

ЭВОЛЮЦИЯ ПИТАНИЯ *HOMO* (ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ)

М.В. Добровольская

Институт археологии РАН, Москва

*Изучения питания ныне живущих и вымерших видов приматов – актуальное направление современной эволюционной антропологии. Благодаря применению изотопного и микроэлементного анализов стало возможно изучение пищевых ресурсов, использовавшихся ископаемыми гоминидами. В статье обсуждаются исследования, посвященные событиям антропогенеза, характеризующимся значительными трансформациями рациона питания. Это, прежде всего, появление ранних *Homo erectus*, формирование адаптивного комплекса европейских неандертальцев, распространение *Homo sapiens* в Европе.*

Ключевые слова: эволюционная антропология, питание, изотопный анализ, палеоэкология

Введение

Сегодня, обсуждая различные проблемы современной эволюционной антропологии, мы неизменно обращаемся к первоисточникам – трудам Чарльза Дарвина. Одно из актуальных направлений современной эволюционной биологии человека – изучение питания современных и вымерших приматов, реконструкция пищевых адаптаций в ходе антропогенеза. В основополагающей книге Чарльза Дарвина «Происхождение человека и половой отбор», обращенной к базовым вопросам антропогенеза, аккумулировано огромное количество фактических данных, сопоставляющих морфологические и поведенческие и прочие особенности современных людей и других приматов, нравов и условий жизни «цивилизованных и варварских» обществ. Тем не менее, вопросам разнообразия рационов и режимов питанияделено весьма скромное место. Так в седьмой главе издания 1871, и 1874 года приводятся этнографические сведения, указывающие на прямое влияние изменения рациона питания на выживание определенных популяций. Чарльз Дарвин приводит сведения некоего м-ра Дэвиса, свидетельствующего о резком уменьшении численности коренного тасманийского населения, в связи с переменой образа жизни, рациона питания и вынужденной миграцией последних: «Число рождений было незначительно, число смертей велико. Причиной тому была в значительной степени перемена в образе жизни и в пище, но главным образом изгнание с Ван-Дименовой Земли и связанное с ним

угнетенное состояние духа» [Дарвин, с. 169]. Во второй главе этой же книги отдельно анализируются причины редукции зубной системы [Дарвин, с. 72]. Однако Дарвина в большей степени занимали вопросы связи размеров и формы клыков у представителей мужского и женского пола и, соответственно, связь морфологии зубной системы с определенными формами поведения человека.

В современной литературе по эволюции приматов и человека, в частности, тема изменения питания в эволюции получила чрезвычайно широкое и интенсивное освещение. Редкое периодическое издание, или крупное обобщение результатов комплексных исследований в области антропогенеза не включает в себя материалы по этой тематике. Достаточно назвать несколько крупных зарубежных публикаций последнего десятилетия: коллективные монографии «Плотоядность и эволюция человека» [Stanford, Bunn, 2001] под редакцией К. Стенфорда и Г. Банна, «Эволюция питания человека: известное, неизвестное и непознаваемое» [Ungar, 2007] под редакцией П. Ангара выпущенные издательством Оксфордского университета, «Питание человека: происхождение и эволюция» [Ungar, Teaford, 2002] под редакцией П. Ангара и М. Тифорда; упомянуть крупный международный симпозиум «Эволюция питания человека», организованный и проведенный Институтом Макса Планка (Германия) в 2006 году. В нашей стране в 2005 пятом году появились две монографии, посвященные фундаментальным особенностям питания вида *Homo sapiens* и его предков: М. В. Добровольская «Человек и его

пища» [2005] и А.И. Козлов «Пища людей» [2005]. Чем обусловлено такое внимание к этой теме? Для того чтобы ответить на этот вопрос, обратимся к ряду наиболее активно разрабатываемых аспектов изучения питания приматов.

Основные направления исследований эволюции питания человека, его предков и предшественников

1. Формирование навыков охоты и получения мясной пищи среди африканских гоминин

Эта тема актуальна в связи с тем, процесс энцефализации развивается на базе более эффективной ассимиляции питательных веществ, получаемых с пищей, а также выбора новых пищевых ресурсов. Исследование поведения коллективов современных африканских приматов в естественных условиях позволили собрать огромный фактический материал о сезонной динамике рационов питания низших и высших приматов этого континента [например, Rowe, 1996]. Показана существенная роль охоты у обыкновенных и карликовых шимпанзе в обеспечении пищей, а также в формировании различных форм социально-го поведения этих человекообразных приматов [см.: Бутовская, Файнберг, 1993]. Если прежде, одной из ведущих гипотез была модель активизации хоты в более сухой сезон в связи с недостаточностью растительной пищи, что оказалось эволюционно перспективным на фоне жесткой аридизации климата в эпоху появления ранних *Homo*, то в настоящее время показаны более сложные причины феномена, не сводимые к сезонным климатическим изменениям [Hohmann, 2009]. На основании этих исследований можно предполагать, что уже общие предки шимпанзе и людей, жившие в условиях достаточно влажного леса владели навыками охоты, употребляли в пищу мясо [Hohmann, 2009].

*2. Резкое изменение структуры питания у ранних *Homo erectus* (1.8–1.5 млн. лет назад)*

Это явление реконструируется по ряду признаков. Так, прежде всего это резкое увеличение объема мозга примерно до 900 см³, увеличение размеров тела, уменьшением площади жевательной поверхности зубов. Важно отметить, что увеличение объема мозга более чем на 200 см³ по срав-

нению с *H. habilis* не могло не повлечь за собой повышения энергетических расходов, что должно быть компенсировано. Все эти признаки, как правило, связывают с увеличением доли высококалорийной белковой пищи [Snodgrass et al., 2009] и даже началом употребления термически обработанных растительных и животных продуктов [Wrangham et al., 1999]. На основании модельных вычислений формулируются гипотезы о резком изменении состава тела, предполагающем увеличение жирового компонента (особенно у женщин). Это изменение метаболизма чрезвычайно значимо для развития мозговых структур в первые годы жизни человека, когда его питание целиком и полностью зависит от состояния здоровья матери. Таким образом, формируются «физиологические гарантии» вскармливания ребенка и обеспечения необходимыми питательными веществами его растущих мозговых структур.

*3. Имели ли место аналогичные изменения пищевой стратегии в ходе формирования *Homo habilis*?*

Важно отметить, что совершенствование аналитических методик расширяют наши возможности проведения биоархеологических реконструкций, делают гораздо более многоплановыми наши представления о морфофункциональной, поведенческой специфике древнего человека и его предшественников. Видное место в ряду этих новаций занимают методы палеодиетологических реконструкций, основанные на изучении состава костной ткани человека и животных, объединенных с ним трофическими связями. Это, прежде всего, определение степени интенсивности поглощения различных изотопов, а также микроэлементов окружающей среды.

Полученные в последние годы данные о изотопном составе эмали зубов различных представителей африканских австралопитеков и хабилиса позволили предполагать отсутствие резкого перехода с одного типа питания к другому [Shoenberger, 2009]. Более того, использование результатов изотопного исследования выявили, что рацион питания *Homo* приближен к таковому поздних массивных австралопитеков, а индивиды, относящиеся к виду *Australopithecus africanus* (Стерфонтейн, Макапансгат) демонстрируют гораздо более широкий диапазон использования пищевых ресурсов. [Cerling et al., 2003].

4. К реконструкции особенностей питания неандертальцев на базе изотопных исследований

В результате серьезных методических усилий за последние примерно 15 лет накоплен начальный объем данных о питании палеолитического населения Европы. Исследованные материалы относятся к эпохе мустье и верхнему палеолиту.

Изучение этих эпох связано с одной и наиболее интенсивно обсуждаемой тем – взаимодействием представителей неандертальцев и анатомически современного человека.

Очевидно, дальнейшее расселение человеческих коллективов по территории Европы в позднем плейстоцене в значительной мере определялось выбором пищевых ресурсов, обеспечивающих выживание популяции. Ранее было сформулирована гипотеза о том, что расширение активно используемых пищевых источников некоторыми группами сапиенсов способствовало освоению новых экологических условий, формированию новых демографических структур [Козловская, 2000].

Исследования аккумуляции стабильных изотопов азота и углерода позволяет нам реконструировать типичный пищевой рацион индивидов, останки которых были обнаружены в ряде археологических памятников Западной и Центральной Европы.

Первая реконструкция особенностей питания неандертальцев была выполнена группой французских исследователей во главе с Эрве Бушереном, представляющим Институт Эволюционных Наук в Монпелье. Эта публикация 1991 года [Bocherens, et al., 1991] положила начало направлению в палеодиетологических исследованиях и сформулировало основные вопросы:

1. Каково было положение неандертальцев в трофических пирамидах их экосистем?
2. Есть ли доказательства динамики (локальной или эпохальной) состава пищевого рациона неандертальцев?
3. С какими животными неандертальцы могли конкурировать за пищевые ресурсы?
4. Какими видами были представлена типичная охотничья добыча неандертальцев?

Все эти вопросы очень важны для понимания экологической специфики этой группы, а также для реконструкции некоторых вопросов их поведения.

Успешность работ, проведенных исследовательскими группами во главе с Э. Бушереном и М. Ричардсом, основывается, прежде всего, на высоком методическом уровне исследований и

методологической строгости. Под последним я понимаю, в данном случае следующее: получение не отрывочных сведений об изотопном составе костной ткани людей и животных, а обширную характеристику фракционирования изотопов в конкретной экосистеме. В связи с этим хотелось бы отметить значимость теоретических разработок академика В.П. Алексеева в области разработки понятия антропогеноценоза [Алексеев, 1993]. Они представлены в монографии «Очерки экологии человека». В ней автор создает концепцию антропогеноценоза, дает его определение: «Такой симбиоз между хозяйственным коллективом и освоенной им территорией... на ранних этапах человеческой истории можно назвать антропогеноценозом. Представляется весьма вероятным, что именно антропогеноценозы и являются теми элементарными ячейками, из которых слагаются культурно-хозяйственные типы» [Алексеев, 2008, с. 467]. Важнейшее место в структуре антропогеноценоза занимают пищевые связи: «Что получает коллектив от эксплуатируемой территории? В первую очередь пищу. Состав, изменение состава по сезонам, количество пищи, характерные именно для данного антропогеноценоза, можно обозначить как пищевую цепь. Очевидно, пищевая цепь есть одна из функциональных связей микросреды и хозяйственного коллектива» [Алексеев, 2008, с. 469–470].

В настоящее время ряд образцов из более чем 10 взрослых индивидов различных европейских памятников (табл. 1). Краткую сводку результатов приводим по данным М. Ричардса¹ с соавторами [Richards et al., 2008] с уточненными данными по публикации Т. Хайма с соавторами [Higham et al., 2005].

Первые же полученные данные указали на исключительно высокий трофический уровень, который занимали неандертальцы в своих экосистемах. Видом, наиболее близким к человеку по показателям накопления изотопов азота и углерода оказались гиены. При аналогичном исследовании, проведенном для неандертальцев из Виндии (Хорватия), наиболее близким видом стал волк [Richards et al., 2000]. Для неандертальцев из Жонзака (Южная Франция) – пещерный медведь [Richards et al., 2008]. Важно отметить, что последний памятник содержит ашельские индустриальные свидетельства и датируется возрастом от 55 до 40 тысяч лет. Для индивидов из класси-

¹ Группа исследователей под руководством М. Ричардса работает в Департаменте эволюции человека Института эволюционной антропологии Макса Планка в Лейпциге.

Таблица 1. Интенсивность накопления стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N коллагеном костной ткани взрослых европейских неандертальцев

Образец	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Возраст (тыс. лет)
Складина 4A-2	-19.9	10.9	80–130
Складина IB-4	-21.2	11.8	40
Спи	19.8	11.0	35–40
Ле Праделль 9	-20.2	9.3	40–45
Ле Праделль 10	-19.1	11.6	40–45
Ле Праделль M300	-19.1	11.5	40–45
Ле Праделль M400	-19.5	11.4	40–45
Ле Праделль M100	-21.8	8.4	40–45
Сен Сезар	-19.8	11.4	59–24
Ле Роше-де-Вилленуве	-19.0	11.6	45
Жонзак	-19.7	11.2	40
Виндия, 207	-19.5	10.1	32
Виндия, 208	-20.5	10.8	31

ческого памятника Сен Сезар наиболее близкими по уровням накопления изотопов также оказались гиены [Bocherens et al., 2005]. Отметим, что изотопные показатели позволяют считать этих индивидов более плотоядными, чем указанных хищников и падальщиков.

Прямые полученные данные не давали ответа вопрос о том, являлись ли неандертальцы охотниками или падальщиками. Как известно. Вопрос об употреблении туш палых животных неоднократно обсуждался в литературе при изучении динамики пищевых стратегий в антропогенезе [см., например, Фоули, 1990].

Специальные расчеты, проведенные группой Э. Бошерена [Bocherens et al., 2005] на основе модификации мультиресурсной смешанной модели Филипса и Грэгга [Phillips, Gregg, 2003], а затем и расчеты М. Ричардса [Richards et al., 2008], показали, что структура питания неандертальцев отличалась от таковой гиен. Падальщиками они, судя по полученным данным, не были. Этот вывод важен, так как формы поведения охотников и падальщиков существенно отличаются. Для первых, прежде всего, высокая согласованность действий в охотничьих коллективах. Очевидно, что охота на крупных животных могла быть только коллективной.

Как удалось реконструировать и основные промысловые виды неандертальцев, ими во всех случаях оказывались наиболее крупные травоядные млекопитающие. Там, где в сопутствующей фауне обнаруживались мамонт и шерстистый носорог – лидировали именно эти виды. Там, где их

не было, наиболее частой охотничьей добычей становились дикие быки и дикие лошади. Другие травоядные млекопитающие, такие как северные олени, реже становились предметом охоты. Важно отметить, что все эти животные обитают на открытых пространствах.

Достоверно известны три памятника, ассоциируемых с неандертальским населением, которые содержат свидетельства использования морских продуктов. Гrot di Масцери (Италия), Дэвис Таэр и Вангъядр (Гибралтар) [Richards, et al., 2005]. Данные об изотопном составе костной ткани обитателей памятников отсутствуют.

Полученные к настоящему времени данные о стабильных изотопах углерода и азота в костной ткани неандертальцев свидетельствуют о том, что на протяжении десятков тысячелетий, традиции выбора охотничьей добычи неандертальцами не менялась. Они отдавали предпочтение крупным травоядным млекопитающим. Этот выбор видов вынуждал их находиться на близких расстояниях от территорий, где стада этих животных паслись. Таким образом, можно судить о четко выраженной плотоядной пищевой специализации и охотничьей поведенческой специализации. Очевидно, что вся система жизнеобеспечения европейских неандертальцев была основана именно на охоте на крупных травоядных млекопитающих.

5. Пищевая стратегия вида *Homo sapiens* в Европе

Следующий актуальное направление – реконструкция пищевых традиций верхнепалеолитических сапиенсов Европы. В настоящее время в печати представлены данные о примерно 15 индивидах из верхнепалеолитических памятников, датированных временем от 20 до 32 тысяч лет тому назад.

Археозоологические материалы свидетельствуют о том, что разнообразие видов, используемых людьми анатомически современного облика было более широким. Однако, обратимся к данным об аккумуляции изотопов азота и углерода как независимому источнику.

Как следует из данных, приведенных в таблице 2, экологические особенности пищевых ресурсов, наиболее активно используемые верхнепалеолитическими насељниками, отличаются. Более широк диапазон животных организмов. Это не только наземные травоядные млекопитающие, но и водная фауна. В данном случае, мы имеем в виду пресноводную фауну. Так, исследователи считают, что индивид из Костенок I примерно половину животных белков получал из организмов

водного происхождения (рыбы, водоплавающие птицы). Доля белковой пищи водного происхождения для представителей из Дольни Вестонице 35 и Брюно-Французска-2 составляет около 25%.

Проведенная нами ранее реконструкция питания индивидов из верхнепалеолитических погребений Сунгирь [Homo sungirensis, 2000] позволило предположить присутствие пищи водного происхождения в рационе питания, по крайней мере одного индивида (мальчика С-2). Гипотеза основывалась на результатах микроэлементного анализа костной ткани. Указание на использование пресноводных пищевых ресурсов жителями одной из наиболее северных верхнепалеолитических стоянок Сунгирь дополняют полученную картину.

Таким образом, широкое использование водных пищевых ресурсов фиксируется уже для представителей среднего и раннего верхнего палеолита. Приведенные данные свидетельствуют об использование пресноводных ресурсов на внутриматериковых памятниках Европы.

Таблица 2. Стабильные изотопы ^{13}C и ^{15}N в коллагене костной ткани евразийских представителей анатомически современного человека
[по Richards et al., 2001; Richards, 2009]

Образец	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Возраст (тыс. лет)
Брюно-Французска 2	-19.0	12.3	24
Дольни Вестоницы 35	-18.8	12.3	23
Костенки 1	-18.2	15.1	33
Костенки 18	-19.1	13.1	21
Мальта 1	-18.4	12.2	20
Павиланд 1	-18.4	9.3	26
Сунгирь 1	-19.2	11.3	23
Сунгирь 2	-19.0	11.4	24
Сунгирь 3	-18.9	11.3	24
Кро-Маньон	-19.9	—	25–30
Кро-Маньон	-19.6	—	25–30
Кро-Маньон	-19.5	—	25–30
Кро-Маньон	-19.4	—	25–30
Ля Рошетт	-17.1	11.2	25
Иль Пойнт	-19.7	11.4	25

6. Адаптацияaborигенного населения Европы к раннеголоценовым климатическим изменениям

Эта тема непосредственно связана с проблемами эволюции, так как именно раннеголоценовые климатические изменения постепенно формируют те условия, в которых живет *Homo sapiens* и по сей день. Природные условия финальнопалеолитического времени (12 000–11 000 лет тому назад) во многом определялись дальнейшим отступлением ледового щита. Археологические памятники Западной Европы фиксируются примерно до 54° с.ш. Изучение антропологических и археоэкологических материалов позднепалеолитического времени, полученных при раскопках памятника Кендрикс Кейв (северное побережье Уэльса, Великобритания) позволили исследователям обратиться к вопросу реконструкции особенностей питания обитателей стоянки. Хотя памятник был раскопан в конце XIX века, хорошая документация, скрупулезное описание процесса раскопок и полное сохранение костных материалов [Eskrigge, 1880] сделали возможным обратиться к музеиному хранению. Полученные данные сведены в таблице 3. Важно отметить, что среди многочисленных находок костей животных, останки морских позвоночных и беспозвоночных отсутствовали.

Данные о стабильных изотопах азота и углерода в коллагене костной ткани указывают на существенную долю морских продуктов в каждодневном рационе этих людей. Сопоставление аналогичных показателей по изотопам для наземных травоядных (бовиды) и серого тюленя, позволили моделировать долю морской пищи в каждодневном рационе людей. Вероятно, около 30% животных белков были морского происхождения. Авторы предполагают, что мясо наземных травоядных и мясо тюленей составляли основу рациона людей, живших в Кендрикс Кейв.

О значительном распространении использования морского пищевого ресурса свидетельствует и исследование, проведенное итальянскими археологами еще в конце 80-х годов прошлого века. Образцы костной ткани десяти индивидов из эпипалеолитических погребений Арене Кандид (Лигурия, Италия) исследовались с использованием микроэлементного анализа [Francalacci, 1989; Francalacci, Borgonini, 1988]. Авторы исследования продемонстрировали преимущественное использование морского пищевого ресурса жителями Лигурийского побережья. Также отметим, что известные изображения рыб, обнаруженные на верхнепалеолитических памятниках Франции

Таблица 3. Стабильные изотопы азота и углерода в коллагене костной ткани индивидов из Кендрикс Кейв [по Richards et al., 2005]

Образец	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Возраст (лет)
57	-17.9	13.8	11 880±90 (OxA-7003)
59	-18.0	13.4	11 093±90 (OxA-7003)
60	-17.7	13.9	12 090±90 (OxA-7003)
69	-18.1	13.7	117 600±90 (OxA-7003)

(Леспюг, Нио, Ларте) относятся к эпохе позднего мадлена. Итак, традиция использования водных пищевых ресурсов значительно развивается от времени граветта до позднего мадлена.

Подводя итог сопоставлениям традиций использования пищевых ресурсов неандертальцами и сапиенсами, основываясь на известных к настоящему моменту материалах, мы можем судить о существовании двух различных пищевых стратегиях: специализированных охотников и неспециализированных охотниках на наземную и водную фауну.

Эти различия представляются важными по ряду причин. Прежде всего, специализированный уклад легче, чем иной мог быть нарушен климатическими изменениями. Возможно, эта специализация стала одной из причин, приведших в исчезновению этой группы аборигенного населения Европы. Во-вторых, свидетельства более широкого использования водных ресурсов анатомически современным человеком мы можем гипотетически рассматривать как известную поведенческую особенность анатомически современного человека в Европе. Это еще одна черта, «разводящая» популяции сапиенсов и неандертальцев. Сформировались ли эти различия случайно, или умение использовать различные пищевые источники «досталось по наследству» от предковых популяций?

К сожалению, к настоящему времени у нас нет ни достаточного числа палеодиетологических реконструкций из памятников различных эпох и географической приуроченности. Однако ответить на этот вопрос можно будет получить продолжая и развивая исследования в области палеодиетологических реконструкций на основании данных лактации стабильных изотопов азота и углерода, а также концентрациях микро- и макроэлементов, маркирующих определенные пищевые ресурсы.

Заключение

Реконструкции особенностей питания актуальны для современных исследований в области эволюционной антропологии. В этом убеждают те сюжеты, которые были приведены выше. Благодаря воссозданию динамики использования пищевых ресурсов, состава, режима питания, становится возможным получить знания о функциональной значимости тех или иных морфологических изменений в антропогенезе, некоторые из которых фиксировались антропологами еще в первой половине двадцатого века. Таким образом, основы эволюционной биологии человека, заложенные в трудах Чарльза Дарвина, получают развитие на базе иных биологических признаков, методов и подходов. Среди последних, вероятно, хотелось бы выделить экологический, как один из наиболее эффективных в современных исследованиях по эволюционной антропологии.

Библиография

- Алексеев В.П. География человеческих рас // Избранное. Т. 3. М., 2007. С. 9–544.
- Алексеев В.П. Очерки экологии человека // Избранное. Т. 3. М., 2008. С. 465–604.
- Бутовская М.Л., Файнберг Л.А. У истоков человеческого общества. М., 1993.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Сочинения. Т. 5. М., 1953.
- Добровольская М.В. Человек и его пища. М., 2005.
- Козлов А.И. Пища людей. М., 2005.
- Козловская М.В. Система питания верхнепалеолитических сообществ // *Homo sangirensis*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М., 2000. С. 411–420.
- Туунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Сер. Биологическая. № 4. 2007. С. 475–489.
- Фоули Р. Еще один неповторимый вид. М., 1990.
- Bocherens H., Drucker G.D., Billiou D., Patou-Mathis M., Vandermeersch B. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Cesare I Neanderthal: review and use of multi-source mixing model // J. of Human Evolution. 2005. N 49. P. 71–87.
- Bocherens H., Fizet M., Mariotti A., Lange-Badre B., Vandermeersch B., Borel J.-P., Bellon G. Isotopic biogeochemistry (^{13}C ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: implications for the study of fossil food web including Neandertal Man // J. of Human Evolution. 1991. N 20. P. 481–492.
- Cerling T.E., Harris J.M., Passey B.H. Diets of East African Bovidae based on stable isotope analysis // J. of Mammalogy. 2003. N 84. P. 456–470.
- Eskrigge R.A. Notes on the human skeletons and traces of human workmanship found in cave in Landudno // Proc. Liverpol. Geol. Soc. 1880. N 2(4). P. 153–155.

- Francalacci P.* Dietary reconstruction in Arene Candide Cave (Liguria, Italy) by means of trace elements analysis // J. of Archaeological Science, 1989. N 16. P. 109–124.
- Francalacci P., Borgonini T.S.* Multielementary analysis of trace elements and preliminary results on stable isotopes in two Italian Prehistoric sites. Methodological aspects // Trace elements in Environmental History / G. Grupe, B. Hermann – eds., Berlin: Springer, 1988. P. 41–52.
- Higham T., Ramsey C.B., Karavanic I., Smith F., Trinkaus E.* Revised direct radiocarbon dating of the Vindija G₁ Upper Paleolithic Neandertals // PNAS. 2005. Vol. 103. N 3. P. 553–557.
- Hohmann G.* The Diets of the Nonhuman Primates: Frugivory, Food Processing, and Food Sharing // The Evolution of the Human Diet. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 1–14.
- Phillips D.L., Gregg J.W.* Source portioning using stable isotopes: coping with too many sources // Oecologia. 2003. N 130. P. 114–125.
- Richards M.P., Taylor G., Steele T., McPherron S.P., Soressi M., Jaubert J., Orschiedt J., Mallye J.B., Rendu W., Hublin J.J.* Isotopic dietary analysis of a Neandertal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France // J. of Human Evolution. 2008. N 55. P. 179–185.
- Richards M.P.* Stable isotope evidence for European Upper Paleolithic human diet // The Evolution of the Human Diet. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 251–257.
- Richards M.P., Petit P.B., Trinkaus E., Smith F.H., Paunovic M., Karavanic I.* Neandertal diet at Vindija and Neandertal predation: the evidence from stable isotopes // PNAS. 2000. Vol. 97. N 13. P. 7663–7666.
- Richards M.P., Petit P.B., Trinkaus E., Stiner M.C., Trinkaus E.* Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European Mid-Upper Paleolithic // PNAS. 2001. Vol. 98. N 11. P. 6528–6532.
- Rowe N.* The Pictorial Guide to the living Primates. Pogonias Press: East Hampton and New York. 1996.
- Sheoninger M.J.* $\delta^{13}\text{C}$ Values reflect aspects of Primate ecology in addition to diet // The Evolution of the Human Diet. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 221–227.
- Snodgrass J.J., Leonard W.R., Robertson M.L.* The Energetics of Encephalization in Early Hominids // The Evolution of the Human Diet. / J.J. Hublin, M.P. Richards – eds., Leipzig, 2009. P. 15–29.
- Stanford C.B., Bunn H.T. (Eds.)* Meat-Eating and Human Evolution. Oxford, 2001.
- Ungar P. (Ed.)* Evolution of Human Diet: The known, the Unknown and the Unknowable. Oxford, 2007.
- Unrath P.S., Teaford M.F. (Eds.)* Human diet: its Origin and Evolution. Westport, 2002.
- Wrangham R.W., Jones J.H., Laden J., Pilbeam D., Conlin-Brittian N.L.* The row and the stolen: cooking and ecology of human origin // Current Anthropology. 1999. N 40. P. 567–594.

Контактная информация:

Добровольская М.В. Тел. (499) 126-94-79,
e-mail: mk_pa@mail.ru.

DIETARY EVOLUTION IN HOMO (MAIN RESEARCH DIRECTIONS)

M.V. Dobrovolskaya

Institute of Archaeology, RAS, Moscow

*The study of the diets of the modern and fossil hominins is becoming an important research area in evolutionary anthropology. The data coming from isotopic and trace elements analysis help to reconstruct ancient subsistence strategies. This article aims to address to the following main topics: diet transformation and early *Homo erectus*; diet adaptation of the European Neandertals; increasing dietary variety in the European Upper Paleolithic inhabitants.*

Key words: *evolutionary anthropology, diet, isotopic analysis, trace elements analysis, paleoecology*