у *Homo sapiens* количество эмали распределяется вокруг большего объема коронарного дентина [Buti et al., 2017; Fornai et al., 2014; Macchiarelli et al., 2006; Martin-Francés et al., 2020; Olejniczak, 2006; Olejniczak et al., 2008; Radović et al., 2019; Smith et al., 2007, 2012]. Специфика структурного распределения тканей в других группах *Homo* пока непонятна.

Нужно отметить при этом, что в большинстве соответствующих исследований не используются методы многомерной статистики, поэтому диагностические возможности изучаемых признаков в пространствах произвольной природы не оценивались.

В данной работе мы сравниваем возможности использования прямых измерений объемов эмали и дентина латеральной части коронок постоянных моляров и вычисляемых на их основании индексов для дифференциации *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*, европейских среднелепистоценовых *Homo* (EMPH), *H. antecessor*, *H. erectus* и денисовцев при использовании дискриминантного канонического анализа. В основе дискриминантного анализа лежат расстояния Махаланобиса, которые учитывают корреляции между переменными и инвариантны к масштабу, что может нивелировать влияние фактора размера. Анализ выполнялся на основании индивидуальных данных, т.к. одной из важных задач палеоантропологических исследований является определение таксономической принадлежности изолированных образцов, и необходимо было оценить, насколько корректны определения, получаемые при помощи дискриминантного канонического анализа.

Основной задачей исследования являлось не обсуждение популяционной истории сравниваемых групп, а анализ корреляций векторов многомерного анализа, выполненного на основании каждой из групп признаков, и сравнение процентов правильно классифицированных индивидов для выявления потенциально более надежно дифференцирующей изолированные образцы группы признаков.

Материалы и методы

Для анализа были привлечены опубликованные измерения 140 постоянных моляров. Из них 27 – верхние первые моляры, 38 – верхние вторые моляры, 42 – нижние первые моляры, 34 – нижние вторые моляры. Таксономическая принадлежность образцов и источники данных указаны в таблице (табл. 1).

Для каждой категории моляров было выполнено два варианта дискриминантного канонического анализа: один на основании прямых измерений эмали и дентина (объем латеральной эмали, Lve , мм³, объем латерального дентина и пульповой камеры, $LVcdp$, мм³, площадь эмалево-дентинной поверхности, $LSEDJ$, мм²); второй – на основании вычисленных для этих признаков индексов (% дентина в составе коронки = $100 \cdot LVcdp / (LVcdp + Lve)$, средней толщины эмали ($LAET$) = $Lve / LSEDJ$, относительной толщины эмали ($LRET$) = $100 \cdot LAET / (LVcdp^{1/3})$). По результатам каждого варианта анализа было построено два варианта матриц классификации сравниваемых

Таблица. 1. Результаты классификации, численность и таксономический статус использованных образцов

Таксономическая группа	Количество образцов	% правильно классифицированных образцов			
		с учетом численности групп		с равной вероятностью для каждой группы	
		Измерения	Индексы	Измерения	Индексы
M ¹					
<i>H. antecessor</i>	4	25	50	50	50
EMPH	9	88,89	88,00	88,89	88,89
<i>H. neanderthalensis</i>	8	87,5	75	62,5	62,5
<i>H. sapiens</i>	6	100	100	100	100
M ²					
<i>H. antecessor</i>	2	100	100	100	100
EMPH	13	92,3	92,3	76,92	76,92
<i>H. neanderthalensis</i>	8	55,56	55,56	66,67	44,4
<i>H. sapiens</i>	11	90,9	100	100	100
Денисовцы	2	100	100	100	100
M ₁					
<i>H. antecessor</i>	3	66,66	100	100	100
EMPH	14	92,86	92,86	92,86	92,86
<i>H. neanderthalensis</i>	11	81,81	72,73	72,73	63,64
<i>H. sapiens</i>	12	66,67	58,33	58,33	58,33
<i>H. heidelbergensis</i>	1	—	—	—	—
<i>H. erectus</i>	1	—	—	—	—
M ₂					
<i>H. antecessor</i>	3	33,33	66,67	100	66,67
EMPH	12	91,67	83,33	58,33	58,33
<i>H. neanderthalensis</i>	8	75	87,5	75	75
<i>H. sapiens</i>	8	50	50	25	12,5
<i>H. erectus</i>	3	—	0	33,33	33,33

Примечание. Данные см. [Martín-Francés et al., 2018, 2020; Radović et al., 2019; Zanolli, Mazurier, 2013; Zubova et al., 2022].

образцов – с выбором вероятностей пропорционально размерам групп и с равными вероятностями для всех групп [Тюрин, Щеглов, 2015], и получены координаты каждого образца по трем каноническим векторам. На основании этих координат были рассчитаны коэффициенты корреляции между векторами, полученными на базе измерительных признаков и на базе индексов. Все расчеты выполнялись в программе Statistica for Windows, v. 8.0.

Результаты и обсуждение

Анализ соответствия результатов классификации сравниваемых образцов их известному таксономическому статусу (табл. 1) показал, что при анализе с учетом численности серий степень расхождения между определениями по индексам и прямым измерением заметно зависит от того, какой моляр используется для анализа. Наименьшие различия наблюдаются

на верхних вторых молярах, где один образец из группы *H. sapiens*, по размерам классифицируемый как EMPH, по индексам получает правильную идентификацию. На верхних первых молярах результаты по индексам и измерениям совпадают для *H. sapiens* и EMPH, но различаются для *H. antecessor* и *H. neanderthalensis*. При этом если для первых более точные определения дают индексы, то для вторых – измерения (табл. 1).

На нижней челюсти на первом моляре определения по индексам и размерным характеристикам различаются для трех из четырех групп, оставаясь стабильными только для EMPH. Для *H. antecessor* более надежными оказываются индексы, для *H. sapiens* и неандертальцев – измерения. На вторых нижних молярах одинаковые результаты индексы и измерения дают для *H. sapiens* и *H. erectus*, для неандертальцев и *H. antecessor* точнее определения по индексам, для EMPH – по абсолютным размерам.

Суммарное количество верных определений по всем зубам для индексов и для оригинальных размеров различается менее чем на 1 %: 76,9 и 77,74 % соответственно.

Классификация без учета численности серий в этом отношении дает еще менее сбалансированную картину (табл. 1). Между измерениями и индексами отсутствуют различия при сравнении верхних первых моляров. Для верхних вторых моляров и первых нижних прямые измерения лучше, чем индексы, дифференцируют неандертальцев. На нижних вторых зубах измерения оказываются более информативными для *H. antecessor* и *H. sapiens*, но нужно отметить, что в последнем случае возможности верной классификации выглядят максимально низкими по сравнению с анализом с учетом численности (табл. 1).

В данном варианте классификации прямые измерения оказываются чуть более информативными, чем индексы (81,68 и 79,44 % верных определений соответственно). Также нужно отметить, что общий процент правильных классификаций в итоге здесь несколько выше, чем в матрице с учетом численности. Однако это повышение касается исключительно

единичных находок *H. antecessor* и *H. erectus*, резко повышающих процент верных определений в своей группе, и сопровождается выраженным понижением количества верно классифицированных неандертальцев. Соответственно, абсолютное количество верных определений в этом варианте ниже.

Наблюдаемая картина не дает каких-либо оснований для подтверждения того, что при использовании канонического дискриминантного анализа фактор общего размера вносит систематическое искажение в результаты определения таксономического статуса одонтологических образцов по прямым измерениям эмали и дентина. Скорее она свидетельствует о том, что на точность определений может влиять численность серий и степень родства между сравниваемыми группами. Наибольшее количество перекрестно неверных определений наблюдается в линии *H. antecessor* – ЕМРН – неандертальцы, которая представляет собой цепочку родственных популяций [Arsuaga et al., 2014; Bermúdez de Castro et al., 2004, 2019; Martínón-Torres et al., 2012; Rosas, 2001]. Погрешности в определениях в данном случае скорее всего вызваны не гомоплазией, которая представляет собой явление конвергентного формирования сходной морфологии в независимых генетически друг от друга группах, а реальными генетическими связями, обусловившими взаимное сходство морфологии данных таксономических групп.

Результаты корреляционного анализа (табл. 2) показали, что при использовании дискриминантного канонического анализа для реконструкции основных направлений межпопуляционной вариабельности латеральных тканей коронок постоянных моляров степень скоррелированности векторов, получаемых на основании размеров и на основании индексов, исключительно высока. Минимальное значение коэффициента составляет 0,75 для вторых векторов при анализе нижних первых моляров, в остальных случаях значения колеблются от 0,83 до 0,99, показывая, что оба варианта анализа дают практически идентичное расположение образцов в пространстве трех канонических векторов. Это является еще одним аргументом в пользу того, что фактор общего размера слабо влияет на дифференцирующие способности измерений латеральных объемов эмали и дентина постоянных зубов при использовании дискриминантного канонического анализа, и острая необходимость в замене их индексами в этом случае отсутствует.

Выводы

Результаты проведенного исследования показывают, что использование дискриминантного канонического анализа, основанного на распределении расстояний Махаланобиса, позволяет эффективно уйти от влияния общей размерности на результаты определения таксономического положения индивидуальных одонтологических образцов. Это позволяет исполь-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между каноническими векторами, полученными на основании измерений и на основании индексов

M ¹					
	CV 1м	CV 2м	CV 3м	CV 1и	CV 2и
CV 2м	0,00	–	–	–	–
CV 3м	0,00	0,00	–	–	–
CV 1и	–0,99	0,05	0,02	–	–
CV 2и	0,06	0,97	–0,06	0,00	–
CV 3и	0,02	0,06	0,99	0,00	0,00

M ²					
	CV 1м	CV 2м	CV 3м	CV 1и	CV 2и
CV 2м	0,00	–	–	–	–
CV 3м	0,00	0,00	–	–	–
CV 1и	0,85	0,41	–0,13	–	–
CV 2и	0,44	–0,75	0,32	0,00	–
CV 3и	–0,03	0,34	0,92	0,00	0,00

M ₁					
	CV 1м	CV 2м	CV 3м	CV 1и	CV 2и
CV 2м	0,00	–	–	–	–
CV 3м	0,00	0,00	–	–	–
CV 1и	0,87	–0,42	0,04	–	–
CV 2и	0,44	–0,83	0,01	0,00	–
CV 3и	–0,05	–0,00	0,99	0,00	0,00

M ₂					
	CV 1м	CV 2м	CV 3м	CV 1и	CV 2и
CV 2м	0,00	–	–	–	–
CV 3м	0,00	0,00	–	–	–
CV 1и	–0,95	–0,03	0,06	–	–
CV 2и	0,04	–0,95	0,09	0,00	–
CV 3и	–0,08	–0,14	–0,96	0,00	0,00

Примечание. м – измерения, и – индексы.

зовать для анализа прямые измерения латерального объема эмали и дентина без каких-либо ограничений или замены их на синтетические индексы.

Важность вопроса о влиянии гомоплазии на анализируемые показатели выглядит несколько преувеличенной, поскольку «размывание» дифференциации наблюдается между группами, генетически близко связанными друг с другом. Следовательно, их сходство может объясняться реальными популяционными связями, а не конвергентным формированием сходной морфологии.

Список литературы

- Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2015. – 126 с.
- Arsuaga J.L., Martínez I., Arnold L.J., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Sharp W.D., Quam R.M., Falguères C., Pantoja-Pérez A., Bischoff J., Poza-Rey E., Parés J.M., Carretero J.M., Demuro M., Lorenzo C., Sala N., Martínón-Torres N., Alcázar de Velasco A., Cuenca-Bescós G., Gómez-Olivencia A., Moreno D., Pablos A., Shen C.-C.,

Rodríguez L., Ortega A.I., García R., Bonmatí A., Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos // *Science*. – 2014. – Vol. 344 (6190). – P. 1358–1363.

Bayle P., Braga J., Mazurier A., Macchiarelli R. Dental developmental pattern of the Neanderthal child from Roc-de-Marsal: a high-resolution 3D analysis // *J. of Hum. Evol.* – 2009. – Vol. 56. – P. 66–75.

Bayle P., Macchiarelli R., Trinkaus E., Duarte C., Mazurier A., Zilhão J. Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2010. – Vol. 107 (4). – P. 1338–1342.

Bermúdez de Castro J.M., Martínón-Torres M., Carbonell E., Sarmiento S., Rosas A., van der Made J., Lozano M. The Atapuerca Sites and their Contribution to the Knowledge of Human Evolution in Europe // *Evolutionary Anthropology*. – 2004. – Vol. 13. – P. 25–41.

Bermúdez de Castro J.M., Martínón-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Modesto-Mata M., Martín-Francés L., Arsuaga J.L. Metric and morphological comparison between the Arago (France) and Atapuerca-Sima de los Huesos (Spain) dental samples, and the origin of Neanderthals // *Quatern. Sci. Rev.* – 2019. – Vol. 217. – P. 45–61.

Buti L., Le Cabec A., Panetta D., Tripodi M., Salvadori P.A., Hublin J.-J., Feeney R.N.M., Benazzi S. 3D enamel thickness in Neandertal and modern human permanent canines // *J. of Hum. Evol.* – 2017. – Vol. 113. – P. 113–116.

Fornai C., Benazzi S., Svoboda J., Pap I., Harvati K., Weber G.W. Enamel thickness variation of deciduous first and second upper molars in modern humans and Neanderthals // *J. of Hum. Evol.* – 2014. – Vol. 76. – P. 83–91.

Hlusko L.J., Lease L.R., Mahaney M.C. Evolution of genetically correlated traits: Tooth size and body size in baboons // *American J. of Physical Anthropology*. – 2006. – Vol. 131 (3). – P. 420–427.

Macchiarelli R., Bondioli L., Debénath A., Mazurier A., Tournepiche J.-F., Birch W. Dean M.C. How Neanderthal molar teeth grew // *Nature*. – 2006. – Vol. 444. – P. 748–751.

Martín-Francés L., Martínón-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Modesto-Mata M., Zanolli C., Rodríguez L., Bermúdez de Castro J.-M. Tooth crown tissue proportions and enamel thickness in Early Pleistocene Homo antecessor molars (Atapuerca, Spain) // *PLoS ONE*. – 2018. – Vol. 13(10). – e0203334.

Martín-Francés L., Martínón-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Zanolli C., Bayle P., Modesto-Mata M., Arsuaga J.L., Bermúdez de Castro J.M. Crown tissue proportions and enamel thickness distribution in the Middle Pleistocene hominin molars from Sima de los Huesos (SH) population (Atapuerca, Spain) // *PLoS ONE*. – 2020. – Vol. 15 (6). – e0233281.

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

Olejniczak A.J. Micro-computed tomography of primate molars. Ph.D. Dissertation. – N. Y.: Stony Brook University, 2006.

Olejniczak A.J., Smith T.M., Feeney R.N.M., Macchiarelli R., Mazurier A., Bondioli L., Rosas A., Fortea J., de la Rasilla M., Garcia-Tabernero A., Radović J., Skinner M.M., Toussaint M., Hublin J.-J. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars // *J. of Hum. Evol.* – 2008. – Vol. 55. – P. 12–23.

Radović P., Lindal J., Mihailović D., Roksandic M. The first Neanderthal specimen from Serbia: Maxillary first molar from the Late Pleistocene of Pešturina Cave // *J. of Hum. Evol.* – 2019. – Vol. 131. – P. 139–151.

Rosas A. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site // *American J. of Physical Anthropology*. – 2001. – Vol. 114 (1). – P. 74–91.

Smith T.M., Olejniczak A.J., Zermeno J.P., Tafforeau P., Skinner M.M., Hoffmann A., Radović J., Toussaint M., Kruszynski R., Menter C., Moggi-Cecchi J., Glasmacher U.A., Kullmer O., Schrenk F., Stringer C., Hublin J.-J. Variation in enamel thickness within the genus Homo // *J. of Hum. Evol.* – 2012. – Vol. 62. – P. 395–411.

Smith T.M., Tafforeau P., Reid D.J., Pouech J., Lazzari V., Zermeno J.P., Guatelli-Steinberg D., Olejniczak A.J., Hoffman A., Radović J., Makaremi M., Toussaint M., Stringer C., Hublin J.-J. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2010. – Vol. 107 (49). – 20923–20928.

Smith T.M., Toussaint M., Reid D.J., Olejniczak A.J., Hublin J.J. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal // *Proceedings of National Academy of Sciences USA*. – 2007. – Vol. 104. – P. 20220–20225.

Zanolli C., Mazurier A. Endostructural characterization of the H. heidelbergensis dental remains from the early Middle Pleistocene site of Tighenif, Algeria // *Comptes Rendus Palevol.* – 2013. – Vol. 12 (5). – P. 293–304.

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

References

Arsuaga J.L., Martínez I., Arnold L.J., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Sharp W.D., Quam R.M., Falguères C., Pantoja-Pérez A., Bischoff J., Poza-Rey E., Parés J.M., Carretero J.M., Demuro M., Lorenzo C., Sala N., Martínón-Torres M., García N., Alcázar de Velasco A., Cuenca-Bescós G., Gómez-Olivencia A., Moreno D., Pablos A., Shen C.-C., Rodríguez L., Ortega A.I., García R., Bonmatí A., Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 2014. Vol. 344 (6190). P. 1358–1363. doi: 10.1126/science.12539

Bayle P., Braga J., Mazurier A., Macchiarelli R. Dental developmental pattern of the Neanderthal child from

Roc-de-Marsal: a high-resolution 3D analysis. *Journal of Human Evolution*, 2009. Vol. 56. P. 66–75. doi:10.1016/j.jhevol.2008.09.002

Bayle P., Macchiarelli R., Trinkaus E., Duarte C., Mazurier A., Zilhão J. Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010. Vol. 107 (4). P. 1338–1342. doi:10.1073/pnas.0914202107

Bermúdez de Castro J.M., Martín-Torres M., Carbonell E., Sarmiento S., Rosas A., van der Made J., Lozano M. The Atapuerca Sites and their Contribution to the Knowledge of Human Evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology*, 2004. Vol. 13. P. 25–41. doi:10.1002/evan.10130

Bermúdez de Castro J.M., Martín-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Modesto-Mata M., Martín-Francés L., Arsuaga J.L. Metric and morphological comparison between the Arago (France) and Atapuerca-Sima de los Huesos (Spain) dental samples, and the origin of Neanderthals. *Quaternary Science Reviews*, 2019. Vol. 217. P. 45–61. doi:10.1016/j.quascirev.2018.04.003

Buti L., Le Cabec A., Panetta D., Tripodi M., Salvadori P.A., Hublin J.-J., Feeney R.N.M., Benazzi S. 3D enamel thickness in Neanderthal and modern human permanent canines. *Journal of Human Evolution*, 2017. Vol. 113. P. 113–116. doi:10.1016/j.jhevol.2017.08.009

Fornai C., Benazzi S., Svoboda J., Pap I., Harvati K., Weber G.W. Enamel thickness variation of deciduous first and second upper molars in modern humans and Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, 2014. Vol. 76. P. 83–91. doi:10.1016/j.jhevol.2014.05.013

Hlusko L.J., Lease L.R., Mahaney M.C. Evolution of genetically correlated traits: Tooth size and body size in baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006. Vol. 131 (3). P. 420–427. doi:10.1002/ajpa.20435

Macchiarelli R., Bondioli L., Debénath A., Mazurier A., Tourneepiche J.-F., Birch W., Dean M.C. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature*, 2006. Vol. 444. P. 748–751. doi:10.1038/nature05314

Martín-Francés L., Martín-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Modesto-Mata M., Zanolli C., Rodríguez L., Bermúdez de Castro J.-M. Tooth crown tissue proportions and enamel thickness in Early Pleistocene Homo antecessor molars (Atapuerca, Spain). *PLoS ONE*, 2018. Vol. 13 (10). e0203334. doi:10.1371/journal.pone.0203334

Martín-Francés L., Martín-Torres M., Martínez de Pinillos M., García-Campos C., Zanolli C., Bayle P., Modesto-Mata M., Arsuaga J.L., Bermúdez de Castro J.M. Crown tissue proportions and enamel thickness distribution in the Middle Pleistocene hominin molars from Sima de los Huesos (SH) population (Atapuerca, Spain). *PLoS ONE*, 2020. Vol. 15 (6). e0233281. doi:10.1371/journal.pone.0233281

Martín-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Prado-Simón L., Arsuaga J.L. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, 2012. Vol. 62 (1). P. 7–58. doi:10.1016/j.jhevol.2011.08.007

Olejniczak A.J. Micro-computed tomography of primate molars. Ph.D. Dissertation. New York: Stony Brook University, 2006.

Olejniczak A.J., Smith T.M., Feeney R.N.M., Macchiarelli R., Mazurier A., Bondioli L., Rosas A., Fortea J., de la Rasilla M., García-Tabernero A., Radovci J., Skinner M.M., Toussaint M., Hublin J.-J. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neanderthal and modern human molars. *Journal of Human Evolution*, 2008. Vol. 55. P. 12–23. doi:10.1016/j.jhevol.2007.11.004

Radović P., Lindal J., Mihailović D., Roksandic M. The first Neanderthal specimen from Serbia: Maxillary first molar from the Late Pleistocene of Pešturina Cave. *Journal of Human Evolution*, 2019. Vol. 131. P. 139–151. doi:10.1016/j.jhevol.2019.03.018

Rosas A. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *American Journal of Physical Anthropology*, 2001. Vol. 114 (1). P. 74–91. doi:10.1002/1096-8644(200101)114:1

Smith T.M., Olejniczak A.J., Zermeno J.P., Tafforeau P., Skinner M.M., Hoffmann A., Radović J., Toussaint M., Kruszynski R., Menter C., Moggi-Cecchi J., Glasmacher U.A., Kullmer O., Schrenk F., Stringer C., Hublin J.-J. Variation in enamel thickness within the genus Homo. *Journal of Human Evolution*, 2012. Vol. 62. P. 395–411. doi:10.1016/j.jhevol.2011.12.004

Smith T.M., Tafforeau P., Reid D.J., Pouech J., Lazzari V., Zermeno J.P., Guatelli-Steinberg D., Olejniczak A.J., Hoffman A., Radović J., Makaremi M., Toussaint M., Stringer C., Hublin J.-J. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2010. Vol. 107 (49). 20923–8. doi:10.1073/pnas.1010906107

Smith T.M., Toussaint M., Reid D.J., Olejniczak A.J., Hublin J.J. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 2007. Vol. 104. P. 20220–20225. doi:10.1073/pnas.0707051104.

Tyurin V.V., Shcheglov S.N. Diskriminantnyi analiz v biologii. Krasnodar: Kuban State Univ. Press, 2015. 126 p. (In Russ.).

Zanolli C., Mazurier A. Endostructural characterization of the H. heidelbergensis dental remains from the early Middle Pleistocene site of Tighenif, Algeria. *Comptes Rendus Palevol*, 2013. Vol. 12 (5). P. 293–304. doi:10.1016/j.crpv.2013.06.004

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

Зубова А.В. <https://orcid.org/0000-0002-7981-161X>
Моисеев В.Г. <https://orcid.org/0000-0003-1748-2686>

Дата сдачи рукописи: 31.08.2025 г.