

УДК 94:902(571.1/.5)
DOI 10.17223/19988613/43/33

В.Г. Моисеев, К. де ла Фуенте

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИСТОРИЯ КОРЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ СИБИРИ: ОПЫТ ИНТЕГРАЦИИ АНТРОПОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Данное исследование основано на сопоставлении и интеграции генетических и антропологических данных по близким к современности группам населения Восточной Европы, Кавказа, Сибири и Центральной Азии с помощью многомерной статистики. Результаты анализа указывают на высокий уровень генетического и антропологического сходства манси, селькупов и самов, что больше согласуется с гипотезой единого происхождения большинства уралоязычных народов, чем с теорией их местного европеоидно-монголоидного происхождения. Также наши данные позволяют говорить о родстве тубаларов и некоторых предков юкагиров с западносибирскими угорскими и самодийскими группами. При этом тубалары демонстрируют достаточно высокий уровень генетического своеобразия, который видимо является следствием действия таких стохастических процессов, как генетический дрейф и / или эффект основателя в условиях малой численности популяции и её относительной репродуктивной изоляции. Наши данные также указывают отличное от эскимосов и чукчей происхождение алеутов.

Ключевые слова: генетика; краниоскопия; краниометрия; одонтология; популяционная история; уралоязычные народы; юкагиры; алеуты.

Одним из главных трендов последних десятилетий является все более широкое использование генетических данных для реконструкции популяционной истории древнего и современного населения. К настоящему времени в связи с появившимися новыми технологическими возможностями и удешевлением процесса секвенирования древней ДНК генетические исследования вышли на качественно новый уровень, который позволяет оперировать не единичными образцами, а анализировать целые массивы данных. Это особенно важно для таких сложных с точки зрения эволюционных процессов территорий, какой является Сибирь.

Заселение человеком Сибири с различных направлений и её исключительное ландшафтное разнообразие не могли не сказаться на особенностях популяционной структуры региона на разных этапах его истории. Так, имеющиеся данные указывают на популяционную неоднородность данной территории уже в эпоху среднего палеолита. Здесь фиксируется присутствие как населения, близкого европейским и переднеазиатским неандертальцам, так и генетически и морфологически своеобразных групп, которые стали известны благодаря исследованию останков в Денисовой пещере [1].

Очевидна роль Сибири в период заселения человеком Нового Света в эпоху верхнего палеолита. Результаты анализа останков из Мальты указывают на изначально сложный состав генофонда верхнепалеолитических охотников-собирателей – обнаружены компоненты, характерные для современных американских индейцев и для европейских верхнепалеолитических групп [2]. Следы этого древнего населения сохранялись на некоторых территориях Сибири как минимум до эпохи бронзы. Выдвинутая на основе анализа краниологических признаков гипотеза о связи носителей окуневской культуры с предками аборигенов Америки [3] недавно была подтверждена и генетическими данными [4. С. 168–169].

Подтверждена в последней работе и многокомпонентность населения Южной Сибири эпохи бронзы,

установленная ранее по морфологическим признакам. Помимо окуневцев и других аборигенных популяций, родственных предкам индейцев, здесь присутствовали мигранты из Европы, связанные с носителями ямной (афанасьевцы) и синташтинской (андроновцы) культур. Роль ямной культурно-исторической общности в сложении европейского населения эпохи бронзы была не менее значима [5. С. 210]. Миграции людей ямной культуры и их потомков на запад и восток авторы связывают с распространением индоевропейских языков.

Крайнюю степень внутригруппового генетического разнообразия демонстрируют носители карасукской культуры, в геноме которых присутствуют маркеры, характерные как для европейских, так и для азиатских популяций, что доказывает их смешанное происхождение [4. С. 169].

В отличие от степной и лесостепной зон Западной и Южной Сибири, лесная зона по-прежнему остается слабоизученной в антропологическом и генетическом отношении ввиду малочисленности и плохой сохранности древних костных останков. Для реконструкции протекавших тут в древности популяционных процессов приходится использовать в основном данные по современным группам. В свое время обсуждение результатов анализа данных по близкому к современности населению Западной Сибири и европейской части России привел к дискуссии о происхождении уралоязычных народов с участием широкого круга специалистов-антропологов. В результате были сформулированы две основные гипотезы происхождения уральцев. Согласно одной из них большинство уральцев сформировалось в результате длительного процесса метисации между различными по происхождению европеоидными и монголоидными группами [6]. Данная гипотеза предполагает, что языковое единство уральцев является результатом процессов имеющих исключительно культурную, а не генетическую основу. Вторая гипотеза была обоснована В.В. Бунаком [7]. Она предполагает

существование в прошлом единого уральского пранарода, некоторые черты которого сохранились до настоящего времени у большинства уральцев, несмотря на, несомненно, имевшие место более поздние метисационные процессы с участием различных по происхождению европейских и сибирских групп. В этом случае языковое своеобразие уралоязычных популяций является наследием этапа их древнего единства.

Обе вышеуказанные гипотезы были обоснованы преимущественно на соматологических и, отчасти на краниометрических данных. По мере введения в научный оборот данных других систем антропологических признаков оказалось, что позиция, которую занимали исследователи, в большой мере зависит от особенностей той системы признаков, с которой они работали. Так, одонтологические [8] и краниоскопические [9] данные в основном поддерживали гипотезу антропологического своеобразия уральцев, а дерматоглифические [10] метисационную концепцию. Данные краниометрии и соматологии, кажется, допускают возможность истолкования в пользу обеих гипотез.

Для получения обобщенной картины межпопуляционной дифференциации на территории Северной Евразии, а также для оценки вклада каждой отдельной системы морфологических признаков в то или иное направление изменчивости одним из авторов настоящей работы неоднократно предпринимались попытки интеграционного анализа различных систем антропологических признаков. В целом полученные результаты больше согласуются с гипотезой В.В. Бунака о наличии у уральцев единой антропологической основы [11. С. 159; 12. С. 191–198].

Цель исследования. Данная работа имеет разведочный характер. Ее цель состоит в оценке соответствия картины межгрупповой изменчивости близких к современности групп коренного населения Сибири и Дальнего Востока полученной при анализе антропологических признаков и генетических данных. Для этого были использованы данные по трём системам морфологических признаков, а именно краниометрии, краниоскопии и одонтологии по 16 близким к современности группам с территории Северной Евразии. Данные об использованных признаках приведены в табл. 1. Для генетического анализа использованы данные по 462447 точечным нуклеотидным полиморфизмам ядерной ДНК из базы данных Центра Геогенетики университета Копенгагена.

Следует отметить, что попытки прямого сопоставления морфологических систем признаков и генетических данных уже предпринимались различными исследователями. Однако в большинстве случаев параллельный межгрупповой анализ касался лишь небольшого количества показателей одной системы морфологических признаков [13]. На основе внутригруппового анализа получены убедительные данные о связи ряда измерительных признаков на лице, полученных с помо-

щью 3D сканирования добровольцев, с определенными участками генома [14–16].

Таблица 1
Данные об использованных морфологических признаках

Система признаков	Признак	Автор методики
Краниометрия	1, 8, 17, 9, 45, 48, 51, 52, 55, 54, 77, zm, SS:SC, 75(1)	Мартин и др.
Краниоскопия	ЗИ, КВШ, ЗСШ, ПГУ II, ИПНШ, НО	А.Г. Козинцев
Одонтология	Shov(2+3)I ¹ , hyr(3,3+)M ² , cara(2-5)M ¹ , M ₁ 4, M ₁ 6, M ₂ 4, dtc, dw, tami, 2med (II) M ₁	А.А. Зубов

Методика анализа. Сначала данные по каждой из систем морфологических признаков анализировались отдельно. Для частотных признаков (краниоскопия, одонтология) использовался метод главных компонент, для метрических – канонический анализ с использованием усредненной матрицы межгрупповых корреляций.

Для обработки генетических данных был применен метод главных компонент. В отличие от анализа морфологических признаков, количество которых в целом невелико, генетические данные в силу большого числа используемых маркеров позволяют использовать в анализе, не частотные групповые характеристики, а индивидуальные данные [17]. Для приведения результатов анализа генетических и морфологических данных к единой форме значения главных компонент полученных при анализе генетических маркеров усреднялись с учетом с этнической принадлежности индивидуумов. Поскольку полученные в результате вышеуказанных процедур главные компоненты (ГК) и канонические вектора (КВ) в отличие от исходных признаков имеют уже одинаковую размерность, то появляется возможность для их дальнейшей интеграции с помощью средств многомерной статистики. В данной работе для этого мы использовали метод главных компонент.

Результаты и обсуждение. В целом результаты анализов свидетельствуют о высокой степени соответствия между морфологическими и генетическими данными. Так все первые вектора, полученные в результате анализа трёх морфологических систем признаков, а также генетических данных по 16 группам с территории Северной Евразии отражают принципиально одно и то же направление изменчивости, а именно дифференцируют европейские и азиатские группы. При этом величина корреляционных связей между всеми системами признаков в этом случае очень высока и варьируется в пределах 0,89–0,95 (табл. 2). Заметим, что при интеграции трех морфологических систем коэффициент корреляции между полученной первой интегральной (1 ИГК) и первой главной компонентой (1 ГК) (рис. 1), полученной при анализе генетических данных возрастает до 0,97.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между векторами, полученными при анализе генетических, краниометрических, краниоскопических и одонтологических признаков, а также интегрированных данных по трём морфологическим системам

	Генетика				
	1	2	3	4	5
Краниоскопия 1 ГК	0,89	-0,03	0,24	0,07	0,14
Краниоскопия 2 ГК	0,03	0,79	-0,40	-0,55	0,08
Краниометрия 1 КВ	-0,95	-0,03	-0,16	-0,01	-0,11
Краниометрия 2 КВ	-0,15	-0,61	0,62	0,26	0,36
Краниометрия 3 КВ	0,00	-0,22	-0,13	0,47	-0,55
Одонтология 1 ГК	0,95	0,13	-0,05	-0,08	0,12
Одонтология 2 ГК	0,02	-0,28	0,31	0,51	0,21
Одонтология 3 ГК	0,06	-0,10	0,43	-0,12	-0,03
1 ИГК*	0,97	-0,06	-0,08	-0,02	-0,10
2 ИГК*	0,02	-0,70	0,41	0,62	0,09
3 ИГК*	0,01	0,06	-0,56	0,22	-0,23

*Значения главных компонент, полученные при интеграции краниометрических, краниоскопических и одонтологических признаков. Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения коэффициентов корреляции ($p < 0,05$).

Что касается других направлений изменчивости, представленными последующими векторами, то здесь уже проявляются различия между системами морфологических признаков, при этом достаточно высокий уровень соответствия с генетическими данными сохраняется. Например, 2 ГК и 2 КВ, полученные при анализе краниоскопических и краниометрических признаков, имеют статистически значимые корреляции с 2 ГК, полученной при анализе генетических данных. В тоже время вектора, полученные при анализе одонтологических признаков, кроме 1 ГК не демонстрируют высокого уровня соответствия с ГК полученными при анализе генетических данных (табл. 2). Данный результат наглядно демонстрирует предположение о недостаточном количестве эффективных морфологических маркеров в пределах отдельно взятой системы признаков для описания всей популяционной истории анализируемых групп и необходимости учета результатов анализа как можно большего количества систем антропологических признаков [11. С. 154–155].

Рассмотрим теперь интегральную картину межгрупповой изменчивости, основанной на результатах анализа, как генетических данных, так и данных по всем трем системам морфологических признаков (рис. 2). Очевидно, что по результатам анализа в пространстве первых двух интегральных векторов выделяются три достаточно хорошо выраженные скопления групп. Первое включает исключительно европейские серии, второе состоит из восточносибирских и центрально-азиатских серии. В дифференциации этих двух групп решающую роль играет первый интегральный вектор. Группы, вошедшие в третье скопление характеризуются промежуточными значениями 1 ИГК, что могло бы говорить об их смешанном европеоидно-монголоидном происхождении, однако их особое по-

ложение в пределах 2 ИГК не позволяет говорить о метисации европейских и азиатских групп как единственном значимом факторе в их популяционной истории. Показательно, что в данное скопление состоит преимущественно из уралоязычных групп (манси, селькупы, саамы) с которыми оказываются сходными тубалары. Особенно важным здесь представляется наличие высокого уровня сходства между сибирскими (манси и селькупы) и европейскими (саамы) уральцами.

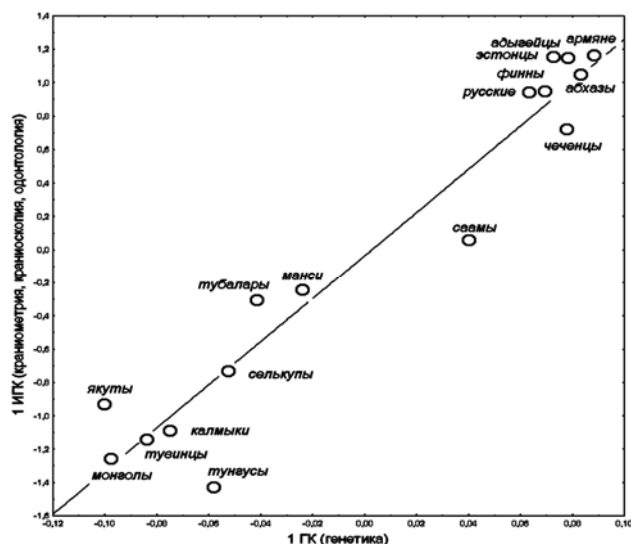


Рис. 1. Положение 16 групп с территории Евразии в пространстве первых векторов, полученных при анализе генетических (1 ГК) и морфологических (1 ИГК) признаков

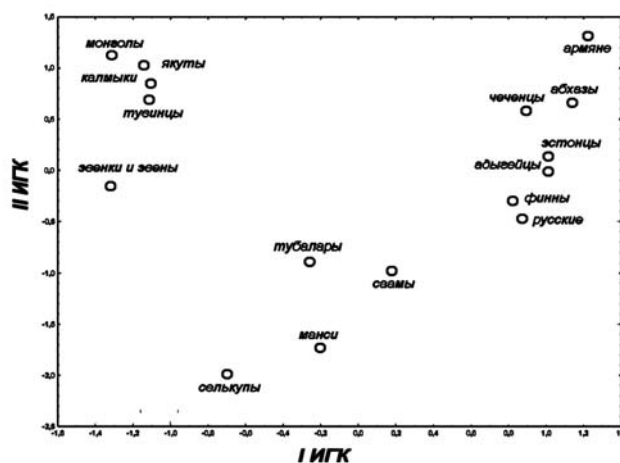


Рис. 2. Результаты интеграции генетических, краниометрических, краниоскопических и одонтологических данных для 16 групп с территории Северной Евразии

Заметим, что в целом саамы занимают промежуточное положение между угро-самодийцами и европейскими группами, что говорит в пользу их формирования на основе, по крайней мере, двух различных по происхождению групп популяций, одна из которых имеет общие корни с сибирскими уральцами, тогда как другая родственна по видимому древним восточно-европейским охотникам-собирателям. Две другие финноязычные группы, а именно финны и эстонцы не де-

монстрируют выраженной уральской тенденции. Видимо в их происхождении древний уральский если и есть, то удельный вес его слишком мал, чтобы его можно было зафиксировать на уровне суммарных серий, использованных нами для анализа.

Наличие уральской тенденции у тубаларов было неоднократно отмечено одним из авторов на основе анализа морфологических признаков [18. С. 109; 12. С. 196]. Заметим, что согласно анализу генетических данных сходство тубаларов с уральскими группами гораздо более выражено, чем в случае анализа только морфологических признаков. Возможно, здесь имеет место эффект разных выборок использованных для анализа. В этом случае наш результат указывает на неоднородность популяции. Супер-уральская тенденция тубалар по генетическим данным, также может быть следствием действия таких стохастических процессов как генетический дрейф и / или эффект основателя в условиях малой численности популяции и её относительной репродуктивной изоляции.

Таким образом, результаты нашего анализа в целом подтверждают существование единой уральской прапопуляции обладающей заметным генетикоморфологическим своеобразием. Здесь следует оговориться, что постулируемый В.В. Бунаком высокий уровень таксономического своеобразия древних уральцев [19. С. 296] пока не находит убедительного подтверждения нашими данными. Так при включении в анализ арктических групп, на второе по значимости место выходит вектор, отделяющий эскимосов, чукчей и алеутов от всех остальных групп. Вектор, демонстрирующий своеобразие уральцев становится лишь третьим по значимости. Если предположить, что уровень своеобразия той или иной большой группы примерно соответствует времени ее отделения от предковой популяции, то получается, что арктические монголоиды отделились от предковой азиатской популяции раньше, чем это имеет место у уральских групп. Впрочем, данный вопрос требует специального исследования, поскольку время не единственный фактор, влияющий на формирование морфологического и генетического своеобразия той или иной группы, очень важна также численность популяции, поскольку в малых группах стохастические процессы могут проходить гораздо быстрее, чем в крупных.

Несколько важных с точки зрения популяционной истории результатов было получено нами при анализе сибирских и дальневосточных групп. К сожалению, в силу отсутствия в нашем распоряжении одонтологических данных по ряду дальневосточных групп в морфологической части нашего анализа мы были вынуждены ограничиться анализом только краниометрических и краниоскопических показателей.

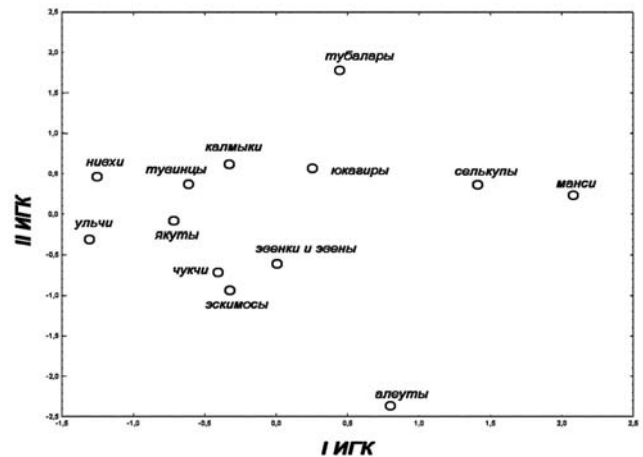


Рис. 3. Результаты интеграции генетических, краниометрических и краниоскопических данных для 13 групп с территории Сибири и Дальнего Востока

В этом случае на противоположных концах I ИГК находятся угро-самодийцы (положительные значения) и дальневосточные группы (отрицательные значения) (рис. 3). Умеренная уральская тенденция фиксируется у юкагиров, что подтверждает аналогичное наблюдение, сделанное ранее на основе анализа краниоскопических признаков [20], а также интеграционного анализа краниометрических и краниоскопических данных [21]. В данном случае генетические данные позволяют сделать одно важное уточнение, а именно наличие достаточно выраженного внутригруппового разнообразия использованной нами выборки юкагир, где наряду с индивидуумами сходными с чукчами, присутствуют индивидуумы, которые по своей генетической характеристике неотличимы от манси и селькупов. Большая же часть юкагиров характеризуются промежуточными значениями между чукчами и тунгусо-манчжурскими группами. Таким образом, можно констатировать, что результаты нашего исследования говорят о чрезвычайно сложной популяционной истории юкагиров, среди предков которых были, в том числе, группы родственные древним уральцам. Данное наблюдение является очевидной популяционной параллелью предположения о родстве юкагирского и древне-уральского праязыка [22].

Среди других результатов интегрального анализа генетических и антропологических данных следует отметить специфическое положение алеутов в пределах второго интегрального вектора (см. рис. 2). Очевидно, что алеуты демонстрируют высокий уровень морфологического и генетического своеобразия, что указывает на их отличное от чукчей и эскимосов происхождение. В дальнейшем предполагается проверить гипотезу об их родстве с американскими аборигенами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Reich D., Green R.E., Kircher M. et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia // *Nature*. 2010. Vol. 468. No. 7327. P. 1053–1060.
2. Raghavan M., Skoglund P., Graf K.E. et al. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans // *Nature*. 2014. Vol. 505. No. 7481. P. 87–91.
3. Kozintsev A. G., Gromov A. V., Moiseyev V. G. Collateral relatives of American Indians among the Bronze Age populations of Siberia? // *American Journal of Physical Anthropology*. 1999. Vol. 108. No. 2. P. 193–204.
4. Allentoft M.E., Sikora M., Sjögren K.-G. et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia // *Nature*. 2015. Vol. 522, N. 7555. P. 167–172.
5. Haak W., Lazaridis I., Patterson et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe // *Nature*. 2015. Vol. 522. P. 207–211.
6. Дебец Г.Ф. О путях заселения северной полосы русской равнины и восточной Прибалтики // *Советская этнография*. 1961. № 6. С. 52–69.
7. Бунак В.В. Человеческие расы и пути их образования // *Советская этнография*. 1956. № 1. С. 86–104.
8. Зубов А.А., Сегада С.П. Новые данные к одонтологической характеристике финноязычных народов СССР // *Проблемы эволюционной морфологии человека и его рас*. М.: Наука, 1986. С. 127–140.
9. Козинцев А.Г. Этническая краниоскопия: Расовая изменчивость швов черепа современного человека. Л.: Наука, 1988. 168 с.
10. Хитъ Г.Л., Долинова Н.А., Козлов А.И., Вершубская Г.Г. Угры Оби и уральская раса: дерматоглифический аспект // *Вестник антропологии*. 1996. Вып. 2. С. 111–128.
11. Моисеев В.Г. Северная Евразия: языковая дифференциация и данные физической антропологии // *Археология, этнография и антропология Евразии*. 2001. № 4. С. 154–159.
12. Моисеев В.Г. Опыт интеграции различных систем антропологических признаков // *Палеоантропология, этническая антропология, этногенез*. СПб.: Изд-во МАЭ РАН, 2004. С. 186–200.
13. Hubbard A.R., Guatelli-Steinberg D., Irish J.D. Do Nuclear DNA and Dental Nonmetric Data Produce Similar Reconstructions of Regional Population History? An Example from Modern Coastal Kenya // *American Journal of Physical Anthropology*. 2015. Vol. 157. P. 295–304.
14. Boehringer S., van der Lijn F., Liu F., Günther M., Sinigerova S., Nowak S., et al. Genetic determination of human facial morphology: links between cleft-lips and normal variation // *European Journal of Human Genetics*. 2011. Vol. 19. P. 1192–1197. doi: 10.1038/ejhg.2011.110. pmid:21694738.
15. Paternoster L., Zhurov A.I., Toma A.M., Kemp J.P., St. Pourcain B., Timpson N.J., et al. Genome-wide association study of three-dimensional facial morphology identifies a variant in PAX3 associated with nasion position // *American Journal of Human Genetics*. 2012. Vol. 90. P. 478–485. doi: 10.1016/j.ajhg.2011.12.021. pmid:22341974.
16. Shaffer J.R., Orlova E., Lee M.K., Leslie E.J., Raffensperger Z.D., Heike C.L., et al. Genome-Wide Association Study Reveals Multiple Loci Influencing Normal Human Facial Morphology // *PLoS Genetics*. 2016. Vol. 12. N. 8: e1006149. doi:10.1371/journal.pgen.1006149.
17. Patterson N., Price A.L., Reich D. Population Structure and Eigenanalysis // *PLoS (Public Library of Science) Genetics*. 2006. Vol. 12. N. 12. P. 2074–2093.
18. Моисеев В.Г. Происхождение уралоязычных народов по данным краниологии. СПб.: Наука, 1999. 127 с.
19. Бунак В.В. Род Homo, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980. 328 с.
20. Kozintsev A.G. Ethnic epigenetics: A new approach // *Homo*. 1992. Vol. 43, No. 3. P. 213–244.
21. Moiseyev V. Origins of Uralic-speaking populations: craniological evidence // *Homo*. 2002. Vol. 52. No. 3. P. 240–253.
22. Sauvageot A. La position de youkaghir // *Ural-altaische Jahrbücher*. 1969. Vol. 41. P. 344–359.

Moiseyev Vyacheslav G. Peter the Great Museum of Anthropology and Ethnography (Kunstkamera) RAS (S-Petersburg, Russia). E-mail: vmoiseyev@mail.ru; Fuente Constanza de la. Center of Geogenetics of Copenhagen University (Copenhagen, Denmark). E-mail: c.delafuente@snn.ku.dk

POPULATION HISTORY OF INDIGENOUS PEOPLES OF SIBERIA: INTEGRATING OF ANTHROPOLOGICAL AND GENETIC DATA.

Keywords: genetics; cranial nonmetric; cranial metric; dentistry; population history; Uralian-speaking groups; Yukaghirs; Aleuts.

The paper is focused on population history of indigenous groups of Siberia and Russian Far East. By means of multivariate statistics we compared and integrated genetic (single-nucleotide polymorphism) and morphologic cranial metric (14 traits), cranial nonmetric (6 traits) and dental (10 traits) data on different Northern Eurasian modern groups. Analysis consisted of two stages. On the first stage we analyzed different systems of traits separately using principal component analysis for nonmetric traits and canonical variate analysis for metrical characteristics. After that, the results of nonmetric and metric analyses were combined by regarding PCs and two CVs as new traits and subjecting them to new PC analysis. The resulting integral principal components minimize the statistical errors inherent in the analysis of single systems. Basically we found high level of correspondence between morphologic and genetic data. For the first vectors which divide European and Asian groups correlation coefficients between genetic and morphologic data are between 0.89–0.95 ($p < 0.05$) and even higher when integrated morphologic data was used ($r = 0.97$). Second vectors which reveals specificity of several Uralian-speaking groups are also correlated ($r = 0.79$ for genetics and cranial metric, $r = 0.61$ for genetics and cranial metric). The results of analyses reveal close biological affinities of such Siberian and European Uralic-speaking groups as Mansi, Selkups and Sami. This finding favor more to the V.Bunak hypothesis of single origin of Uralic-speaking peoples suggesting that they have descended from an ancestral proto-Uralian population then to hybridization hypothesis of G.Debets who proposed that Uralians resulted of prolonged and extensive hybridization between various European and Asian populations. Our results also confirm that part of the ancestors of Tubalars as well as the Yukaghirs also belonged to the proto-Uralic community. We can suggest that modern Yukaghirs resulted from admixture of their Uralian ancestors with some groups of Tungus-Manchurians and Chukchi. Aleuts display high level of genetic and morphologic specificity differentiating them from other Arctic groups of Chukchi and Eskimos suggesting their different origin.

REFERENCES

1. Reich, D., Green, R.E., Kircher, M. et al. (2010) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*. 468 (7327). pp. 1053–1060. DOI: 10.1101/pdb.prot5448 (2010)
2. Raghavan, M., Skoglund, P., Graf, K.E. et al. (2014) Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature*. 505(7481). pp. 87–91. DOI: 10.1038/nature12736
3. Kozintsev, A.G., Gromov, A.V. & Moiseyev, V.G. (1999) Collateral relatives of American Indians among the Bronze Age populations of Siberia? *American Journal of Physical Anthropology*. 108(2). pp. 193–204. DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199902)108:2<193::AID-AJPA5>3.0.CO;2-V
4. Allentoft, M.E., Sikora, M., Sjögren, K.-G. et al. (2015) Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*. 522 (7555). pp. 167–172. DOI: 10.1038/nature14507

5. Haak, W., Lazaridis, I., Patterson, N. et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*. 522. pp. 207-211. DOI: 10.1038/nature14317.
6. Debets, G.F. (1961) O putyakh zaseleniya severnoy polosy russkoy ravniny i vostochnoy Pribaltiki [On the settlement in the northern strip of the Russian Plain and the eastern Baltic]. *Sovetskaya etnografiya*. 6. pp. 52-69.
7. Bunak, V.V. (1956) Chelovecheskie rasy i puti ikh obrazovaniya [The human race, and the ways of their formation]. *Sovetskaya etnografiya*. 1. pp. 86-104.
8. Zubov, A.A. & Segeda, S.P. (1986) Novye dannye k odontologicheskoy kharakteristike finnoyazychnykh narodov SSSR [New data for odontological characteristic of Finnish-speaking peoples of the USSR]. In: Debets, G.F. & Roginskiy, Ya.Ya. (eds) *Problemy evolyutsionnoy morfologii cheloveka i ego ras* [Problems of human evolutionary morphology and its races]. Moscow: Nauka. pp. 127-140.
9. Kozintsev, A.G. (1988) *Etnicheskaya kranioskopiya: Rasovaya izmenchivost' shvov cherepa sovremennogo cheloveka* [Ethnic craniology: Racial variability of modern man's skull suture]. Leningrad: Nauka.
10. Khit, G.L., Dolinova, N.A., Kozlov, A.I. & Vershubskaya, G.G. (1996) Ugry Obi i ural'skaya rasa: dermatoglificheskiy aspekt [Ugra Ob and the Ural race: The Dermatoglyphic aspect]. *Vestnik antropologii*. 2. pp. 111-128.
11. Moiseyev, V.G. (2001) Severnaya Evraziya: yazykovaya differentsiatsiya i dannye fizicheskoy antropologii [Northern Eurasia: linguistic differentiation and data of physical anthropology]. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii - Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*. 4. pp. 154-159.
12. Moiseyev, V.G. (2004) Opyt integratsii razlichnykh sistem antropologicheskikh priznakov [Integrating different systems of anthropological signs]. In: Kozintsev, A.G. & Gokhman, I.I. (eds) *Paleoantropologiya, etnicheskaya antropologiya, etnogenez* [Paleoanthropology, ethnic anthropology, ethno-genesis]. St. Petersburg: RAS. pp. 186-200.
13. Hubbard, A.R., Guatelli-Steinberg, D. & Irish, J.D. (2015) Do Nuclear DNA and Dental Nonmetric Data Produce Similar Reconstructions of Regional Population History? An Example from Modern Coastal Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*. 157. pp. 295-304. DOI: 10.1002/ajpa.22714
14. Boehringer, S., van der Lijn, F., Liu, F., Günther, M., Sinigerova, S., Nowak, S., et al. (2011) Genetic determination of human facial morphology: links between cleft-lips and normal variation. *European Journal of Human Genetics*. 19. pp. 1192-1197. DOI: 10.1038/ejhg.2011.110. pmid:21694738.
15. Paternoster, L., Zhurov, A.I., Toma, A.M., Kemp, J.P., St. Pourcain, B., Timpson, N.J., et al. (2012) Genome-wide association study of three-dimensional facial morphology identifies a variant in PAX3 associated with nasion position. *American Journal of Human Genetics*. 90. pp. 478-485. DOI: 10.1016/j.ajhg.2011.12.021. pmid:22341974.
16. Shaffer, J.R., Orlova, E., Lee, M.K., Leslie, E.J., Raffensperger, Z.D., Heike, C.L., et al. (2016) Genome-Wide Association Study Reveals Multiple Loci Influencing Normal Human Facial Morphology. *PLoS Genetics*. 12(8): e1006149). DOI:10.1371/journal.pgen.1006149
17. Patterson, N., Price, A.L. & Reich, D. (2006) Population Structure and Eigenanalysis. *PLoS Genetics*. 12(12). pp. 2074-2093. DOI: 10.1371/journal.pgen
18. Moiseyev, V.G. (1999) *Proiskhozhdenie uraloyazychnykh narodov po dannym kranilogii* [The origin of Uralic-speaking peoples according craniology]. St. Petersburg: Nauka.
19. Bunak, V.V. (1980) *Rod Homo, ego vozniknovenie i posleduyushchaya evolyutsiya* [Homo, its origin and subsequent evolution]. Moscow: Nauka.
20. Kozintsev, A.G. (1992) Ethnic epigenetics: A new approach. *Homo*. 43(3). pp. 213-244.
21. Moiseyev, V. (2002) Origins of Uralic-speaking populations: craniological evidence). *Homo*. 52(3). pp. 240-253.
22. Sauvageot, A. (1969) La position de youkaghir [Position of Yukagirs]. *Ural-altaische Jahrbücher*. 41. pp. 344-359.