

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ
ИНСТИТУТ ЭТНОЛОГИИ И АНТРОПОЛОГИИ
ИМ. Н.Н. МИКЛУХО-МАКЛАЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

РОСТОВЦЕВА ВИКТОРИЯ ВИКТОРОВНА

**ФОРМА ЛИЦА СОВРЕМЕННЫХ БУРЯТ:
ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ И СВЯЗЬ С ПАЛЬЦЕВЫМ ИНДЕКСОМ**

03.03.02 – «антропология» по биологическим наукам

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор исторических наук
БУТОВСКАЯ Марина Львовна

Москва – 2021

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Актуальность выбранной темы	4
Степень разработанности темы исследования.....	6
Цель и задачи	11
Объект и предмет исследования.....	11
Научная новизна, теоретическая и практическая значимость	12
Методология исследования.....	13
Положения, выносимые на защиту	15
Степень достоверности и апробация результатов	16
ГЛАВА 1. Обзор литературы.....	20
ГЛАВА 2. Методологические аспекты косвенной оценки уровня пренатальной андрогенизации с помощью пальцевого индекса	25
2.1. Обзор исследований.....	25
2.2. Критика метода и контраргументация.....	30
ГЛАВА 3. Материалы и методы	34
3.1. Описание выборки исследования.....	35
3.2. Процедура сбора материала	37
3.2.1. Антропологическая фотография	37
3.2.2. Измерение длин пальцев	37
3.3. Исследование формы методом геометрической морфометрии	38
3.3.1. Расстановка морфометрических точек и верификация.....	38
3.3.2. Центроидный размер	40
3.3.3. Симметризация.....	41
3.3.4. Суперимпозиция	41
3.3.5. Статистический анализ в рамках геометрической морфометрии.....	42
3.3.6. Визуализация.....	44
3.4. Исследование формы лица с использованием подходов	

классической морфометрии	44
3.4.1. Расчет лицевых индексов	44
3.4.2. Статистический анализ.....	47
3.5. Сравнительные литературные материалы.....	48
ГЛАВА 4. Результаты исследования.....	54
4.1. Форма лица и эффекты аллометрии.....	55
4.2. Половые различия в форме лица молодых бурят.....	61
4.3. Связь значений пальцевого индекса с формой лица.....	72
ГЛАВА 5. Обсуждение	79
5.1. Кросс-популяционное сравнение результатов.....	79
5.2. Отечественные краниологические материалы.....	89
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	96
Выводы.....	96
Перспективы дальнейшей разработки темы	98
Список используемой литературы	99
Приложение	129

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность выбранной темы¹

Исследование популяционных различий в проявлении полового диморфизма формы лица человека является очень популярной темой в современной научной литературе, что связано с активным поиском набора экологических, поведенческих (культурных) и генетических факторов, определяющих наблюдаемое разнообразие, которое на сегодняшний день еще очень далеко от понимания [Kleisner et al., 2021]. В основу настоящей работы был положен один из признаков формы лица человека (относительная ширина

¹ При подготовке введения к диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrtychyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) (доля автора: 0,11).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // *American Journal of Human Biology*. 2020. Vol. 33. № 2. P. e23458. (WoS CC JIF 2019: 1,558; Scopus CiteScore 2019: 2,6; SJR 2019: 0,57) (доля автора: 0,25).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) (доля автора: 0,25).

Butovskaya M., Rostovtseva V., Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., Sukhodolskaya E., Vasiliev V., Mesa T., Rosa A., Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №1. P. 1-15. (WoS CC JIF 2019: 1,730; Scopus CiteScore 2019: 3,8; SJR 2019: 0,72) (доля автора: 0,09).

Rostovtseva V., Butovskaya M., Mkrtychjan R. 2D:4D, Big fives and aggression in young men of Caucasian, Ural and Asian origin // *Social Evolution and History*. 2019. Vol. 18. №. 1. P. 110-126. (RSCI, RINC IF 2019: 0,108; ESCI; Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,15) (доля автора: 0,33).

Бутовская М. Л., Веселовская Е. В., Левина К. В., Ростовцева В. В. Механизмы репродуктивного поведения человека: визуальные маркеры мужской привлекательности, их связь с ольфакторными маркерами, сексуальным опытом и фазой месячного цикла у женщин-экспертов // *Журнал общей биологии*. 2016. Т. 77 № 1. С. 63-77. (WoS CC JIF 2019: 0,413; Scopus CiteScore 2019: 0,6; SJR 2019: 0,23; RSCI, RINC IF 2019: 1,848) (доля автора 0,25).

верхней части лица, или fWHR), половая изменчивость которого считается однонаправленной, т.е. у мужчин в среднем значения выше, чем у женщин [Hodges-Simeon et al., 2021; Huh, 2013; Tanikawa et al., 2016; Geniole et al., 2015], либо значимых различий не обнаруживается [Geniole, McCormick, 2015; Kramer et al., 2012; Lefevre et al., 2012; Robertson, Kingsley, 2018; Robertson et al., 2017; Wen, Zheng, 2020]. Ни в одном из известных на сегодняшний день исследований с проведением статистического анализа не описано популяции, в которой относительная ширина верхней части лица имела бы достоверно более высокие значения у женщин по сравнению с мужчинами. Сегодня большую популярность имеют исследования связи этого признака с рядом поведенческих характеристик, его роли в социальном и половом отборе, а также ассоциации с гормональными механизмами полоспецифического морфогенеза [Carré, McCormick, 2008; Geniole, McCormick, 2015; Geniole et al., 2012, 2015; Kleisner et al., 2013; Lefevre et al., 2013; Stirrat, Perrett, 2010; Wu, Zheng, 2020]. Несмотря на то, что к настоящему времени по fWHR исследовано уже много популяций, среди них никогда не было народов Сибири и российского Дальнего Востока. В отечественной антропологической традиции относительная ширина верхней части лица не была включена в стандартную программу измерений на живых людях, поэтому описание данного признака полностью ускользает из обширной советской и российской литературы. Помимо этого полоспецифические особенности лица бурят до сих пор не исследовались на предмет ассоциации с уровнями половых гормонов или их маркерами. В то же время, обширный краниологический материал с территорий Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока России [Алексеев, Гохман, 1984], позволяет предположить, что в некоторых популяциях из этих областей направление полового диморфизма по ширине верхней части лица может иметь обратное описанному в мировой литературе направление. Выявление популяций с инверсным половым диморфизмом по fWHR влечет за собой ряд вопросов, связанных с универсальными механизмами полоспецифического морфогенеза человека, сопряженными с работой

системы половых гормонов на фоне различающихся экологических и генетических факторов.

Степень разработанности темы исследования

Настоящая работа посвящена исследованию полоспецифических особенностей формы лица человека и их связи с функцией половых гормонов. Форма лица является одной из систем морфологических признаков, демонстрирующих выраженный половой диморфизм как на краниологическом уровне, так в отношении особенностей строения мягких тканей [Аксянова, 2011; Алексеева и др., 2005, 2008; Балужева, Веселовская, 1989; Бутовская и др., 2012, 2014, 2015; Веселовская, 2015, 2018; Дубова, 1992, 1993, 2003, Маурер, 2018а, 2018б; Маурер и др., 2020; Butovskaya et al., 2018; Farkas et al., 2005; Fink et al., 2005; Liu et al., 2014; Rostovtseva et al., 2020а, 2020б; Tanikawa et al., 2016; Whitehouse et al., 2015]. В человеческих популяциях по всему миру абсолютные высотные и широтные размеры лицевых признаков (оцениваемые в фронтальной перспективе) в среднем оказываются больше у мужчин, чем у женщин (незначительные локальные флуктуации иногда фиксируются, но на общем фоне их масштаб пренебрежимо мал). В то же время, степень выраженности половых различий в абсолютных размерах лицевых признаков варьирует на межпопуляционном уровне (см. источники, приведенные выше). Помимо оценки абсолютных размеров существует ряд методов, позволяющих анализировать также и особенности формы лица. К таким методам можно отнести метод анализа лицевых индексов [Алексеев, Дебец, 1964; Stirrat, Perrett, 2010], а также геометрическую морфометрию [Bookstein, 1991; Windhager et al., 2011; Zelditch et al., 2012]. Полоспецифические особенности формы лица тоже подвержены межпопуляционным вариациям [Kleisner et al., 2021], однако и здесь четко выделяются общие тенденции, универсальные для представителей всего вида. Так, для мужчин по всему миру в среднем характерна более низкая относительная высота лба, что, по всей видимости, связано с более развитым

в продольном направлении лицевым отделом по сравнению с женщинами [Балуева, Веселовская, 1989; Farkas et al., 2005; Rostovtseva et al., 2020a]. Мужчинам также свойственна бóльшая относительная высота нижней части лица и нижней челюсти [Farkas et al., 2005; Fink et al., 2005; Liu et al., 2014; Tanikawa et al., 2016; Rostovtseva et al., 2020a], а также бóльшая относительная ширина носа (в области крыльев носа) [Farkas et al., 2005; Liu et al., 2014; Tanikawa et al., 2016; Whitehouse et al., 2015; Rostovtseva et al., 2020a]. Эти полоспецифические особенности считаются более или менее универсальными и выделяются для представителей популяций различного расового происхождения.

В то же время существуют и некоторые популяционные особенности полового диморфизма. Так, для представителей ряда европейских популяций, а также для афроамериканцев и, по крайней мере, для некоторых африканских групп мужчинам характерна относительно более широкая нижняя челюсть (*gonion-gonion*) по сравнению с женщинами [Farkas et al., 2005]. Это также было хорошо проиллюстрировано с помощью визуализаций маскулинной формы лица методом геометрической морфометрии в исследованиях, проводившихся на представителях вышеперечисленных популяций, которые показали, что мужчинам характерен более широкий, напоминающий форму квадрата контур нижней части лица по сравнению с женщинами [Butovskaya et al., 2018; Fink et al., 2005; Whitehouse et al., 2015]. В свою очередь, у представителей монголоидных популяций мужская форма нижней части лица (нижней челюсти) относительно более узкая по сравнению с женской и вытянута в высотном направлении, что характерно для японцев [Tanikawa et al., 2016], тайцев, вьетнамцев, сингапурских китайцев (индексы средних по: [Farkas et al., 2005]).

Поскольку для человека характерен довольно выраженный половой диморфизм по размеру тела (в среднем мужчины крупнее женщин), то некоторая доля половых различий в пропорциях тела (а значит и форме лица) может быть связана с явлением аллометрии [Kleisner et al., 2021; Mitteroecker

et al., 2013; Rosas, Bastir, 2002; Schaefer et al., 2004]. Аллометрия – это неравномерный рост частей единого биологического объекта. При неравномерном росте увеличение размера будет придавать объекту некоторые особенности формы. В данном случае речь идет только о том компоненте формы, который объясняется именно величиной объекта и имеет единый вектор развития при увеличении общих размеров тела. При этом вариация в форме, обусловленная влиянием других факторов (например, воздействием половых гормонов, не связанным с общими размерами тела), хоть и будет отражать некоторые ростовые процессы, однако не будет автоматическим следствием аллометрии. Аллометрия может быть связана с увеличением размера в процессе взросления организма (онтогенетическая аллометрия), либо с общими различиями в размере тела в пределах одной возрастной группы (статичная аллометрия) [Mitteroecker et al., 2013]. В настоящей работе рассматривается эффект именно статичной аллометрии.

Форма лица человека (а также ее половые различия) имеет особо тесную связь с системой тестостерона, чему на сегодняшний день существует масса прямых и косвенных подтверждений [Бутовская и др., 2014; Bardin, Catterall, 1981; Ferdenzi et al., 2011; Fink et al., 2005; Lefevre et al., 2013; Marečková et al., 2011; Meindl et al., 2012; Penton-Voak, Chen, 2004; Schaefer et al., 2005; Verdonck et al., 1999; Weinberg et al., 2014; Whitehouse et al., 2015]. Маскулинизацию организма и формы лица можно проследить не только на уровне половых различий, но и в рамках каждого отдельного пола, что проявляется в степени выраженности маскулинных черт. При этом, признаки формы лица, в целом более характерные для мужчин, оказываются (по крайней мере, частично) сильнее выражены у индивидуумов с более высокими уровнями как пренатальных гормонов, так и гормонов, циркулирующих в организме во взрослом возрасте.

Ряд работ [Fink et al., 2005; Meindl et al., 2012; Schaefer et al., 2005; Weinberg et al. 2014], проведенных среди представителей европеоидных популяций, выявляет связь формы лица с маркером пренатальной

андрогенизации – пальцевым индексом 2D:4D (низкие значения этого индекса предположительно свидетельствуют о высокой степени воздействия тестостерона на развивающийся плод, а высокие, соответственно, о низкой пренатальной андрогенизации [см. обзор: Бутовская, Буркова, 2020]).

Как уже отмечалось выше, одним из признаков, активно исследуемых в контексте полового диморфизма формы лица человека, а также связи с половыми гормонами, является относительная ширина верхней части лица. Этот показатель описывает отношение ширины лица, как расстояния между наиболее выступающими латеральными точками скуловых дуг (скулового диаметра), к высоте верхней части лица, измеряемой от линии верхнего века (аппроксимация к *nasion*) [Stirrat, Perret, 2010] или нижнего края бровей (аппроксимация к *glabella*) [Hodges-Simeon et al., 2021] до линии внешнего контура верхней губы [Stirrat, Perret, 2010], либо смычки губ [Robertson, Kingsley, 2018] по центральной вертикальной оси лица (аппроксимации к *stomion*). В западной литературе этот показатель известен как соотношение ширины к высоте лица, который, как правило, измеряется на фронтальных фотографиях лица, либо на трехмерных сканах лица живых людей (*facial width-to-height ratio*; fWHR) [Hodges-Simeon et al., 2021; Lefevre et al., 2013; Stirrat, Perret, 2010; Tanikawa et al., 2016; Wen, Zheng, 2020]. Хотя степень половых различий в значениях этого признака остается на сегодняшний день спорной и часть исследований не подтверждают наличия значимых различий [Geniole, McCormick, 2015; Kramer et al., 2012; Lefevre et al., 2012; Robertson, Kingsley, 2018; Robertson et al., 2017; Wen, Zheng, 2020], другие работы показывают, что мужчины имеют достоверно более высокие значения относительной верхней ширины лица, чем женщины, что обнаруживается в популяциях как европеоидного, так и негроидного, и монголоидного (корейцы, японцы) происхождения [Hodges-Simeon et al., 2021; Huh, 2013; Tanikawa et al., 2016; метаанализ на 32 популяциях разного расового происхождения: Geniole et al., 2015]. Некоторые авторы даже утверждают, что этот признак, будучи полоспецифическим, играл особую роль в процессе

полового отбора у представителей всего рода *Homo* [Weston et al., 2007], и даже шире – у высших приматов в целом [Weston et al., 2004]. Ни в одной из известных работ не описана популяция, в которой соотношение ширины к верхней высоте лица было бы достоверно выше у женщин, чем у мужчин. Также существуют работы, в которых была выявлена положительная связь этого признака с тестостероном [Lefevre et al., 2013] (хотя в других работах [Bird et al., 2016; Hodges-Simeon et al., 2016] такой связи обнаружено не было). Помимо исследования самих половых различий по соотношению ширины к верхней высоте лица существует множество работ по восприятию мужских лиц с высокими/низкими значениями данного показателя по критерию агрессивности и доминантности, а также связи этого признака с непосредственно агрессивным поведением. Исследования показывают, что мужчины-европейцы, чьи лица характеризуются меньшей относительной шириной верхней части лица, чаще оцениваются представителями собственной популяции как вызывающие доверие, надежные и привлекательные для кооперации [Kleisner et al., 2013; Stirrat, Perrett, 2010]. В то же время высокие значения этого указателя воспринимаются как сигнал агрессивности у представителей как европеоидных, так и монголоидных (корейцы, китайцы) популяций, и по результатам экспериментов мужчины с относительно более широкими (в верхней части) лицами действительно являются более доминантными и агрессивными [Carré, McCormick, 2008; Geniole, McCormick, 2015; Geniole et al., 2012, 2015; Wen, Zheng, 2020]. Среди, по крайней мере некоторых, африканских обществ большие широтные показатели лица также ассоциированы с большей физической силой [Butovskaya et al., 2018].

Популяция бурят ранее уже исследовалась по набору антропометрических признаков лица другими авторами [Балуева, Веселовская, 1989]. Тем не менее, анализ полной формы лица бурят, что позволяет сделать метод геометрической морфометрии, никогда ранее не проводился. Также как никогда ранее не проводилось и исследование

полового диморфизма по относительной ширине верхней части лица бурят и связи пальцевого индекса с полоспецифическими особенностями формы лица в этой популяции.

Цель и задачи исследования

Целью настоящей работы являлось комплексное исследование полового диморфизма формы лица современных представителей одной из популяций Восточной Сибири – бурят. В цель исследования также входило определение характера связи между выраженностью полоспецифических особенностей лица бурят и индивидуальными значениями пальцевых индексов (как маркера степени пренатальной андрогенизации), а также оценка вклада и направления эффекта аллометрии, при его наличии.

Задачи исследования:

1. Оценка половых различий в форме лица бурят с применением современных методов анализа, позволяющих рассмотреть наиболее полный набор параметров формы лица, описать их вариацию и оценить значимость наблюдаемых различий;
2. Количественная оценка вклада аллометрии (общего размера лица) в объяснение вариации формы лица бурят, а также оценка направления эффекта аллометрии;
3. Выявление связи между формой лица бурят и высокими и низкими значениями пальцевых индексов; сравнение особенностей формы лица, связанных с пальцевым индексом бурят, с таковыми у представителей европеоидных популяций, описанных в литературе.

Объект и предмет исследования

Объектом исследования выступали материалы, собранные автором в экспедиции в Бурятию в 2017 г., среди которых: антропологические фотографии лица молодых современных бурят обоих полов, проживающих в г. Улан-Удэ, а также измеренные значения пальцевых индексов 2D:4D.

Предметом исследования являлся половой диморфизм формы лица современных молодых бурят и связь полоспецифических особенностей их формы лица с маркером пренатальной андрогенизации (2D:4D) и общим размером лица (мера ростовых процессов).

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость

Научная новизна настоящей работы определяется несколькими аспектами:

1. Впервые проводится анализ половых различий полной формы лица современных бурят методом геометрической морфометрии с последующим статистическим анализом;

2. Впервые продемонстрированы статистически значимые половые различия по относительной ширине верхней части лица (fWHR) в направлении более низких значений у мужчин, чем у женщин на примере бурятской выборки;

3. Впервые проведен анализ связи морфологии лица со значениями 2D:4D в популяции с инверсным половым диморфизмом по признаку относительной верхней ширины лица.

Теоретическая значимость настоящей работы заключается в том, что это исследование является первым полноценным эмпирическим исследованием, показавшим, что относительная верхняя ширина лица не демонстрирует однонаправленного полового диморфизма у *Homo sapiens*, что указывает на важную роль генетических и экологических факторов в формировании полоспецифических особенностей морфологии лица человека. Результаты работы показывают, что полоспецифический морфогенез может быть разнонаправленным в разных популяциях, и что его универсальные механизмы еще предстоит выявить в будущем. Помимо этого, результаты работы ставят вопрос о причинах наблюдаемых у бурят морфологических отличий от других ранее исследованных монголоидных популяций (Корея, Япония), а также указывают на необходимость проведения аналогичных

исследований в других группах с территории Восточной Сибири и Дальнего Востока России.

Практическая значимость работы в первую очередь определяется тем, что результаты подтвердили ожидаемую связь пальцевого индекса 2D:4D с полоспецифическими особенностями лица человека даже в популяции с частично отличающимся направлением полового диморфизма. Этот результат свидетельствует в поддержку обоснованности использования индекса 2D:4D в качестве предиктора степени пренатальной андрогенизации для мужчин, что в будущем может найти прикладное применение в дополнении прогностических моделей, в т.ч. в медицине.

Методология исследования

Сбор данных (антропологическая фотография; прямые измерения длин второго и четвертого пальцев рук) проводилась автором в экспедиции в Бурятию (г. Улан-Удэ) в 2017 г. Участниками исследования были 187 молодых бурят (98 мужчин, 89 женщин) в возрасте от 17 до 25 лет (20 ± 2 года). В выборку были включены только те участники исследования, кто заявлял, что оба его/ее родителя были бурятами ($N=187$), метисы не были включены в анализ. В части работы, посвященной исследованию связи морфологии лица с пальцевым индексом, для анализа были выбраны только праворукие индивидуумы [Rostovtseva et al., 2020b].

Особенности формы лица в настоящей работе оценивались с помощью антропологической фотографии (в фронтальной перспективе) с последующим анализом методом геометрической морфометрии [Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2012; Windhager, et al., 2011], а также с помощью адаптации техник классической морфометрии – анализа дискретных лицевых признаков (относительных размеров и лицевых индексов) [Алексеев, Дебец, 1964; Балужева, Веселовская, 1989; Бунак, 1941; Дебец, 1951; Дубов, 1992; Дубова, 2003; Rostovtseva et al., 2020a; Stirrat, Perret, 2010; Tanikawa et al., 2016], которые рассчитывались по координатам морфометрических точек, после

проведения суперимпозиции. Комбинирование методов геометрической и классической морфометрии было продиктовано тем, что оба эти подхода имеют свои преимущества и недостатки, но при совместном применении дополняют друг друга, что позволяет получить максимально полную информацию об особенностях формы объекта. Классический метод исследования морфологии лица с помощью набора дискретных линейных признаков не позволяет рассматривать те части лица, которые выходят за рамки набора этих признаков, т.е. он оставляет большое количество «белых пятен» при исследовании полной формы объекта. Поэтому классический метод намного хуже справляется с описанием вариации в общей форме, определяющейся теми или иными независимыми факторами (такими как пол, возраст, размер и т.д.). В свою очередь, метод геометрической морфометрии не позволяет количественно оценить *локальные* различия в форме, т.е. определить в каких частях объекта форма наиболее вариабельна, а также дать оценку статистической значимости таких локальных различий. С этой задачей как раз лучше справляется классический метод дискретных признаков.

Геометрическая морфометрия в настоящей работе проводилась на основе 71 точки, включающих 39 классических антропологических точек, и 32 полу-точки по внешнему контуру лица, а также контурам некоторых его частей. Этот метод использовался не только для анализа, но и для визуализации полученных различий в морфологии лица. Для оценки эффектов аллометрии использовался центроидный размер лица [Zelditch et al., 2012; Mitteroecker et al., 2013]. В анализе дискретных признаков были использованы 67 уникальных относительных размеров и лицевых индексов. Статистическая обработка проводилась методом многомерного дисперсионного анализа лицевых параметров полной формы лица и половой принадлежности, а также центроидного размера лица в программной среде R [R Core Team, 2020]. В этих целях использовались базовые функции языка, а также функции Ж. Клода [Claude, 2008] и ряда пакетов для R [Dryden, 2019; Oksanen et al., 2020; Venables, Ripley, 2002]. Статистическая значимость определялась с помощью

перестановочного теста [Good, 2000]. В случае с лицевыми индексами анализ проводился с помощью регуляризованной ридж-регрессии с десятикратной кросс-валидацией в программе SPSS (IBM Corp. Released 2015) [Rostovtseva et al., 2020a].

Индивидуальный уровень пренатальной андрогенизации определялся с помощью косвенного метода – оценки значений пальцевого индекса, как соотношения длин второго и четвертого пальцев рук (2D:4D) [Manning et al., 1998]. Длина пальцев измерялась с помощью электронного штангенциркуля с разрешающей способностью 0,01 мм [Бутовская и др., 2014, 2017; Butovskaya et al., 2013, 2015, 2019, 2021; Ростовцева, Бутовская, 2017, 2018; Ростовцева и др., 2019; Rostovtseva et al., 2019, 2020b; Butovskaya, Rostovtseva et al., 2020]. Анализ ассоциации особенностей лица с индивидуальными значениями пальцевых индексов был осуществлен с помощью регрессии параметров полной формы лица на значения пальцевых индексов в программе tpsRegr 1.45 [Rohlf, 2015] с использованием перестановочного теста [Rostovtseva et al., 2020b]. Визуализация морфов производилась в программе tpsSuper 2.04 [Rohlf, 2015; Windhager et al., 2011; Rostovtseva et al., 2020a, 2020b] путем развертки индивидуальных фотографий на искомые конфигурации формы лица. Помимо этого, также был проведен регрессионный анализ (регуляризованная ридж-регрессия с десятикратной кросс-валидацией) связи пальцевых индексов с дискретными признаками лица. В работе основные выводы сделаны на основе только статистически значимых связей.

Положения, выносимые на защиту

1. Пол объясняет 20% вариации в форме лица современных молодых бурят, при этом направление полового диморфизма соответствует описанному для других монголоидных популяций, за исключением направления половой изменчивости по значениям относительной ширины верхней части лица (fWHR). Для бурят характерны половые различия в направлении достоверно более низких значений отношения

ширины к верхней высоте лица для мужчин по сравнению с женщинами, что выделяет эту популяцию на фоне других исследованных на сегодняшний день групп;

2. Эффект аллометрии (общего размера) объясняет 1,4% вариации в форме лица современных молодых бурят. При этом общий размер лица не оказывает достоверного влияния на формирование более низких значений относительной ширины верхней части лица (fWHR), более того эффекты пола и размера лица на значения относительной верхней ширины лица направлены в противоположные стороны;
3. Пальцевой индекс 2D:4D объясняет 3% вариации в форме лица современных бурятских мужчин, в то время как для женщин значимой связи не обнаружено. У бурятских мужчин более низкие значения 2D:4D (более высокий уровень пренатальной андрогенизации) связаны с выраженностью полоспецифических черт лица, в целом характерных для бурятских мужчин. Это соответствует отчасти обратному направлению связи формы лица и 2D:4D, описанному для представителей европеоидных популяций.

Степень достоверности и апробация результатов

Все выводы настоящей работы являются результатом статистического анализа с приведением уровня статистической значимости. Обоснованность использованных методов подтверждается публикацией материалов и результатов исследования в профильных рецензируемых международных журналах.

Материалы работы прошли апробацию на заседаниях Центра кросс-культурной психологии и этологии человека Института этнологии и антропологии РАН (2021) и научно-методического совета НИИ и Музея антропологии МГУ (2021), а также на российских и международных конференциях:

1. **Ростовцева В. В.**, Бутовская М. Л., Мезенцева А. А., Дашиева Н. Б. Комплексное исследование кооперативного поведения бурят: роль половых, физиологических и средовых факторов // Байкальские встречи – XI: природа, человек и культура в XXI веке: вызовы и ответы: материалы международной научно-практической конференции, 10-11 декабря 2020 г., Республика Бурятия, г. Улан-Удэ. – Улан-Удэ: Издательско-полиграфический комплекс ФГБОУ ВО ВСГИК, 2020. С. 13 – 27. (Пленарный устный доклад).
2. Mezentseva A., Windhager S., **Rostovtseva V.**, Butovskaya M. Cooperative face: experimental study on facial morphology and pro-sociality in Buryats // Book of abstracts: International Society for Human Ethology Summer Institute. Zadar. 2019. P. 110. (Международная научная конференция Международного общества этологии человека, г. Задар, Хорватия, 21-24 августа 2019 г.; устный доклад в рамках симпозиума);
3. Мезенцева А. А., Виндхагер С., **Ростовцева В. В.**, Бутовская М. Л. Морфология лица и просоциальное поведение: экспериментальное исследование среди бурят // Материалы конференции: VIII Алексеевские чтения, 26-28 августа 2019 г., г. Москва. – М.: НИИ и Музей антропологии МГУ, 2019. С. 75-76. (Конференция с международным участием, устный секционный доклад);
4. **Rostovtseva V. V.**, Butovskaya M. L. The impact of prenatal androgenization on cooperative behavior in young men // Journal of Institute of Anthropology MSU. 2018. Issue. 4. P. 51-52. (Российско-японский научный симпозиум «Физиологическая антропология и экология человека (аспекты изучения современного и древнего населения)», посвященный юбилею академика РАН Т.И. Алексеевой. г. Москва, 5-7 декабря, 2018; устный секционный доклад).

Основные положения диссертации изложены в 9 публикациях, 9 из которых индексируются в международных базах RSCI, Scopus и Web of

Science; 5 работ были опубликованы в международных изданиях на английском языке. Общий объём опубликованных работ – 122 страницы, на долю автора приходится 35 страниц.

1. Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., **Rostovtseva V.**, Karelin D., Mkrtchyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) DOI: 10.1038/s41598-021-87394-6 (доля автора: 0,11).
2. **Rostovtseva V. V.**, Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // *American Journal of Human Biology*. 2020. Vol. 33. № 2. P. e23458. (WoS CC JIF 2019: 1,558; Scopus CiteScore 2019: 2,6; SJR 2019: 0,57) DOI: 10.1002/ajhb.23458 (доля автора: 0,25).
3. **Rostovtseva V. V.**, Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) DOI: 10.1016/j.earlhumdev.2020.105138 (доля автора: 0,25).
4. Butovskaya M., **Rostovtseva V.**, Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., Sukhodolskaya E., Vasiliev V., Mesa T., Rosa A., Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №1. P. 1-15. (WoS CC JIF 2019: 1,730; Scopus CiteScore 2019: 3,8; SJR 2019: 0,72) DOI: 10.1186/s40101-020-00232-y (доля автора: 0,09).
5. **Rostovtseva V.**, Butovskaya M., Mkrtchjan R. 2D:4D, Big fives and aggression in young men of Caucasian, Ural and Asian origin // *Social Evolution and History*. 2019. Vol. 18. №. 1. P. 110-126. (RSCI, RINC IF 2019: 0,108; ESCI; Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,15) DOI: 10.30884/seh/2019.01.06 (доля автора: 0,33).

6. **Ростовцева В. В.**, Мезенцева А. А., Бутовская М. Л. Кооперативное поведение и агрессия среди молодых мужчин: эффекты пренатальной андрогенизации и социальной среды // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2019. № 3. С. 42-54. (RSCI, RINC IF 2018: 0,561) DOI: 10.32521/2074-8132.2019.3.042-054 (доля автора 0,33).
7. **Ростовцева В. В.**, Бутовская М. Л. Социальное доминирование, агрессия и пальцевой индекс (2D: 4D) в кооперативном поведении молодых мужчин // Вопросы психологии. 2018. № 4. С. 65-80. (Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,17; RSCI, RINC IF 2019: 1,287) (доля автора 0,5).
8. **Ростовцева В. В.**, Бутовская М. Л. Биосоциальные механизмы кооперативного поведения у мужчин (на примере русских и бурят) // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2017. № 4. С. 107-118. (RSCI, RINC IF 2018: 0,561) (доля автора 0,5).
9. Бутовская М. Л., Веселовская Е. В., Левина К. В., **Ростовцева В. В.** Механизмы репродуктивного поведения человека: визуальные маркеры мужской привлекательности, их связь с ольфакторными маркерами, сексуальным опытом и фазой месячного цикла у женщин-экспертов // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77 № 1. С. 63-77. (WoS CC JIF 2019: 0,413; Scopus CiteScore 2019: 0,6; SJR 2019: 0,23; RSCI, RINC IF 2019: 1,848) (доля автора 0,25).

Объем и структура работы

Диссертация изложена на 136 страницах, включает 26 рисунков и 10 таблиц. Работа состоит из введения, пяти глав основной части работы (обзор литературы, обоснование методологических аспектов исследования, описание материалов и методов, результаты, обсуждение), а также заключения, включающего выводы и перспективы дальнейшей разработки темы. В конце работы представлен список цитируемой литературы. Список литературы включает 280 источников, в том числе 70 отечественных и 210 зарубежных.

ГЛАВА 1

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Половой диморфизм различных систем организма в той или иной степени присущ всем видам животных с половым размножением [Fraye, Wolpoff, 1985; Mori et al., 2017]. В самом широком смысле внутривидовой половой диморфизм является следствием реализации разных половых стратегий размножения, а, соответственно, и поведения, которые представители того или иного вида развили в процессе адаптации к условиям своей экологической ниши [Бутовская, 2004; Дерягина, Бутовская, 2004; Dixon, 2009; De Lisle, 2019]. Внутривидовые половые стратегии не просто различаются, но являются и комплементарными друг другу, т.к. их реализация и закрепление в ходе эволюции тесно связаны с процессом кооперации между полами для оптимизации общевидовой приспособленности [Fritzsche, Arnqvist, 2013; Jaeggi et al., 2017].

Половой диморфизм у *Homo sapiens* выражен значительно слабее, чем у наших предков из линии *Homo*, а тем более, чем у полигамных представителей современных приматов Старого Света [Дерягина, Бутовская, 2004; Frayer, Wolpoff, 1985; Martin et al., 1994; Dixon, 2009]. В то же время, для человека характерны более явные половые различия, чем моногамным представителям отряда приматов [Smuts et al., 1987; Davies, Oates, 1994; Jablonski, 1998; Kappeler, 2000; Campbell et al., 2007]. Это обстоятельство, наряду с множеством других указующих, позволяет полагать, что предковой формой системы репродуктивных связей для *Homo sapiens* являлась либо полигиния [Тих, 1970; Dixon, 2009], либо, что более вероятно, многосамцовая/многосамковая система [Бунак, 1980; Файнберг, 1980; Бутовская, 1987; Бутовская, Файнберг, 1993; Carnahan, Jensen-Seaman, 2008; Dixon, 2009]. Половые различия затрагивают большую часть фенотипических признаков организма человека: физиологические процессы (гормональную систему и метаболизм; темпы полового созревания и продолжительность

жизни; функции иммунной системы) [Бужилова, 2005; Козлов, Козлова, 2014; Щуплова, Бец, 2016; Бец, 2000; Хрисанфова, 1990; Хрисанфова, Перевозчиков, 2005; Basu et al., 2017; Dixon, 2009; Goossens et al., 2020; Klein, Flanagan, 2016; Lopes-Ramos et al., 2020; Oyola, Handa, 2017; Sorokowski et al., 2019; Whitacre, 2001; Zore et al., 2018], ряд анатомических характеристик (размеры сердца, число эритроцитов и концентрацию гемоглобина; размеры легких; анатомию гортани) [Хрисанфова, Перевозчиков, 2005; Dixon, 2009], нейроанатомию [Cheng et al., 2009; Cosgrove et al., 2007; Ingahalikar et al., 2014; Ruigrok et al., 2014; Sacher et al., 2013], а также морфологию (общие размеры тела; костную морфологию; компонентный состав тела (развитие мускулатуры, депонирование жировой ткани); оттенки кожи (концентрации меланина), развитие третичного волосяного покрова) [Бец и др., 2013; Бужилова, 2005; Хрисанфова, Перевозчиков, 2005; Butovskaya et al., 2017, 2018; Frayer, Wolpoff, 1985; Dixon, 2009; Wells, 2007] и др.

Многими учеными считается, что, изначально, большинство магистральных половых различий человека развивались в ходе эволюции в качестве адаптации мужчин к задачам охоты, защиты группы (и экспансии), манипулирования всевозможными тяжелыми объектами, в то время как женщины эволюционировали в соответствии с физиологическими требованиями вынашивания плода и лактации (для максимизации жизнеспособности потомства) [Бутовская, 2004; Bird, 1999; Bowles, 2009; Butovskaya et al., 2017; Frayer, Wolpoff, 1985; Harrison et al., 1988; McDonald, 2012; Micheletti et al., 2018; Murdock, Provost, 1973; Pond, 1998; van Vugt, 2009]. При этом на более поздних стадиях человеческой истории локальные особенности полового диморфизма, по всей видимости, формировались уже при взаимовлиянии специфических культурных, хозяйственных и средовых факторов [Аксянова, 2011; Аксянова, Евтеев, 2009; Алексеева, 1977, 1986; Бец, 2002, 2013; Боруцкая и др., 2020; Бужилова, 2005; Година, 2002; Дронова, Бутовская, 2020; Frayer, Wolpoff, 1985; Kleisner et al., 2019, 2021; Rostovtseva et al., 2020c; Sorokowski et al., 2015]. Наряду с этим, важнейшей движущей

силой формирования и эволюции половых различий является половой отбор [Бутовская, 2004; Clarkson et al., 2020; Darwin, 1871; Jones et al., 1995; Nojo, Ihara, 2019; Perrett et al., 1998; Walter et al., 2020; Weston et al., 2007], который также зависит от экологической и культурной специфики. Половой отбор формирует определенную направленность селективного давления на распространение тех или иных полоспецифических признаков в популяции. В зависимости от конкретных условий, это может приводить как к сглаживанию половых различий, так и к формированию ярко выраженного полового диморфизма. Последние сравнительные данные по эволюции полового диморфизма в отряде приматов обращают внимание на необходимость рассматривать половой отбор в неразрывной связке с естественным отбором [Cassini, 2020].

Формирование морфологических различий в форме лица между мужчинами и женщинами объясняется набором эволюционных, физиологических и культурных причин. К первым можно отнести наследие особенностей полового диморфизма, характерного для предковых форм человека [Бужилова, 2005; Бунак, 1960, 1980; Frayer, Wolpoff, 1985; Dixon, 2009], а также адаптаций, связанных с половыми различиями общих размеров тела (следствие сопутствующих особенностей в энергетическом обмене организма, а также аллометрические эффекты) [Holton et al., 2014; Lockwood, 1999; Mitteroecker et al., 2013; O'Higgins et al., 1990; Rosas, Bastir, 2002; Weston et al., 2004, 2007]. Важную роль в формировании половых различий морфологических признаков лица человека также играет половой отбор [Clarkson et al., 2020; Jones et al., 1995; Perrett et al., 1998].

Одним из ведущих физиологических механизмов, задействованных в формировании полоспецифических конституциональных особенностей, как на общевиديوом, так и на индивидуальном уровне, выступает система половых гормонов, в частности тестостерона [Бец, 2000, Хрисанфова, 1990; Bakholdina et al., 2018; Bardin, Catterall, 1981; Fink et al., 2003].

Тестостерон является одним из наиболее важных половых гормонов, регулирующих мужскую репродуктивную функцию человека. Основное количество этого гормона продуцируется в мужском организме, клетками Лейдига в семенниках [Luetjens, Weinbauer, 2012; Zirkin, Papadopoulos, 2018]. Небольшие количества тестостерона также секретируются женскими яичниками [Vamberger et al., 1999] и корой надпочечников, что отражается в присутствии этого гормона также и в женском организме, хотя и в значительно более низких концентрациях. Тестостерон играет ключевую роль в маскулинизации мужского организма, начиная с ранних стадий внутриутробного развития. У человека мужские половые железы начинают формироваться уже на шестой неделе пренатального развития, и примерно с восьмой недели клетки Лейдига начинают производить тестостерон [Lee, Burger, 1983, O'shaughnessy et al., 2006; Pelliniemi, Niemi, 1969]. Первый пик активности этих клеток приходится как раз на ранний (пренатальный) период (с восьмой по 24 недели). На этой стадии происходит производство наибольшего количества тестостерона за все время внутриутробного развития мужского организма, после чего первая популяция клеток Лейдига постепенно деградирует [Codesal et al., 1990; Pelliniemi, Niemi, 1969; Zirkin, Papadopoulos, 2018]. Маскулинизация мужского организма на ранних этапах онтогенеза представляет собой обширный процесс, затрагивающий большинство органов и тканей, в том числе мозг, что впоследствии приводит к формированию половых различий в физиологии, морфологии и поведении. В перинатальный период, и при рождении уровень тестостерона в мужском организме остается сниженным по сравнению с ранней стадией внутриутробного развития. После рождения процесс маскулинизации, конечно, не заканчивается. Производство тестостерона в мужском организме характеризуется двумя основными пиками в течение жизни. После значительной деградации эмбриональной популяции клеток Лейдига, новое их поколение начинает свою активную работу к периоду полового созревания [Dong et al., 2007; Wu et al., 2007]. Интересно отметить, что, по крайней мере у мышей и крыс, даже в период полового

созревания и в более зрелые годы, в среднем, интенсивность производства тестостерона едва ли достигает пренатального уровня [Zirkin, Papadopoulos, 2018]. У человека также существует еще один всплеск производства тестостерона в мужском организме, который приходится на первый год жизни – это явление даже называют «младенческим пубертатом» [Forest et al., 1974; Svechnikov et al., 2010]. Однако концентрация тестостерона в этот период, хоть и превышает таковую при рождении, а также в более поздние детские годы, но не достигает уровней, характерных для пиковых (пренатального и пубертатного) периодов.

В соответствии с разработанной еще в 1959 году [Phoenix et al., 1959] организационно-активационной концепцией, в течение онтогенеза млекопитающих, в том числе человека, тестостерон выполняет две различные функции по формированию и поддержанию полоспецифической морфологии и поведения: (1) он вызывает структурную половую дифференциацию тканей в период раннего внутриутробного развития; (2) оказывает активационное воздействие на уже сформировавшиеся органы и ткани в более взрослом возрасте [Arnold, 2009; Phoenix et al., 1959; Thornton et al., 2009]. Эта концепция многократно тестировалась и дорабатывалась в более поздних эмпирических исследованиях [Bancroft, 2012; Beking et al., 2018; Celec et al., 2015; Hines, 2011] и на сегодняшний день является общепринятой.

В свете исследования индивидуальных особенностей полоспецифической морфологии взрослых людей интерес представляют как уровни гормонов, циркулирующих во взрослом возрасте, так и пренатальный уровень андрогенизации. Оценка уровня пренатальных половых гормонов на сегодняшний день возможна косвенными методами (см. Главу 2), что значительно расширяет возможности исследований. В настоящей работе внимание будет уделено именно пренатальному компоненту воздействия андрогенов на формирование полоспецифических особенностей формы лица взрослого человека.

ГЛАВА 2

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОСВЕННОЙ ОЦЕНКИ УРОВНЯ ПРЕНАТАЛЬНОЙ АНДРОГЕНИЗАЦИИ С ПОМОЩЬЮ ПАЛЬЦЕВОГО ИНДЕКСА

2.1. Обзор исследований²

Оценка степени воздействия пренатальных гормонов на организм человека представляет большой интерес как с точки зрения прикладных (в т.ч.

² При подготовке данной главы диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrtychyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) (доля автора: 0,11).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) (доля автора: 0,25).

Butovskaya M., Rostovtseva V., Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., Sukhodolskaya E., Vasiliev V., Mesa T., Rosa A., Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №1. P. 1-15. (WoS CC JIF 2019: 1,730; Scopus CiteScore 2019: 3,8; SJR 2019: 0,72) (доля автора: 0,09).

Rostovtseva V., Butovskaya M., Mkrtychyan R. 2D:4D, Big fives and aggression in young men of Caucasian, Ural and Asian origin // *Social Evolution and History*. 2019. Vol. 18. №. 1. P. 110-126. (RSCI, RINC IF 2019: 0,108; ESCI; Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,15) (доля автора: 0,33).

Ростовцева В. В., Мезенцева А. А., Бутовская М. Л. Кооперативное поведение и агрессия среди молодых мужчин: эффекты пренатальной андрогенизации и социальной среды // *Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология*. 2019. № 3. С. 42-54. (RSCI, RINC IF 2018: 0,561) (доля автора 0,33).

Ростовцева В. В., Бутовская М. Л. Социальное доминирование, агрессия и пальцевой индекс (2D: 4D) в кооперативном поведении молодых мужчин // *Вопросы психологии*. 2018. № 4. С. 65-80. (Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,17; RSCI, RINC IF 2019: 1,287) (доля автора 0,5).

Ростовцева В. В., Бутовская М. Л. Биосоциальные механизмы кооперативного поведения у мужчин (на примере русских и бурят) // *Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология*. 2017. № 4. С. 107-118. (RSCI, RINC IF 2018: 0,561) (доля автора 0,5).

медицинских) задач, так и для фундаментальной науки. Однако по понятным причинам прямое измерение этого фактора у человека очень сильно затруднено. Некоторые техники прямой оценки уровня внутриутробных гормонов все же существуют, и среди них можно отметить измерение концентраций гормонов в материнской амниотической жидкости во время беременности [Baron-Cohen et al., 2006; Auyeung et al., 2009; Ventura et al., 2013], а также в сыворотке пуповинной крови после рождения младенца [van de Beek et al., 2004, Whitehouse et al., 2015]. Однако при исследовании взрослых людей информация об их эмбриональном биохимическом статусе уже попросту недоступна. Именно поэтому поиск косвенных маркеров, которые позволили бы произвести оценку воздействия пренатальных гормонов на организм, остается основной возможностью заглянуть в среду внутриутробного развития, имевшего место в прошлом. Это возможно также реализовать с помощью лонгитюдных исследований (например: [Whitehouse et al., 2015]), но подобного рода исследования встречаются исключительно редко.

На сегодняшний день существует, по крайней мере, два основных подхода к косвенному исследованию уровня пренатальной андрогенизации. Один из методов основан на сравнении различных параметров однополых и разнополых близнецов женского пола. При этом полагается, что соседство с братом-близнецом в утробе матери должно повышать воздействие андрогенов на сестру-близнеца, что позволяет отслеживать определенные эффекты андрогенизации в сравнении с однополыми близняшками женского пола [Tarr et al., 2011; Bütikofer et al., 2019].

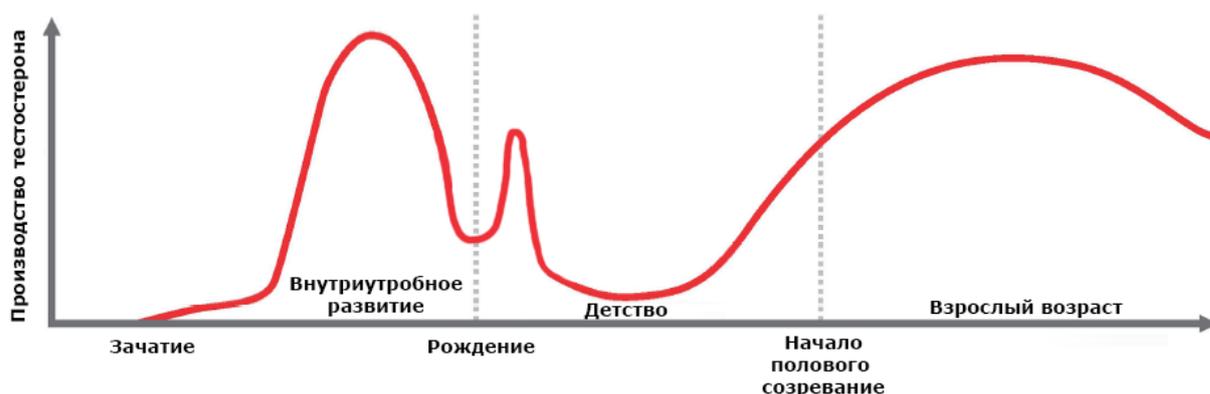
Альтернативным и наиболее популярным методом является оценка с помощью пальцевого индекса – соотношения длин второго и четвертого пальцев рук (2D:4D), который рассматривается как морфологический предиктор пренатальной андрогенизации [Бутовская, Буркова, 2020; Berenbaum et al., 2009; Gooding, Chambers, 2018; Halil et al., 2013; Hönekopp et al., 2007; McIntyre, 2006; Malas et al., 2006; Manning et al., 1998; Rostovtseva et

al., 2020b]. Здесь стоит отметить, что весьма перспективным является еще один схожий метод [Калихман и др., 2017; Kalichman et al., 2013, 2014], который основан на оценке длин как кистевых фаланг, так и пястных костей, визуализируемых с помощью рентгеновских снимков. Этот метод не противоречит классическому методу измерения длин пальцев, т.к. длина кистевых фаланг сильно скоррелирована с длиной подлежащих пястных костей, которые в свою очередь также демонстрируют значимый половой диморфизм, направленный в ту же сторону [Калихман и др., 2017; Robertson et al., 2008].

В пользу принятия пальцевого индекса (2D:4D) в качестве предиктора уровня пренатальных половых гормонов свидетельствует множество эмпирических данных. У человека пальцевой индекс имеет выраженный половой диморфизм: в подавляющем большинстве изученных популяций его значения ниже у мужчин, чем у женщин [Manning et al., 2000; Hönekopp, Watson, 2010; Butovskaya et al., 2015; Бутовская, Мкртчян, 2016; Калихман и др., 2017]. Половой диморфизм пальцевых индексов также обнаруживается у большинства видов позвоночных, начиная с амфибий [Хайруллин и др., 2013; Lombardo et al., 2008; Dorenzo, Stynoski, 2012], что позволяет проводить экспериментальные исследования на модельных объектах. Так, один из конкретных физиологических механизмов, влияющих на формирование разницы в длинах второго и четвертого пальцев под действием пренатальных половых гормонов (тестостерона/эстрогенов), был открыт в экспериментальном исследовании на мышах [Zheng, Cohn, 2011]. У человека половой диморфизм 2D:4D прослеживается уже на девятой неделе внутриутробного развития, что было показано в исследованиях на абортированных и мертворожденных плодах [Malas et al., 2006; Galis et al., 2009]. При чем интересно отметить, что значения пальцевых индексов в период раннего внутриутробного развития у плодов как женского, так и мужского пола оказываются значительно ниже, чем детские и взрослые значения, известные для представителей обоих полов [Galis et al., 2009]. Это

позволяет говорить о том, что пальцевой индекс увеличивается после рождения как у мужчин, так и у женщин (второй палец растет быстрее, чем четвертый, при чем, вероятно, у женщин еще быстрее, чем у мужчин) [Бутовская, Буркова, 2020]. Это может быть связано с известным снижением продукции тестостерона на более поздних стадиях внутриутробного развития, а также в детстве, когда производство этого гормона достигает своего минимума (Рис. 1). Снижение продукции тестостерона сдвигает его баланс с

Рисунок 1. Схема интенсивности производства тестостерона в течение мужского онтогенеза



Примечание: Временные интервалы по оси X неравномерно распределены – для удобства визуального восприятия. Рисунок выполнен на основе литературных источников [Forest et al., 1974; Svechnikov et al., 2010; Zirkin, Papadopoulos, 2018].

эстрогенами в организме, что, вероятно, приводит к тому, что в этот период четвертый палец растет в замедленном темпе [Zheng, Cohn, 2011], что в свою очередь сказывается на увеличении значений 2D:4D.

Согласно результатам исследования на мышах [Zheng, Cohn, 2011], активация андрогеновых рецепторов приводит к ускорению темпов роста четвертого пальца, и, соответственно, снижению значений пальцевых

индексов. Экспрессия андрогеновых рецепторов непосредственно на клетках развивающейся костной ткани человека была уже давно описана *in situ* [Abu et al., 1997]. Поскольку максимальная чувствительность к тестостерону также уже была выявлена для рецепторов, кодируемых геном с минимальным числом CAG повторов [La Spada et al., 1991], за малым оставалось подтвердить наличие положительной связи между полиморфизмом этого гена по числу CAG триплетов и значениями пальцевых индексов. К сожалению, результаты многочисленных исследований не продемонстрировали согласованности по данному вопросу [Manning et al., 2003; Knickmeyer et al., 2011; Butovskaya et al., 2012; Hampson, Sankar, 2012; Honekopp, 2013; Zhang et al., 2013; Voracek, 2014; Warrington et al., 2018; см. также обзор: Бутовская, Буркова, 2020], что может свидетельствовать о более сложной природе связей между морфогенезом и рассмотренным генетическим фактором.

Поиски генетических коррелятов для значений пальцевых индексов человека ведутся также и в отношении регуляторных систем, функционирующих на стыке с производством пренатальных андрогенов/эстрогенов. Среди таких систем, для которых была выявлена значимая связь с пальцевым индексом, можно отметить систему регуляции сроков развития (генетические факторы, определяющие рост и возраст наступления менархе) [Medland et al., 2010], а также системы развития половых желез и конечностей, имеющие общую генетическую базу, также демонстрирующую связь с 2D:4D [Lawrance-Owen et al., 2013]. Помимо этого модулирующий эффект значений пальцевых индексов был выявлен и в отношении генетической регуляции работы окситоцинергической системы человека [Butovskaya, Rostovtseva et al., 2020].

Одним из косвенных доводов в пользу связи пальцевого индекса с системой половых гормонов является ассоциация его значений с репродуктивной функцией, как мужчин, так и женщин [Бутовская, Буркова, 2020]. Ряд эмпирических исследований показал, что высокий уровень фертильности у мужчин связан с более низкими значениями 2D:4D (высокий

уровень андрогенизации) [Manning et al., 2000; Manning, Fink, 2008; Voracek et al., 2010; Klimek et al., 2014], а у женщин, соответственно, с более высокими (низкий уровень андрогенизации) [Klimek et al., 2016]. Помимо этого, более высокие значения пальцевого индекса у женщин коррелируют с более ранним возрастом наступления менархе [Helle, 2010; Matchock, 2008; но см. Medland et al., 2010], а также более поздним возрастом менопаузы [Калихман и др., 2017].

В целом, имеющиеся на данном этапе данные, показывают, что формирование разницы между длинами второго и четвертого пальцев рук, по всей видимости, связано с целым каскадом биохимических факторов, так или иначе задействованных в развитии и созревании репродуктивной системы человека.

2.2. Критика метода и контраргументация

Несмотря на то, что метод оценки пальцевого индекса 2D:4D как потенциального индикатора степени пренатальной андрогенизации в последние годы стал очень популярным, его валидность всё ещё широко дискутируется в литературе. Критика метода основана на ряде положений, которые будут рассмотрены в настоящем разделе.

Одним из известных подходов, критикующих использование пальцевого индекса в качестве предиктора воздействия пренатальных гормонов, является утверждение о том, что наблюдаемые половые различия в соотношении длин второго и четвертого пальцев рук есть не что иное, как следствие эффекта аллометрии – неравномерного роста этих пальцев при увеличении общих размеров тела [Kratochvíl, Flegr, 2009; Lolli et al., 2017; Forstmeier, 2018; см. обзор: Бутовская, Буркова, 2020]. Соответственно, мужчины в среднем имеют более низкие значения пальцевых индексов просто потому что они крупнее женщин. Гипотеза аллометрии, претендующая на объяснение половых различий в значениях пальцевых индексов, уже обсуждалась с точки зрения

эмпирической несостоятельности [Manning, Fink, 2018]. Явление аллометрии в данном случае рассматривается как универсальный общебиологический процесс, при котором более крупные «особи» будут иметь более низкие значения 2D:4D, что выводится авторами на основе математических расчетов. Однако стоит ли говорить, что средние значения пальцевых индексов сильно различаются между популяциями [Butovskaya et al., 2013; 2015, 2019, 2020; Hönekopp, Schuster, 2010; Manning et al., 2004; Manning, 2008; Manning et al., 2014; Rostovtseva et al., 2019], и часто более низкорослые группы демонстрируют также и более низкие значения пальцевых индексов [Rostovtseva et al., 2019]. Одна из недавних эмпирических работ, проведенная на выборке из 7582 индивидуумов европеоидного (N=3043), негроидного (N=2844) и монголоидного (N=1695) происхождения не подтверждает существенной связи пальцевого индекса с общими размерами тела, при этом пол и происхождение остаются значимыми предикторами значений 2D:4D, вне зависимости от каких-либо других параметров [Butovskaya, Burkova, Apalkova, Dronova, Rostovtseva, et al., 2021]. В литературе можно встретить результаты, показывающие как отрицательную [Ronalds et al. 2002; Danborn et al., 2010; Klimek et al., 2014], так и положительную [van Dongen, 2009; Almasry et al., 2011] связь общих размеров с пальцевым индексом. Результаты настоящей работы также не выявили значимого аллометрического эффекта, более того, высокие значения 2D:4D с большей вероятностью встречались среди более крупных бурят (положительный коэффициент уравнения регрессии, хоть и не достигающий статистической значимости на уровне 5%) (см. Главу 3).

В литературе также можно встретить работы, отрицающие способность пальцевого индекса предсказывать уровень пренатальной андрогенизации, при этом вывод о несостоятельности метода делается на основе (а) отсутствия связи значений 2D:4D с уровнем половых гормонов, измеряемых напрямую в сыворотке пуповинной крови после рождения младенца [van de Beek et al., 2004, Whitehouse et al., 2015]; (б) отсутствия связи значений 2D:4D с уровнем

циркулирующего тестостерона во взрослом возрасте [Hönekopp et al., 2007; Kowal et al., 2020; Zhang et al., 2020]. В данном случае необходимо отметить, что при более глубоком анализе смысла этих эмпирических изысканий, оказывается, что они скорее свидетельствуют в поддержку метода, нежели наоборот. Как уже отмечалось выше, в перинатальный период развития плода и во время появления младенца на свет уровень тестостерона значительно снижен по сравнению с ранними стадиями внутриутробного развития (Рис. 1), и, по всей видимости, он не может адекватно отражать пренатальный уровень, который, в свою очередь, ассоциирован со значениями пальцевых индексов [Rostovtseva et al., 2019; Rostovtseva et al., 2020b]. Что же касается отсутствия ярко выраженной связи значений 2D:4D и гормонов, циркулирующих во взрослом организме, то этому тоже существует логическое объяснение. На сегодняшний день хорошо известно, что клетки Лейдига, производящие основное количество тестостерона в мужском организме, имеют два основных пика активности в течение жизни человека, и после значительной дегградации первой популяции этих клеток к моменту рождения, новое поколение входит в стадию пиковой активности в период полового созревания [Dong et al., 2007; Wu et al., 2007]. Очень важно отметить, что эти две популяции клеток сильно отличаются друг от друга – эмбриональные и взрослые клетки Лейдига имеют разное происхождение (дифференцируются из разных типов клеток), экспрессируют разные гены, и, по всей видимости, функционируют в определенном смысле независимо друг от друга [Barsoum et al., 2013; O'shaughnessy et al., 2006; Ronay et al., 2018; Zirkin, Papadopoulos, 2018]. Каким может быть соответствие взрослых и пренатальных уровней половых гормонов еще предстоит выяснить в будущем.

Еще одной причиной недоверия к оценке уровня пренатальной андрогенизации с помощью пальцевого индекса является противоречивость ряда получаемых результатов, а также отрицательные результаты, обнаруживаемые на уровне метаанализов [например: Turanovic et al., 2017]. При выдвигении такого рода критики необходимо учитывать, что для

пальцевого индекса, как уже было отмечено выше, характерны ярко выраженные популяционные различия, что априори ставит ограничения на сведение в единый пул представителей различных популяций (а тем более рас) без предварительной статистической стандартизации. Результаты настоящей работы также показали, что не только выраженность, но и направление зависимости некоторых признаков от значений 2D:4D могут различаться в разных группах (см. Главу 3). В то же время, большинство западных исследований даже не приводят информацию о популяционном составе исследуемых выборок, которые впоследствии попадают в метааналитические обзоры. Также не стоит забывать, что существует несколько способов измерения длин пальцев для оценки индекса 2D:4D (прямое измерение, либо оценка сканов ладони с последующим компьютерным или прямым измерением длин), каждый из которых имеет свои особенности. В частности, известно, что измерения с помощью сканирования ладони занижают значения пальцевых индексов по сравнению с прямыми измерениями [Ribeiro et al., 2016], что также ограничивает использование результатов, полученных разными методами, в прямом сравнительном анализе. Наконец, немаловажную роль в валидности измерений играет профессиональная подготовка и соответствие техники измерений принятым стандартам, т.к. даже небольшие смещения кистевых фаланг в различных плоскостях во время измерения могут привносить ощутимый шум.

ГЛАВА 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор данных (антропологическая фотография; прямые измерения длин второго и четвертого пальцев рук, анкетирование) проводился автором в экспедиции в Бурятию (г. Улан-Удэ) в 2017 г.

Реализация исследования:

Ростовцева В.В.:

Анализ литературных источников; концептуализация (гипотезы исследования, подбор методов); организация исследования и сбор материала в г. Улан-Удэ; расстановка морфометрических точек на фотографиях в программе tpsDig2 2.17 (40 индивидуумов в рамках верификации метода); проведение морфометрического анализа в программной среде R (расчет центроидных размеров, симметризация, суперимпозиция с процедурой скольжения полу-точек; анализ полового диморфизма формы лица и эффекта аллометрии); визуализация в программной среде R (создание каркасных моделей и деформационных решеток с наложением двух форм в рамках анализа эффекта аллометрии); расчет 67 относительных дискретных параметров лица и лицевых индексов на базе прокрустовых координат морфометрических точек; проведение всех статистических процедур в программной среде R и программе SPSS; интерпретация полученных результатов, написание статей.

Мезенцева А.А.:

Ассистирование в сборе материала в г. Улан-Удэ; верификация и расстановка морфометрических точек по всей выборке в программе tpsDig2 2.17; анализ связи формы лица и пальцевых индексов методом многомерной регрессии в программе tpsRegr 1.45 (анализ выполнен на основе конфигураций лиц, прошедших полную морфометрическую подготовку в программной среде R, осуществленную автором диссертации); визуализация морфов в программе tpsSuper 2.04 (визуализация выполнена на основе конфигураций лиц,

прошедших полную морфометрическую подготовку в программной среде R, осуществленную автором диссертации).

Видхагер С.:

Консультация по анализу и визуализации, выполненных в программах tps; участие в написании статей.

Бутовская М.Л.: научное руководство, участие в интерпретации результатов, написание статей.

3.1. Описание выборки исследования³

Участниками исследования были 187 молодых бурят (98 мужчин, 89 женщин), которые проживали в г. Улан-Удэ. Они были рекрутированы на исследование с помощью объявления, размещенного в сети Интернет, а также при содействии Восточно-Сибирского государственного института культуры. Участники (за исключением двух) являлись студентами различных специальностей (естественные и гуманитарные науки, экономика, искусство), представленных в выборке примерно в равных пропорциях.

³ При подготовке данной главы диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrtchyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // Scientific reports. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) (доля автора: 0,11).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // American Journal of Human Biology. 2020. Vol. 33. № 2. P. e23458. (WoS CC JIF 2019: 1,558; Scopus CiteScore 2019: 2,6; SJR 2019: 0,57) (доля автора: 0,25).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // Early Human Development. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) (доля автора: 0,25).

Ростовцева В. В., Мезенцева А. А., Бутовская М. Л. Кооперативное поведение и агрессия среди молодых мужчин: эффекты пренатальной андрогенизации и социальной среды // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2019. № 3. С. 42-54. (RSCI, RINC IF 2018: 0,561) (доля автора 0,33).

В выборку были включены только те участники исследования, кто заявлял, что оба его/ее родителя являлись бурятами (N=187), метисы не были включены в анализ.

Возраст участников варьировал в интервале от 17 до 25 лет (с двумя выбросами: 16 и 28 лет, которые были сохранены в общей выборке). Средний возраст участников составил 20 ± 2 г.; половых различий в среднем возрасте обнаружено не было.

У участников не было зафиксировано врожденных или приобретенных повреждений лица, шрамов, кожных заболеваний.

На основе заявленного участниками роста и веса были рассчитаны индивидуальные значения индекса массы тела (ИМТ) по формуле: $[\text{масса (кг)} / \text{рост}^2(\text{м}^2)]$; все значения ИМТ находились в пределах нормы (мужчины: $22,06 \pm 2,66$ кг/м²; женщины $21,5 \pm 2,48$ кг/м²) [Kozlov et al., 2007; World Health Organization, 2021].

В части работы, посвященной исследованию связи морфологии лица с пальцевым индексом, для анализа были выбраны только праворукие индивидуумы, поскольку они составляли большинство, а на сегодняшний день известно, что предпочтение правой или левой руки является следствием специфической латерализации мозга, что, в свою очередь, может быть связано с воздействием пренатальных гормонов [Beking et al., 2017, 2018; Cohen-Bendahan et al., 2004; Grimshaw et al., 1995]. Таким образом, выборка для этой части работы составила 168 индивидуумов (88 мужчин и 80 женщин). Участники, вошедшие в выборку по исследованию эффектов, связанных с пальцевым индексом, не имели врожденных или приобретенных повреждений кисти, либо отдельных кистевых фаланг.

Все участники подписали информированные согласия на участие в исследовании.

3.2. Процедура сбора материала

3.2.1. Антропологическая фотография

Каждый участник исследования был сфотографирован в фронтальной перспективе, в положении сидя, на фиксированном стуле, с нейтральным выражением лица и с положением головы, установленным во Франкфуртскую горизонталь. Когда это было необходимо, участников просили убрать волосы с области лба с помощью ободка. Объектив камеры для каждой фотографии располагался на уровне глаз, расстояние до объекта было фиксированным и составляло 170 см. Каждая фотография включала линейку с сантиметровой шкалой.

3.2.2. Измерение длин пальцев

Измерение длин второго и четвертого пальцев рук проводилось по методике Дж. Мэннинга [Manning et al., 1998; Fink et al., 2004]. Пальцы на обеих руках измерялись с помощью электронного штангенциркуля с разрешающей способностью 0,01 мм (фирма EmilLuxGmbH@ Co.kg) [Бутовская и др., 2014, 2017; Butovskaya et al., 2013, 2015, 2019, 2021; Ростовцева, Бутовская, 2017, 2018; Ростовцева и др., 2019; Rostovtseva et al., 2019, 2020b; Butovskaya, Rostovtseva et al., 2020], однако в последующий анализ вошли пальцы только правой руки, поскольку ранее уже было показано, что пальцевой индекс именно правой руки (для праворуких индивидуумов) наиболее сильно связан с полоспецифическими чертами [Hönekopp, Watson, 2010; Manning, 2002; Manning et al., 1998; Zheng, Cohn, 2011]. Каждый палец измерялся дважды и для уменьшения ошибки в дальнейшем анализе использовалось среднее значение по двум измерениям. Коэффициент внутрикласовой корреляции (ICC) [Koo, Li, 2016] для двух измерений, рассчитанный по алгоритму для смешанных моделей и

абсолютной согласованности единичных измерений, составил 0,99 ($P < 0,001$), соответственно, субъективная ошибка измерений была невелика. Для уменьшения ошибки в дальнейшем анализе использовалось среднее значение по двум измерениям.

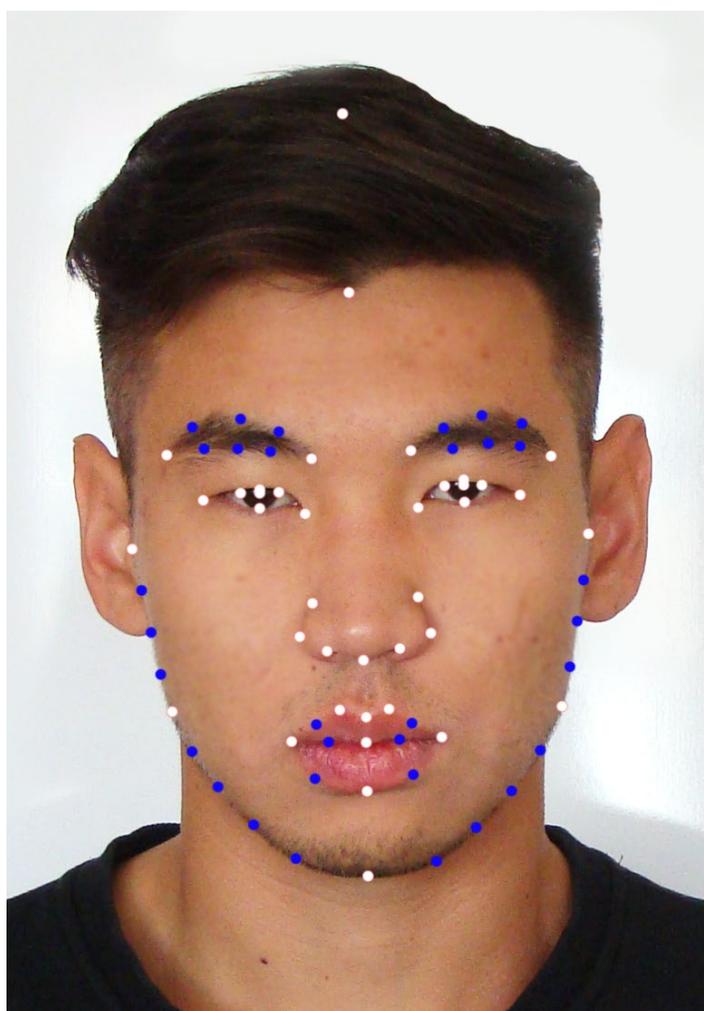
3.3. Исследование формы методом геометрической морфометрии

3.3.1. Расстановка морфометрических точек и верификация

Анализ особенностей формы лица проводился методом геометрической морфометрии [Bookstein, 1991]. На каждой фотографии были вручную расставлены 71 точка, включая полу-точки, по методике С. Виндхагер с соавторами [Windhager, et al., 2011]. Для расстановки точек использовалась программа tpsDig2 2.17 [Rohlf, 2015]. Положение 71 точки на лице представлены на Рисунке 2. Строго гомологичные на межиндивидуальном уровне точки, которые были привязаны к краниологическим и соматологическим точкам, известным в антропологии, выделены на Рисунке 2 белым цветом (см. Табл. 1), синим же цветом отмечены полу-точки. Полу-точки (*semilandmarks*), не являются строго определенными антропологическими точками, а нужны для описания контуров. Полу-точки заполняют контур между начальной и конечной точкой с определенной (постоянной для всех индивидуумов в выборке) частотой. На их основе строятся кривые, а затем расположение самих полу-точек, как правило, еще немного корректируется с помощью определенного алгоритма скольжения (*sliding*) вдоль кривых, таким образом, чтобы позиции полу-точек наиболее оптимальным образом описывали контур, а не просто отражали искусственно заданную последовательность равноудаленных друг от друга точек [Bookstein 1991; Gunz, Mitteroecker 2013; Bardua et al., 2019]. Оптимальность расположения полу-точек достигается за счет сравнения с полу-точками других индивидуальных конфигураций, случайно выбираемых из общей

выборки, а также с полу-точками усредненной конфигурации после завершения процедуры суперимпозиции [Gunz, Mitteroecker, 2013] (см. ниже). В настоящем исследовании с помощью полу-точек были описаны такие контуры как общая форма бровей, некоторые области рта, а также внешний контур нижней части лица. В каждой области также имелись основные антропологические точки, за счет ориентации на которые, а также за счет применения процедуры скольжения, принцип гомологичности соблюдался и для полу-точек, насколько это было возможным.

Рисунок 2. Расположение морфометрических точек на фотографии лица



Примечание: белым выделены основные антропометрические точки лица, синим – скользящие полу-точки.

Для оценки надежности метода расстановки точек к выполнению этой процедуры было привлечено два человека. Все 71 точка были независимо расставлены двумя людьми на 40 выбранных случайным образом фотографиях (20 мужских и 20 женских фотографий). Затем была проведена оценка коэффициентов внутриклассовой корреляции (ICC) для полученных координат. Анализ внутриклассовой корреляции проводился по алгоритму для смешанных моделей и абсолютной согласованности единичных измерений [Кoo, Li, 2016]; коэффициент согласованности составил 0,98 ($p < 0,001$) (коэффициент попарной корреляции Пирсона: 0,99, $p < 0,001$). Таким образом, метод был сочтен достаточно надежным и расстановка точек на остальной части выборки проводилась уже одним из двух участвовавших в валидации людей.

3.3.2. Центроидный размер

Конфигурации морфометрических точек каждого лица были шкалированы в программе tpsDig2 2.17 [Rohlf, 2015] в соответствии с размещенной на каждой фотографии линейкой для последующего извлечения значений центроидных размеров. Центроидный размер является основной мерой размера в геометрической морфометрии [Zelditch et al., 2012; Mitteroecker et al., 2013]. Для расчета центроидного размера лица сначала вычислялись координаты его центроида – т.е. точки, являющейся геометрическим центром конфигурации. Значение координаты X центроида равно среднему арифметическому значений X координат всех точек конфигурации, соответственно, значение координаты Y центроида равно среднему арифметическому значений координат всех точек по оси Y. Центроидный размер лица затем вычисляется как корень квадратный из суммы квадратов расстояний всех точек конфигурации от ее центроида.

Соответственно, чем выше значение центроидного размера, тем крупнее лицо. В настоящей работе центроидный размер извлекался с помощью пакета «shapes» [Dryden, 2019] для R. В последующем статистическом анализе использовался натуральный логарифм значений центроидного размера [Mitteroecker et al., 2013].

3.3.3. Симметризация

Для того, чтобы нивелировать возможные искажения двумерной проекции лица, которые могли возникать вследствие небольших поворотов головы при съемке, все конфигурации были симметризованы, поскольку в задачи настоящей работы не входило исследование вклада флуктуирующей асимметрии в объяснение вариации формы лица. Процедура симметризации заключалась в создании зеркальной копии каждой конфигурации, после чего производилась суперимпозиция (см. ниже) двух зеркальных копий и их усреднение, что позволило получить идеально симметричные конфигурации (избавиться от искажений) без потери информации о форме лица (за исключением компонента асимметрии) [Mitteroecker, Gunz, 2009]. Симметризация проводилась в программной среде R [R Core Team, 2020] с использованием базовых возможностей языка и функции Ж. Клода [Claude, 2008].

3.3.4. Суперимпозиция

Далее производилась суперимпозиция всей выборки вместе с процедурой скольжения полу-точек. Суперимпозиция (прокрустово совмещение) необходима для нивелирования информации о размере объектов, их положении в пространстве, а также повороте относительно друг друга. При анализе формы объектов вся эта информация является лишней, поэтому от нее избавляются перед началом морфометрического анализа. Последний, в свою

очередь, проводится на данных, несущих информацию только о форме объектов. Соответственно, процедура суперимпозиции состоит из трех этапов обработки координат морфометрических точек лица: (1) центрирование (*translation*) – перенос центроидов всех конфигураций в единую точку морфометрического пространства (например, с координатами [0,0]); (2) масштабирование (*scaling*) – приравнивание центроидных размеров всех конфигураций к единице; (3) вращение (*rotation*) – вращение конфигураций относительно друг друга, до положения, в котором сумма евклидовых расстояний между гомологичными точками всех конфигураций не станет минимальной [Mitteroecker, Gunz, 2009]. В настоящей работе суперимпозиция проводилась с помощью R пакета «geomorph» [Adams et al., 2021], который также позволяет одновременно провести процедуру скольжения полу-точек. В настоящей работе использовался алгоритм скольжения, основанный на минимизации энергии связи.

После проведения суперимпозиции, или как ее еще называют – прокрустового анализа, координаты морфометрических точек (после суперимпозиции они называются прокрустовыми координатами) были готовы к статистическому анализу и визуализации.

3.3.5. Статистический анализ в рамках геометрической морфометрии

Для определения связи формы лица с полом, возрастом, и центроидным размером использовался многомерный многофакторный дисперсионный анализ, в котором зависимыми переменными выступали прокрустовы координаты морфометрических точек. Он проводился с помощью пакета «vegan» [Oksanen et al., 2020] для R.

Для определения выраженности полоспецифических черт лица у отдельных индивидуумов был применен дискриминантный анализ для двух групп, в котором зависимой переменной была половая принадлежность, а независимыми переменными выступали прокрустовы координаты

морфометрических точек. Значения дискриминантных показателей для каждого индивидуума рассматривались как мера выраженности полоспецифических черт лица. Подобный подход встречается в антропологической литературе [Whitehouse et al., 2015], однако применительно к анализу полной формы лица человека с привязкой к конкретным индивидуумам используется впервые в настоящей работе. Анализ был реализован с помощью пакета «MASS» [Venables, Ripley, 2002] для R.

Для определения связи формы лица и пальцевого индекса для мужчин и женщин был использован многомерный регрессионный анализ в программе tpsRegr 1.45 [Rohlf, 2015].

Статистическая значимость определялась с помощью перестановочного (пермутационного) теста [Good, 2000], который является стандартным методом оценки статистической значимости в геометрической морфометрии. Этот тест основан на перестановке значений зависимой переменной случайным образом при сохранении фиксированного порядка значений предиктора(ов) (либо наоборот), и вычислении тестовых статистик для каждой сгенерированной таким образом «выборки». Поскольку при нулевой гипотезе зависимая переменная и предиктор(ы) не связаны друг другом, то в случае, если нулевая гипотеза верна, случайная перестановка значений не должна отражаться на величине тестовых статистик. Значения статистической достоверности вычисляется по формуле, где в числителе находится число случаев, при которых пермутационное значение статистики теста превышало значение статистики теста в изначальной выборке, а в знаменателе – число выполненных перестановок. Число перестановок контролируется исследователем (максимум – это все возможные комбинации значений переменной или $N!$). В настоящей работе использовалось 10000 перестановок. Преимущество этого метода заключается в отсутствии необходимости соблюдать статистические допущения относительно характера распределений значений переменных в статистическом анализе. Перестановочный тест был включен в функции статистического анализа пакета «vegan» [Oksanen et al.,

2020] для R, а также в функцию регрессионного анализа tpsRegr 1.45 [Rohlf, 2015].

3.3.6. Визуализация

Визуализация результатов морфометрического анализа проводилась различными методами. В разделе 3.1. (Форма лица и эффекты аллометрии) визуализация каркасных контуров и деформационных решеток была реализована с помощью базовых возможностей R, а также с использованием функций, разработанных Ж. Клодом [Claude, 2008] и доработанных автором диссертации в соответствии с задачами настоящей работы (модификация кода оригинальной функции создания деформационных решеток, для получения решеток с адекватной частотой ячеек и цветом). В разделах 4.2. (Половые различия в форме лица молодых бурят) и 4.3. (Связь значений пальцевого индекса с формой лица) были представлены, так называемые морфы, которые создавались в программе tpsSuper 2.04 [Rohlf, 2015; Windhager et al., 2011; Rostovtseva et al., 2020a, 2020b] путем развертки индивидуальных фотографий на (а) средние конфигурации для каждого пола (разд. 4.2.), либо (б) на конфигурации мужских и женских лиц, соответствующие нужному числу стандартных отклонений значений пальцевых индексов от среднего (разд. 4.3.). Далее полученные развертки усреднялись.

2.4. Исследование формы лица с использованием подходов классической морфометрии

2.4.1. Расчет лицевых индексов

Поскольку метод геометрической морфометрии не позволяет дать количественную оценку вариации формы в определенных областях лица, то для конкретизации половых различий в анализе были использованы

дискретные признаки: относительные высотные и широтные показатели и лицевые индексы. Они рассчитывались по координатам антропометрических точек (Табл. 1) после проведения процедуры суперимпозиции. В случае точек *glabella* и *nasion* их расположение рассчитывалось специально для этого анализа, как середина расстояния между референсными точками (см. определения в Табл. 1). Всего было рассчитано 67 уникальных лицевых параметров (Табл. 3, см. разд. 4.2), которые включали как описанные

Таблица 1. Морфометрические точки для оценки дискретных параметров формы лица

Точки					
Аппроксимация стандартных краниометрических точек					
Название		Определение	Оди ноч ная	Пар ная	Источники
<i>Glabella</i>	gl	Срединная точка между центральными точками нижней границы бровей	+		Бунак, 1941; Алексеев, Дебец, 1964; Tanikawa et al., 2016
<i>Nasion</i>	n	Срединная точка между самыми высокими точками контуров верхних век	+		Бунак, 1941; Алексеев, Дебец, 1964; Stirrat, Perrett, 2010
<i>Zygion</i>	zy	Наиболее латеральная точка скуловой дуги		+	Бунак, 1941; Алексеев, Дебец, 1964; Stirrat, Perrett, 2010; Windhager et al., 2011
<i>Subnasale</i>	sn	Середина основания носовой перегородки, где ее нижняя граница встречается с поверхностью верхней челюсти	+		Бунак, 1941; Windhager et al., 2011; Tanikawa et al., 2016
<i>Gonion</i>	go	Самая нижняя и латеральная точка внешнего угла нижней челюсти		+	Бунак, 1941; Алексеев, Дебец, 1964; Tanikawa et al., 2016
<i>Gnathion</i>	gn	Самая нижняя точка на подбородке, расположенная на центральной (сагиттальной) оси	+		Бунак, 1941; Алексеев, Дебец, 1964; Windhager et al., 2011 Tanikawa et al., 2016

Мягкие ткани					
<i>Trichion</i>	tri	Центральная точка на линии роста волос на лбу	+		Бунак, 1941; Windhager et al., 2011
<i>superciliare mediale</i>	sm	Самая медиальная точка брови		+	Windhager et al., 2011
<i>Exocanthion</i>	ex	Самая латеральная точка смычки глазной щели		+	Бунак, 1941; Tanikawa et al., 2016; Windhager et al., 2011;
<i>Endocanthion</i>	en	Самая медиальная точка смычки глазной щели		+	Бунак, 1941; Tanikawa et al., 2016; Windhager et al., 2011
<i>palpebrale superius</i>	ps	Самая высокая точка контура верхнего века		+	Tanikawa et al., 2016
<i>palpebrale inferius</i>	pi	Самая нижняя точка контура нижнего века		+	Tanikawa et al., 2016
<i>Alare</i>	al	Наиболее латеральная точка контура носового крыла		+	Бунак, 1941; Windhager et al., 2011; Tanikawa et al., 2016;
<i>labiale superius</i>	ls	Центральная точка верхнего контура верхней губы	+		Бунак, 1941; Tanikawa et al., 2016
<i>Stomion</i>	sto	Центральная точка на линии смыкания верхней и нижней губы	+		Бунак, 1941; Windhager et al., 2011; Tanikawa et al., 2016;
<i>Cheilion</i>	ch	Самая латеральная точка контура губ		+	Бунак, 1941; Windhager et al., 2011; Tanikawa et al., 2016;
<i>labiale inferius</i>	li	Центральная точка нижнего контура нижней губы	+		Бунак, 1941; Windhager et al., 2011; Tanikawa et al., 2016;
<i>Pupil</i>	pu	Центр зрачка		+	Бунак, 1941; Windhager et al., 2011

другими авторами [Алексеев, Дебец, 1964; Балуева, Веселовская, 1989; Бунак, 1941; Дебец, 1951; Дубов, 1992; Дубова, 2003; Stirrat, Perret, 2010; Tanikawa et al., 2016], так и впервые использованные в рамках настоящей работы [Rostovtseva et al., 2020a]. Многие параметры частично перекрывались, т.к. для расчёта использовались практически все возможные варианты оценки высот лица. Это было сделано для того, чтобы можно было оценить, какая из аппроксимаций (например, *glabella* или *nasion*) является более информативной для оценки того или иного индекса. Такая оценка может быть полезной для выбора более точного набора лицевых индексов в будущих исследованиях.

В настоящей работе абсолютные размеры лица не рассматриваются.

3.4.2. Статистический анализ

Статистический анализ проводился в программе SPSS (IBM Corp. Released 2015. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 23.0. Armonk, NY: IBM Corp.).

Половые различия в значениях дискретных лицевых параметров были проанализированы с помощью общих линейных моделей (многомерный дисперсионный анализ); пол был задан в качестве независимого фактора. Также модель давала оценку размеров частных эффектов (η^2 [частная]).

Из всего списка лицевых параметров затем были выбраны наиболее значимые – т.е. те параметры, которые сохранили уровень статистической значимости $\leq 0,01$ после коррекции Бонферрони для 67 тестов. В свою очередь, коррекция Бонферрони представляет собой процедуру умножения значения статистической значимости для каждого показателя на число предикторов многомерного анализа (число проведенных тестов). Получившееся произведение считается значением статистической значимости после коррекции. Процедура проводится для учета фактора случайного возникновения статистически значимых результатов при проведении большого числа тестов, в соответствии с теорией вероятностей.

Для оценки относительного вклада дискретных лицевых параметров в объяснение полового диморфизма формы лица бурят была использована регуляризованная ридж-регрессия. Этот метод применяется в случае, если выборка не очень велика, а независимых переменных много. Ридж-регрессия позволяет избежать чрезмерной подгонки модели к данным небольшой выборки, т.к. такая модель может иметь слабую прогностическую ценность при последующем расширении тестируемой с помощью нее выборки. Оптимизация модели достигается за счет вариации коэффициентов регрессионного уравнения, изначально соответствующего наименьшей сумме

квадратов и дальнейшего выбора наиболее надежной модели из нескольких вариантов [Hoerl, Kennard, 1970, 1976]. В настоящем исследовании для выбора оптимальной модели был применен алгоритм десятикратной кросс-валидации. Это означает, что вся выборка была разделена на 10 частей и поочередно каждая 1/10 часть выборки выступала в качестве тестируемой подвыборки, в то время как остальные 9/10 использовались для построения модели. Поскольку зависимой переменной в данном случае выступал пол, то использовалась бинарная логистическая регрессия, которая входит в базовый пакет методов анализа SPSS. Та из 10 моделей, которая показала самую высокую способность правильно предсказывать пол представителей тестируемой выборки, была выбрана как оптимальная.

Помимо этого, в работе использовался t-критерий Стьюдента для оценки половых различий по возрасту, росту, пальцевому индексу, а также метод линейной регрессии для оценки связи пальцевого индекса с возрастом.

3.5. Сравнительные литературные материалы

В рамках настоящей работы проводится сравнение полученных результатов с результатами ряда исследований других авторов по особенностям полового диморфизма морфологии лица, а также их связи с пальцевым индексом и эффектом аллометрии у представителей различных популяций. Также в работе приводится обзор половых различий средних значений верхнелицевого указателя для близких к современности краниологических серий с территории азиатской части бывшего СССР [Алексеев, Гохман, 1984]. Поскольку настоящая работа не является метааналитической, то сравнительные данные рассматриваются лишь в рамках обсуждения (см. Главу 5).

Список использованных сравнительных материалов:

(1) Полоспецифические особенности лица, визуализированные методом геометрической морфометрии:

Butovskaya et al., 2018: рассмотренная популяция – масаи (Танзания); N[мужчин] = 120; N[женщин] = 89; выборка разбита на две возрастные группы: молодые (20 – 30 лет), средний возраст (31 – 50 лет).

Fink et al., 2005: рассмотренная популяция – австрийцы; N[мужчин] = 50; N[женщин] = 56; средний возраст: 23 года.

Whitehouse et al., 2015: рассмотренная популяция – европеоидные австралийцы; N[мужчин] = 96; N[женщин] = 86; средний возраст: 23 года.

(2) Полоспецифические особенности лица, измеренные с помощью дискретных признаков (кроме относительной ширины верхней части лица):

Балуева, Веселовская, 1989: рассмотренная популяция – буряты; N[мужчин] = 146; N[женщин] = 186; средний возраст: 35 лет.

Farkas et al., 2005: рассмотренные популяции – афроамериканцы, ангольцы, зулу, египтяне, азербайджанцы, иранцы, индийцы, турки, португальцы, итальянцы, греки, хорваты, болгары, венгры, чехи, немцы, поляки, словенцы, словаки, русские, китайцы Сингапура, тайцы, вьетнамцы; для каждой из 23 популяций: N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30; средний возраст по каждой выборке: 24 года.

Liu et al., 2014: рассмотренные популяции – афроамериканцы (N[мужчин] = 57; N[женщин] = 60), китайцы (N[мужчин] = 32; N[женщин] = 40); средний возраст: 24 года.

Tanikawa et al., 2016: рассмотренная популяция – японцы; N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; средний возраст: 24 года.

(3) Половые различия значений относительной верхней ширины лица в исследованиях монголоидных популяций:

Huh, 2013: рассмотренная популяция – корейцы; N[мужчин] = 64; N[женщин] = 45; средний возраст: 22 года; высокодостоверные различия fWHR (м > ж).

Tanikawa et al., 2016: рассмотренная популяция – японцы; N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; средний возраст: 24 года; достоверные различия верхнелицевого указателя (м < ж).

Huh et al., 2014: рассмотрена особая выборка – корейские знаменитости; N[мужчин] = 47; N[женщин] = 50; средний возраст: 32 года; fWHR (нет различий).

Kramer, 2017: рассмотренная популяция – китайцы; N[мужчин] = 56; N[женщин] = 79; средний возраст: неизвестен; fWHR (нет различий).

Wen, Zheng, 2020: рассмотренная популяция – китайцы; N[мужчин] = 71; N[женщин] = 73; средний возраст: 21 год; fWHR (нет различий).

(4) Достоверные различия значений относительной верхней ширины лица в исследованиях по всему миру:

Geniole et al., 2015: метааналитическая работа, рассматривающая измерения на живых людях и на краниологическом материале;

Популяции живых людей, вошедшие в метаанализ (в некоторых случаях выборки неоднородные): американцы (7 выборок: N[мужчин] = 427; N[женщин] = 527; средний возраст: 21 год), корейцы (2 выборки: N[мужчин] = 114; N[женщин] = 92; средний возраст: 27 лет); австралийцы (N[мужчин] = 42; N[женщин] = 84; средний возраст: неизвестен); немцы (N[мужчин] = 138; N[женщин] = 227; средний возраст: 24 года); жители Великобритании (9 выборок: N[мужчин] = 604; N[женщин] = 750; средний возраст: 22 года и 1 выборка со средним возрастом 83 года); южноафриканцы (темнокожие) (N[мужчин] = 108; N[женщин] = 110; средний возраст: 20 лет); турки (N[мужчин] = 230; N[женщин] = 240; средний возраст: 21 год); смешанная выборка испанцев и жителей Великобритании (N[мужчин] = 147; N[женщин] = 74; средний возраст: 20 лет); канадцы (N[мужчин] = 204; N[женщин] = 186; средний возраст: 24 года);

Популяции, рассмотренные на краниологических материалах, вошедших в метаанализ: австрийцы (N[мужчин] = 179; N[женщин] = 117;

средний возраст: неизвестен); аргентинцы (N[мужчин] = 111; N[женщин] = 149; средний возраст: неизвестен); американцы (N[мужчин] = 523; N[женщин] = 339; средний возраст: 37 лет); южноафриканцы (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30; средний возраст: 24 года); три смешанные международные выборки черепов (N[мужчин] = 2959; N[женщин] = 1815; средний возраст: неизвестен). Общая выборка, вошедшая в метаанализ была представлена 6113 мужчинами и 4740 женщинами; высокодостоверные половые различия по fWHR (м > ж).

Hodges-Simeon et al., 2021: рассмотренные популяции – американцы-европеиды (N=1477 (число отдельно по каждому полу неизвестно); средний возраст: 31 год), цимане (аборигены Боливии) (N[мужчин] = 73; N[женщин] = 66; выборка разбита на две возрастные группы: дети (7 – 11 лет), подростки (12 – 21 год)); по всем вышеописанным выборкам достоверные половые различия по fWHR (м > ж).

(5) Особенности формы лица, ассоциированные с пальцевым индексом, исследованные методом геометрической морфометрии:

Fink et al., 2005: рассмотренная популяция – австрийцы; N[мужчин] = 50; N[женщин] = 56; средний возраст: 23 года.

Meindl et al., 2012: рассмотренная популяция – австрийцы; N[мальчики] = 17; средний возраст: 8 лет; правши.

Schaefer et al., 2005: рассмотренная популяция – австрийцы; N[мужчины] = 48; средний возраст: 21 год; правши.

Weinberg et al. 2014: рассмотренная выборка – Западная Европа; N[мужчины] = 151; средний возраст: 27 лет.

(6) Особенности формы лица, ассоциированные с эффектом аллометрии, исследованные методом геометрической морфометрии:

Mitteroecker et al., 2013: рассмотренная выборка – австрийцы, 19 мальчиков (6 – 11 лет), 25 молодых мужчин (17 – 33 года).

Kleisner et al., 2021: рассмотренные выборки – Намибия (N[мужчин] = 49; N[женщин] = 50), Камерун (N[мужчин] = 150; N[женщин] = 151), Турция (N[мужчин] = 115; N[женщин] = 144), Румыния (N[мужчин] = 50; N[женщин] = 50), Чехия (N[мужчин] = 110; N[женщин] = 110), Великобритания (N[мужчин] = 50; N[женщин] = 50), Колумбия (N[мужчин] = 72; N[женщин] = 66), Бразилия (N[мужчин] = 49; N[женщин] = 51). Средний возраст не известен.

(7) Половые различия средних значений верхнелицевого указателя на краниологических сериях:

Алексеев, Гохман, 1984: рассмотренные краниологические серии близкие к современности (N ≥ 10 каждого пола): **Северный Кавказ и Закавказье**: шапсуги (N[мужчин] = 27; N[женщин] = 22), ингуши (N[мужчин] = 128; N[женщин] = 75), осетины-дигорцы (N[мужчин] = 152; N[женщин] = 87), осетины-иронцы (N[мужчин] = 217; N[женщин] = 151), чеченцы (N[мужчин] = 14; N[женщин] = 10), грузины-аджарцы (N[мужчин] = 16; N[женщин] = 15), грузины-карталинцы (N[мужчин] = 23; N[женщин] = 17), грузинымтиулы (N[мужчин] = 29; N[женщин] = 12), грузины-хевсурцы (N[мужчин] = 33; N[женщин] = 11), армяне (N[мужчин] = 105; N[женщин] = 43); **Средняя Азия и Казахстан**: узбеки Ташкента (N[мужчин] = 276; N[женщин] = 123), ишкашимцы (N[мужчин] = 53; N[женщин] = 38), киргизы (N[мужчин] = 43; N[женщин] = 43), казахи Коунрада (N[мужчин] = 45; N[женщин] = 24), казахи Чубартау (N[мужчин] = 29; N[женщин] = 39), казахи Кува (N[мужчин] = 35; N[женщин] = 24); **Сибирь и Дальний Восток**: манси (N[мужчин] = 25; N[женщин] = 20), ханты (N[мужчин] = 114; N[женщин] = 95), ненцы (N[мужчин] = 38; N[женщин] = 16), селькупы (N[мужчин] = 49; N[женщин] = 23), татары чулымские (N[мужчин] = 45; N[женщин] = 28), кеты (N[мужчин] = 11; N[женщин] = 14), теленгеты (N[мужчин] = 49; N[женщин] = 37), шорцы (N[мужчин] = 32; N[женщин] = 25), бельтыры (N[мужчин] = 45; N[женщин] = 35), койбалы (N[мужчин] = 23; N[женщин] = 21), сагайцы

(N[мужчин] = 31; N[женщин] = 34), качинцы (N[мужчин] = 44; N[женщин] = 55), телеуты (N[мужчин] = 41; N[женщин] = 33), кызыльцы (N[мужчин] = 50; N[женщин] = 53), тувинцы (N[мужчин] = 44; N[женщин] = 35), буряты тункинские (N[мужчин] = 37; N[женщин] = 20), буряты западные (N[мужчин] = 36; N[женщин] = 27), буряты забайкальские (N[мужчин] = 45; N[женщин] = 39), эвенки оленные (N[мужчин] = 28; N[женщин] = 28), якуты (N[мужчин] = 38; N[женщин] = 24), эскимосы чаплинские (N[мужчин] = 86; N[женщин] = 51), эскимосы науканские (N[мужчин] = 44; N[женщин] = 46), чукчи береговые (N[мужчин] = 27; N[женщин] = 14), чукчи оленные (N[мужчин] = 26; N[женщин] = 27), ульчи (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 19), нанайцы (N[мужчин] = 10; N[женщин] = 11), негидальцы (N[мужчин] = 16; N[женщин] = 15), орочи (N[мужчин] = 12; N[женщин] = 10), нивхи (N[мужчин] = 13; N[женщин] = 11). Сводка средних значений верхнелицевого указателя по перечисленным выборкам представлена в Таблице 1.П приложения к настоящей работе.

ГЛАВА 4

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Таблице 2 представлены описательные статистики и половые различия по параметрам выборки.

Таблица 2. Описательные статистики и половые различия по параметрам выборки

Признак	М[муж]	σ	М[жен]	σ	d	p
Возраст (лет)	20,27	2,10	20,03	1,97	0,06	0,432
Рост (см)	175,55	7,26	163,14	5,68	1,92	<0,001
Вес (кг)	68,78	9,95	57,08	6,70	1,40	<0,001
ИМТ (кг/м ²)	22,28	2,66	21,46	2,49	0,32	0,110
Центроидный размер	71,01	3,78	69,05	4,20	0,49	0,001
Длина 2D правой руки (мм)	71,06	4,08	65,59	4,24	1,31	<0,001
Длина 4D правой руки (мм)	74,58	4,11	68,66	4,16	1,43	<0,001
Длина 2D левой руки (мм)	71,28	3,94	66,07	3,99	1,31	<0,001
Длина 4D левой руки (мм)	74,41	3,93	68,19	4,06	1,55	<0,001
2D:4D правой руки	0,95	0,03	0,96	0,03	-0,33	0,209
2D:4D левой руки	0,96	0,03	0,97	0,03	-0,27	0,029

Примечания: М – среднее значение; σ – стандартное отклонение; d – размер эффекта (d Коэна); p – статистическая значимость. ИМТ – индекс массы тела, центроидный размер – общий размер лица. N[мужчин] = 98, N[женщин] = 89.

Мужчины и женщины исследованной выборки не различались по возрасту и ИМТ. При этом бурятские мужчины были в целом значительно выше, чем женщины, а также имели более высокий вес и более крупные лица (по центроидному размеру). Как второй, так и четвертый пальцы рук были

длиннее у мужчин, чем у женщин, однако половые различия в длине были больше выражены для четвертого пальца, о чем свидетельствуют значения d Коэна. Значения пальцевого индекса 2D:4D в целом были ниже у бурятских мужчин, чем у женщин, однако достоверности эти различия достигали только для левой руки.

4.1. Форма лица и эффекты аллометрии⁴

В первую очередь был оценен вклад аллометрии в вариацию формы лица бурят. Для этого был произведен анализ связи особенностей формы лица с центроидным размером (точнее, со значением его натурального логарифма) (см. Главу 3), что является общепринятым методом оценки эффектов аллометрии в геометрической морфометрии.

Анализ связи формы лица бурят с центроидным размером производился с контролем по полу и возрасту, для того чтобы оценить относительный вклад

⁴ При подготовке данной главы диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrtchyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) (доля автора: 0,11).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // *American Journal of Human Biology*. 2020. Vol. 33. № 2. P. e23458. (WoS CC JIF 2019: 1,558; Scopus CiteScore 2019: 2,6; SJR 2019: 0,57) (доля автора: 0,25).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) (доля автора: 0,25).

Butovskaya M., Rostovtseva V., Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., Sukhodolskaya E., Vasiliev V., Mesa T., Rosa A., Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №1. P. 1-15. (WoS CC JIF 2019: 1,730; Scopus CiteScore 2019: 3,8; SJR 2019: 0,72) (доля автора: 0,09).

аллометрии на фоне половых и возрастных факторов изменчивости. Возраст участников исследования варьировал в довольно узком интервале (от 17 до 25 лет), что изначально не предполагало существенного влияния возрастных изменений на морфологические признаки лица.

Анализ был осуществлен в программной среде R. Сначала из координат формы каждого лица, предварительно шкалированных в соответствии с размещенной на каждой фотографии линейкой, были извлечены значения центроидных размеров. Только после этого были проведены процедуры симметризации и суперимпозиции (см. Главу 3). Далее проводился многомерный дисперсионный анализ, в котором прокрустовы координаты формы лица выступали в качестве множественных зависимых переменных, а пол, возраст и центроидный размер – в качестве предикторов. Помимо основных эффектов также было оценено взаимодействие пола и возраста, пола и центроидного размера, центроидного размера и возраста. Уровень статистической значимости определялся с помощью перестановочного теста. Результаты представлены в Таблице 3.

Таблица 3. Связь формы лица с полом, возрастом и размером

Зависимые переменные: прокрустовы координаты формы лица				
Модель	Предикторы	SS	R²	p
1	Пол	0,118	0,204	<0,001***
	Размер	0,008	0,014	0,010**
	Возраст	0,003	0,005	0,317
	Пол * Возраст	0,004	0,006	0,178
	Пол * Размер	<0,001	0,002	0,945
	Размер * Возраст	0,003	0,006	0,206
	<i>Суммарно</i>	0,580		
После исключения из модели незначимых предикторов:				
2	Пол	0,117	0,202	<0,001***
	Размер	0,008	0,014	0,017*
	<i>Суммарно</i>	0,580		

Примечания: Результаты многомерного дисперсионного анализа. N=187; SS – сумма квадратов; R^2 – коэффициент детерминации (описанная дисперсия); P – статистическая значимость (***) – высокая достоверность). Число перестановок: 10000.

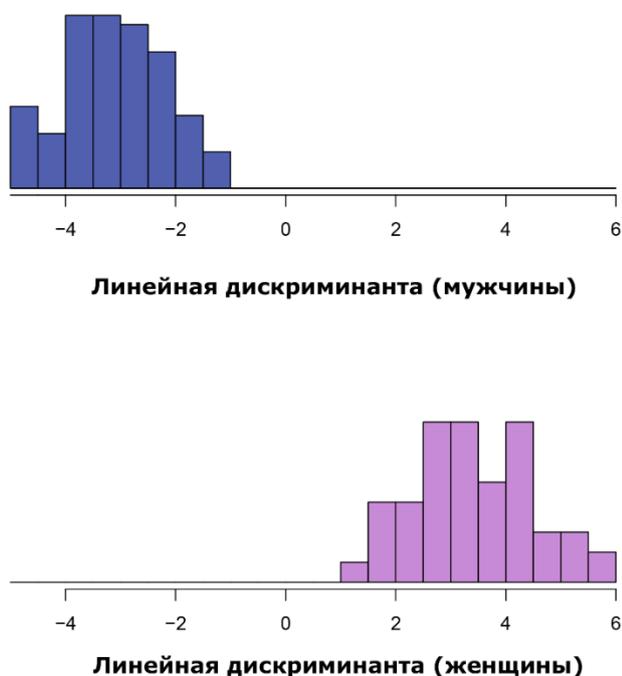
Согласно полученным результатам заметное влияние на форму лица оказывали только пол ($R^2=0,204$; $p<0,001$) и общий размер лица ($R^2=0,014$; $p=0,017$), что оставалось достоверным при исключении из модели всех незначимых предикторов. Возраст в рассматриваемом интервале не вносил вклада в вариацию формы лица бурят.

Визуализация различий в форме лица, связанных с размером и полом, которая корректно отображала бы размах эффекта каждого из этих факторов, потребовала проведения дополнительного анализа. Обычно в исследованиях методом геометрической морфометрии половые различия визуализируются в виде усредненных мужских и женских конфигураций, при этом для удобства восприятия различия между усредненными конфигурациями могут преувеличиваться в n-ное число раз. Именно таким образом представлена визуализация половых различий в разделах 4.2. и 4.3. настоящей работы [Rostovtseva et al., 2020a, 2020б]. При использовании такого подхода, для визуального соответствия магнитуд эффектов размера и пола, было бы целесообразным наряду с усредненными конфигурациями формы лица мужчин и женщин рассматривать усредненные конфигурации двух частей общей выборки, полученных при ее разделении по медиане значений центроидных размеров. Однако ввиду отсутствия выраженной связи формы лица и размера более информативным решением было визуализировать конфигурации индивидуумов с самыми высокими и самыми низкими значениями центроидных размеров и конфигурации индивидуумов с наиболее сильно выраженными полоспецифическими чертами лица (соответственно мужскими и женскими). Для этого сначала нужно было присвоить каждому лицу некое значение выраженности полоспецифических черт. Эта задача была решена в рамках геометрической морфометрии с помощью дискриминантного

анализа для двух групп (мужчины и женщины) (Рис. 3), в котором независимыми переменными дискриминантной функции выступали прокрустовы координаты формы лица.

Как видно из Рисунка 3 мужчины и женщины очень хорошо разделились дискриминантной функцией (дискриминантные показатели не пересекаются). Таким образом, с помощью сравнения значений дискриминантных показателей были выявлены индивидуумы с наиболее сильно выраженными мужскими и женскими особенностями формы лица.

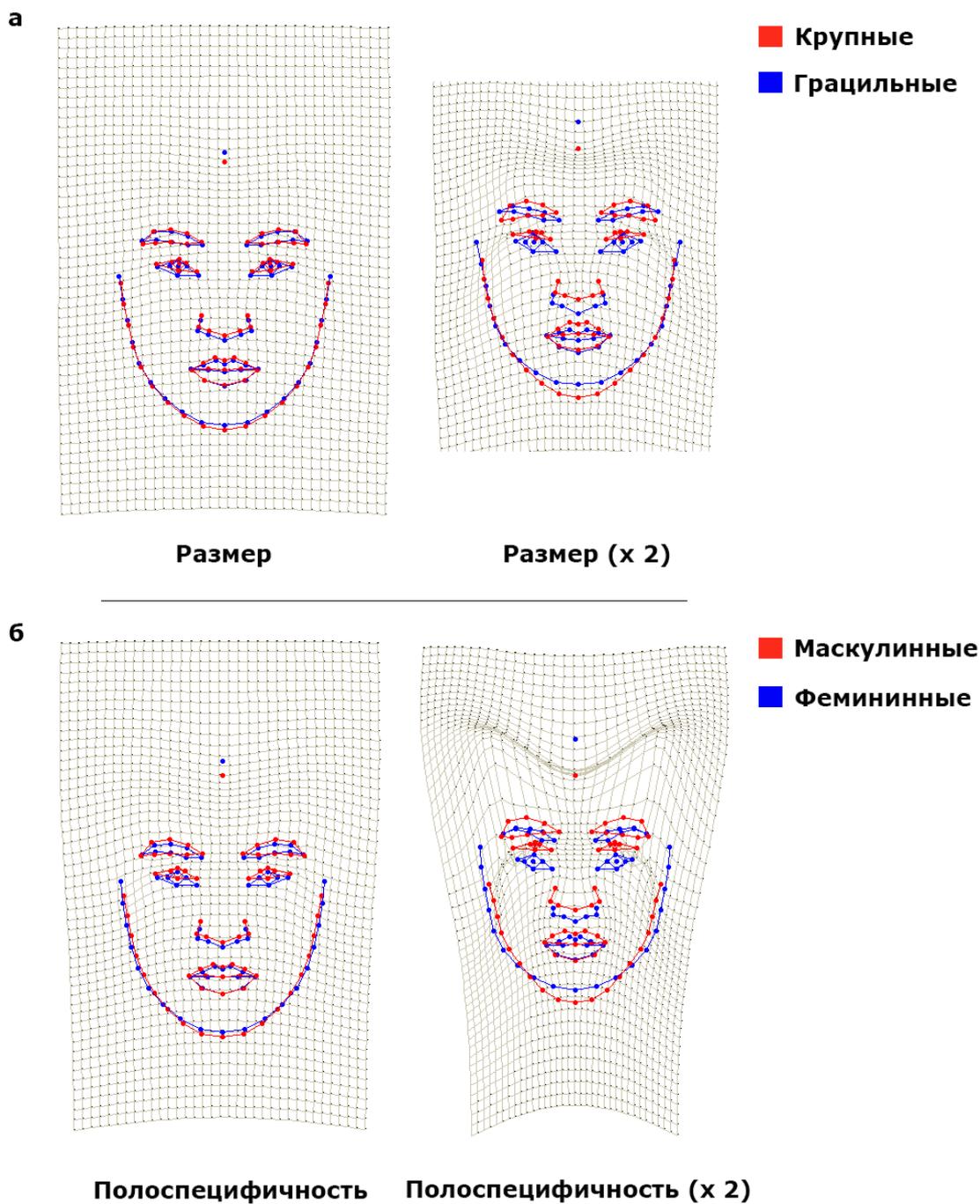
Рисунок 3. Дискриминантный анализ координат формы лица для мужчин и женщин



Примечание: представлены значения индивидуальных дискриминантных показателей формы лица

Для того, чтобы смягчить вклад сугубо индивидуальных особенностей, для визуализации различий брались усредненные конфигурации по пяти индивидуумам с наиболее выраженными мужскими чертами, также пяти с наиболее женственными чертами, и, аналогично, усредненные конфигурации

Рисунок 4. Различия в форме лица молодых бурят по половому признаку и размеру лица



Примечание: на рисунке представлены деформационные решетки, при этом (а) грацильная форма является референсной конфигурацией, с которой сравнивается крупная форма; (б) фемининная форма является референсной конфигурацией, с ней сравнивается маскулинная форма. Справа различия преувеличены в 2 раза.

по пяти индивидуумам с самыми высокими и пяти с самыми низкими значениями центроидных размеров лица. Визуализация различий представлена на Рисунке 4.

Из визуализаций видно, что размах эффекта половых различий намного сильнее, чем различий, связанных с размером лица. В целом, эффект размера лица схож с эффектом пола: более крупные лица (по обоим полам) имели более вытянутую в высотном направлении нижнюю часть лица, более узкие глаза, более низкий (узкий в высотном направлении) лоб, что также было характерно и для мужчин с ярко выраженными мужскими полоспецифическими чертами лица. Однако в области верхней высоты лица (*nasion – stomion*) а также скулового диаметра (*zygion – zygion*) эффекты пола и размера различались. На визуализации эффекта размера (Рис. 4а) *nasion* крупной и грацильной форм находится практически на одном уровне, при этом *stomion* у крупной формы находится выше, что сокращает для нее значение верхней высоты лица, по сравнению с грацильной формой. При этом расширение скулового диаметра грацильной формы не очень велико. На визуализации же эффекта пола (Рис. 4б) *nasion* более маскулинной формы находится выше, чем фемининной, при этом *stomion* у них совпадают.

Помимо этого, скуловой диаметр маскулинной конфигурации значительно меньше, чем фемининной. Из этого можно сделать вывод, что эффект аллометрии был направлен в сторону повышения относительной верхней ширины лица у крупных форм, а эффект пола, наоборот, понижал значения относительной верхней ширины лица у мужчин. Последующий регрессионный анализ связи центроидного размера с отношением скулового диаметра к верхней ширине лица ($zy-zy/|n-sto|$) с контролем по полу подтвердил, что она носит положительный характер, но не достигает статистической значимости ($Beta = 0,03; p = 0,402$).

Таким образом, эффекты пола и размера лица на значения относительной верхней ширины лица были направлены в противоположные стороны, при этом размер лица не оказывал достоверного влияния на

формирование более низких значений относительной верхней ширины лица у бурятских мужчин.

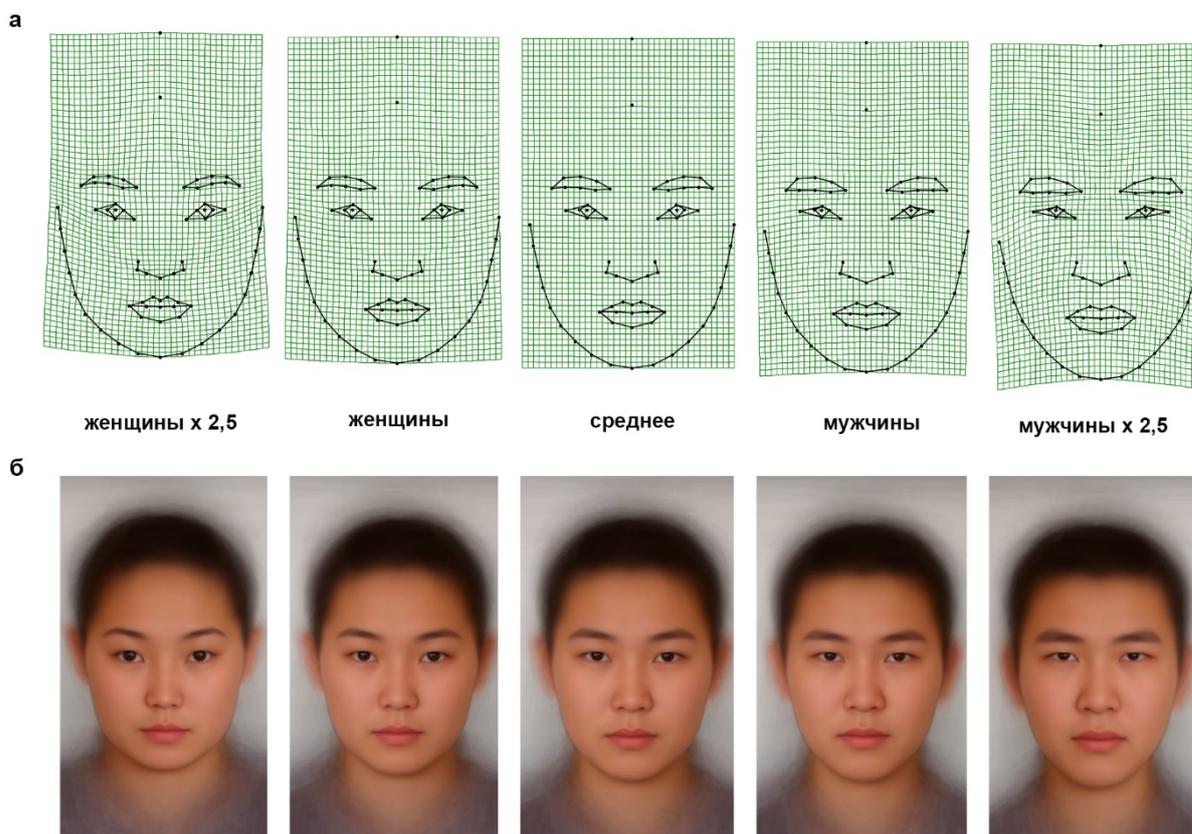
Этот результат представляет интерес, поскольку свидетельствует о том, что для бурят существует некий иной набор факторов, не связанных с аллометрическими эффектами, и отличающихся от таковых для представителей других исследованных популяций, который способствует вытягиванию мужских лиц в высотном направлении в области верхней высоты лица.

4.2. Половые различия в форме лица молодых бурят

В соответствии с результатами, представленными выше (в разделе 4.1.), форма лица молодых бурят продемонстрировала достоверные половые различия, при этом 20% особенностей морфологии лиц определялись именно полом. На Рисунке 5 визуализированы половые различия в форме лица (а) с помощью деформационной решетки; (б) с помощью морфов, созданных путем развертки индивидуальных фотографий на средние конфигурации для каждого пола, и последующего усреднения полученных разверток.

Визуальная оценка половых различий в форме лица позволяет заключить, что бурятские женщины, по сравнению с мужчинами, имели относительно более широкие лица с относительно более высокой (удлиненной в высотном направлении) лобной частью и более низкой в высотном направлении нижней частью лица. Также у женщин брови были поставлены выше по отношению к глазам и имели более латеральное расположение, глаза были относительно более широкие, нос меньше, а нижняя губа относительно полнее, по сравнению с мужчинами. Мужские лица, в целом, были более вытянуты в вертикальной плоскости, имели более низкую область лба, относительно более узкие глаза, широкий нос и более крупный подбородок по сравнению с женскими лицами.

Рисунок 5. Половой диморфизм формы лица молодых бурят



Примечания: Деформационные решетки (а) и морфы, созданные методом геометрической морфометрии (б) отражают изменения в форме лица от усредненной по всей выборке в направлении среднего женского (слева) и среднего мужского (справа) лица. Для упрощения восприятия, полученные различия также представлены в преувеличенном в 2,5 раза виде. Половые различия статистически достоверны: многомерный дисперсионный анализ: $N=187$, $R^2=0,202$ (доля описанной дисперсии), $p<0,001$ (перестановочный тест с 10000 перестановками).

Поскольку метод геометрической морфометрии пока не позволяет получить количественную оценку различий формы в тех или иных областях исследуемого объекта, в целях конкретизации полученных результатов анализ был дополнен измерениями, адаптированными из классической морфометрии. Такое дополнение также позволит в будущем проводить сравнения

полученных результатов с результатами других работ, использующих классические подходы.

На основе списка использованных антропологических точек (Табл. 1) для каждого индивидуума были рассчитаны 67 лицевых параметров. Все лицевые параметры рассчитывались на основе известных лицевых и краниологических индексов. Список рассмотренных параметров с определениями, источниками, и информацией о выявленных половых различиях, представлен в Таблице 3.

Таблица 4. Описательные статистики и половые различия в относительных дискретных лицевых параметрах

Относительные лицевые параметры							
Переменная		Мужчины		Женщины		η^2 (частная)	p
		M	σ	M	σ		
Название	Определение ^a	M	σ	M	σ	η^2 (частная)	p
Краниологическая аппроксимация							
Высота лба 1 ^б	$ \text{tri} - \text{gl} / \text{gl} - \text{gn} $	0,445	0,06	0,477	0,06	0,067	0,0004
	$ \text{tri} - \text{gl} / \text{gl} - \text{sto} $	0,649	0,09	0,681	0,09	0,033	0,013
	$ \text{tri} - \text{gl} / \text{gl} - \text{ls} $	0,715	0,10	0,745	0,10	0,024	0,034
	$ \text{tri} - \text{gl} / \text{gl} - \text{sn} $	0,877	0,12	0,904	0,11	0,014	0,113
Высота лба 2 ^б	$ \text{tri} - \text{n} / \text{n} - \text{gn} $	0,584	0,06	0,648	0,06	0,220	1,3271E-11*
	$ \text{tri} - \text{n} / \text{n} - \text{sto} $	0,890	0,09	0,972	0,10	0,165	8,2156E-9*
	$ \text{tri} - \text{n} / \text{n} - \text{ls} $	0,997	0,10	1,083	0,11	0,146	6,9496E-8*
	$ \text{tri} - \text{n} / \text{n} - \text{sn} $	1,270	0,13	1,371	0,14	0,123	8,7396E-7*
Высота области бровей ^б	$ \text{gl} - \text{n} / \text{tri} - \text{gl} $	0,203	0,06	0,223	0,06	0,030	0,019
	$ \text{gl} - \text{n} / \text{n} - \text{gn} $	0,096	0,02	0,116	0,02	0,185	8,3404E-10*
	$ \text{gl} - \text{n} / \text{n} - \text{sto} $	0,147	0,03	0,174	0,03	0,151	3,8925E-8*
	$ \text{gl} - \text{n} / \text{n} - \text{ls} $	0,165	0,03	0,194	0,04	0,142	1,119E-7*
	$ \text{gl} - \text{n} / \text{n} - \text{sn} $	0,211	0,05	0,247	0,05	0,119	0,000001*
Общая средняя высота лица ^б	$ \text{gl} - \text{sn} / \text{tri} - \text{gn} $	0,352	0,02	0,358	0,02	0,022	0,044
	$ \text{gl} - \text{sn} / \text{sn} - \text{gn} $	1,038	0,11	1,124	0,11	0,136	2,08E-7*
	$ \text{gl} - \text{sn} / \text{sn} - \text{sto} $	2,874	0,36	3,083	0,36	0,079	0,000101
	$ \text{gl} - \text{sn} / \text{sn} - \text{ls} $	4,515	0,74	4,805	0,77	0,036	0,010

Средняя высота лица ^б	$ n - sn / tri - gn $	0,291	0,02	0,288	0,02	0,009	0,205
	$ n - sn /sn - gn $	0,859	0,10	0,904	0,10	0,046	0,003
	$ n - sn / sn - sto $	2,380	0,33	2,480	0,34	0,023	0,040
	$ n - sn / sn - ls $	3,740	0,67	3,869	0,70	0,009	0,195
Общая верхняя высота лица 1 ^б	$ gl - ls / tri - gn $	0,432	0,02	0,434	0,02	0,003	0,456
	$ gl - ls / sto - gn $	2,007	0,25	2,160	0,24	0,087	0,000044
Общая верхняя высота лица ^б	$ gl - sto / tri - gn $	0,476	0,03	0,475	0,02	<0,001	0,902
	$ gl - sto / sto - gn $	2,212	0,27	2,365	0,27	0,075	0,000144
Верхняя высота лица ^б	$ n - ls / tri - gn $	0,371	0,02	0,364	0,02	0,030	0,018
	$ n - ls / sto - gn $	1,725	0,23	1,811	0,21	0,036	0,010
Верхняя высота лица ^б	$ n - sto / tri - gn $	0,415	0,02	0,405	0,02	0,055	0,001
	$ n - sto / sto - gn $	1,930	0,25	2,016	0,24	0,030	0,017
Общая морфологическая высота лица ^б	$ gl - gn / tri - gn $	0,693	0,03	0,678	0,03	0,067	0,000340
Морфологическая высота лица ^б	$ n - gn / tri - gn $	0,623	0,02	0,608	0,02	0,221	1,1919E-11*
Высота альвеолярного отростка верхней челюсти 1 ^б	$ sn - ls / tri - gn $	0,080	0,01	0,076	0,01	0,023	0,038
	$ sn - ls / gl - gn $	0,115	0,02	0,112	0,02	0,007	0,245
	$ sn - ls / n - gn $	0,126	0,02	0,125	0,02	<0,001	0,804
	$ sn - ls / sto - gn $	0,370	0,07	0,378	0,06	0,004	0,395
	$ sn - ls / gl - ls $	0,184	0,02	0,175	0,02	0,038	0,008
	$ sn - ls / n - ls $	0,215	0,03	0,209	0,03	0,009	0,197
Высота альвеолярного отростка верхней челюсти 2 ^б	$ sn - sto / tri - gn $	0,124	0,01	0,117	0,01	0,062	0,001
	$ sn - sto / gl - gn $	0,179	0,02	0,173	0,02	0,029	0,019
	$ sn - sto / n - gn $	0,196	0,02	0,193	0,02	0,005	0,322
	$ sn - sto / sto - gn $	0,575	0,08	0,583	0,08	0,003	0,482
	$ sn - sto / gl - sn $	0,353	0,04	0,329	0,04	0,083	0,000061*
	$ sn - sto / n - sn $	0,428	0,06	0,410	0,05	0,024	0,033
Нижняя высота лица ^б	$ sn - gn / tri - sn $	0,520	0,06	0,473	0,05	0,168	5,6562E-9*
	$ sn - gn / gl - sn $	0,974	0,10	0,898	0,09	0,145	7,7564E-8*

	$ sn - gn / n - sn $	1,180	0,13	1,120	0,12	0,051	0,002
Высота нижней челюсти ^б	$ sto - gn / tri - sto $	0,279	0,03	0,255	0,03	0,127	5,492E-7*
	$ sto - gn / gl - sto $	0,459	0,05	0,428	0,05	0,087	0,000041*
	$ sto - gn / n - sto $	0,526	0,06	0,503	0,06	0,038	0,008
	$ sto - gn / sn - sto $	1,775	0,25	1,745	0,23	0,004	0,402
Ширина нижней челюсти ^б	$ go - go / zy - zy $	0,794	0,03	0,817	0,03	0,153	3,1083E-8*
	$ go - go / n - gn $	0,963	0,06	1,042	0,05	0,329	9,4214E-18*
Нижнечелюстной индекс ^б	$ sto - gn / go - go $	0,359	0,04	0,321	0,03	0,210	4,2647E-11*
Лицевой указатель ^б	$ n - gn / zy - zy $	0,827	0,04	0,542	0,03	0,215	2,4771E-11*
Верхнелицевой указатель ^б	$ n - sto / zy - zy $	0,542	0,03	0,523	0,03	0,115	0,000002*
	$ n - ls / zy - zy $	0,484	0,03	0,470	0,02	0,079	0,000101*
Относительная ширина верхней части лица (fWHR) ^б	$ zy - zy / n - sto $	1,849	0,10	1,915	0,09	0,115	0,000002*
	$ zy - zy / n - ls $	2,070	0,11	2,133	0,10	0,079	0,000101*
Полный верхнелицевой указатель ^б	$ gl - ls / zy - zy $	0,564	0,03	0,561	0,03	0,002	0,518
	$ gl - sto / zy - zy $	0,622	0,03	0,614	0,03	0,013	0,118
Межзрачковое расстояние ^{б,г}	$ pu - pu / zy - zy $	0,439	0,02	0,437	0,02	0,003	0,483
Мягкие ткани							
Расстояние между бровями ^б	$ sm - sm / zy - zy $	0,205	0,03	0,222	0,04	0,057	0,001
Расстояние между глазами ^б	$ en - en / zy - zy $	0,254	0,02	0,255	0,02	0,001	0,678
Толщина верхней губы ^б	$ ls - sto / ls - li $	0,446	0,04	0,427	0,04	0,049	0,002
Толщина нижней губы ^б	$ sto - li / ls - li $	0,554	0,04	0,573	0,04	0,049	0,002
Форма рта ^б	$ ls - li / ch - ch $	0,402	0,06	0,404	0,06	<0,001	0,867
Индекс ширины рта ^б	$ ch - ch / zy - zy $	0,324	0,02	0,311	0,02	0,076	0,000140*
Носовой указатель ^б	$ al - al / n - sn $	0,688	0,05	0,656	0,05	0,105	0,000006*
Отношение высоты к ширине видимой области глаз (среднее) ^б	$ ps - pi / ex - en ^d$	0,284	0,05	0,331	0,04	0,215	2,3693E-11*

Примечания: Число параметров: 67 уникальных (+2 дублирующие инверсные – fWHR и верхнелицевой индекс). М – среднее значение, σ – стандартное отклонение η^2 (частная) –

размер эффекта; p – статистическая значимость половых различий (в соответствии с анализом, проведенным методом общих линейных моделей).

$N_{(муж)}=98$, $N_{(жен)}=89$.

^a Определения точек даны в Таблице 1.

^b Параметры, которые были основаны на ранее проводившихся измерениях, известных в литературе: [Бунак, 1941; Дебец, 1951; Алексеев, Дебец, 1964; Балужева, Веселовская, 1989; Дубов, 1992; Дубова, 2003; Stirrat, Perret, 2010; Tanikawa et al., 2016].

^b Параметры, которым были даны определения в рамках настоящего исследования: Rostovtseva et al., 2020a.

^г Несмотря на то, что зрачок сам по себе относится к мягким тканям, межзрачковое расстояние отражает краниологические особенности.

^д $|ex - en|$ рассчитывался с использованием формулы для длины отрезка: $\sqrt{a^2 + b^2}$, где $a=X_2 - X_{1(ex - en)}$, $b=Y_2 - Y_{1(ex - en)}$. Из-за горизонтальной симметризации координат значения $|ex - en|$ совпадали для правого и левого глаза. * статистически значимо на уровне $p < 0,01$ после применения коррекции Бонферрони с учетом 67 тестов.

Полученные результаты (Табл. 4) показали, что форма лица мужчин и женщин имела четкие различия по набору относительных параметров:

1. Женские лица, по сравнению с мужскими, характеризовались достоверно большей относительной высотой лобной области, измеренной от *trichion* до *nasion*. Относительная высота лба, измеренная от *trichion* до *glabella*, была немного больше у женщин, чем у мужчин, однако в этом случае половые различия были значительно менее выражены. Это позволяет говорить о том, что форма нижней части лобной кости ($|gl - n|$; «высота области бровей» в Таблице 4) вносила существенный вклад в наблюдаемые половые различия относительной высоты лба. Высота области бровей ($|gl - n|$) по отношению к различным параметрам высоты лица (морфологическая высота лица, высота верхней части лица, высота средней части лица) была достоверно больше у женщин, чем у мужчин ($p < 0,001$). В то же время, отношение высоты области бровей ($|gl - n|$) к высоте остальной части лба ($|tri - gl|$) не демонстрировало выраженных половых различий. Это означает, что

для женщин была характерна бóльшая относительная высота лба в общем ($|tri - n|$) ($p < 0,001$), с более или менее равномерным развитием лобной области и области бровей в высотном направлении, по сравнению с мужчинами. Поскольку в настоящем исследовании форма лица исследовалась в двухмерной аппроксимации (фотография), такие соотношения гипотетически могут указывать на то, что при трехмерном рассмотрении у женщин лобная область будет более плоской по всей высоте (до *nasion*), в то время как у мужчин в области бровей может наблюдаться более крутой скос от *glabella* к *nasion*. Такое предположение подтверждается исследованием трехмерной формы лица у японцев (Tanikawa et al., 2016).

2. Соответственно, женщины имели достоверно более низкие значения морфологической высоты лица ($|n - gn|$) по отношению к физиономической высоте лица ($|tri - gn|$), чем мужчины ($p < 0,001$). Однако вертикальные размеры средней и верхней высоты лица, измеренные как от *glabella*, так и от *nasion* ($|gl - sn|$; $|n - sn|$; $|gl - ls|$; $|gl - sto|$) различались между мужчинами и женщинами только по отношению к высоте нижней части лица ($|sn - gn|$) и высоте нижней челюсти (аппроксимации высоты симфиза) ($|sto - gn|$), при этом мужчинам были характерны более низкие значения этих соотношений. Поскольку достоверных половых различий в перечисленных высотных параметрах средней части лица по отношению к физиономической высоте лица ($|tri - gn|$) обнаружено не было, основной эффект полового диморфизма, должно быть, проявлялся в форме нижней части лица (см. ниже).
3. Относительная высота альвеолярного отростка верхней челюсти (аппроксимации: $|sn - ls|$, $|sn - sto|$) не демонстрировала выраженного полового диморфизма.
4. Достоверные половые различия были выявлены в относительной высоте нижней части лица ($|sn - gn|$), а также форме нижней челюсти. Женщинам были характерны более низкие значения высоты нижней

части лица ($|sn - gn|$) и высоты нижней челюсти (высоты симфиза) ($|sto - gn|$) по сравнению с мужчинами ($p < 0,0001$); однако эти различия были существенны только по отношению к высотам, включающим лобную область ($|tri - sn|$, $|tri - sto|$, $|gl - sn|$, $|gl - sto|$), которые, как уже обсуждалось выше, имели более высокие значения у женщин, что могло послужить причиной наблюдаемых различий. Более надежная информация о половом диморфизме была получена в отношении общей формы нижней челюсти, включавшей и высотные, и широтные параметры. Нижнечелюстной диаметр (или бигониальная ширина $|go - go|$) имел значительно более высокие значения у женщин, чем у мужчин, как по отношению к скуловому диаметру ($|zy - zy|$), так и морфологической высоте лица ($|n - gn|$) ($p < 0,00001$). Нижнечелюстной индекс ($|sto - gn|/|go - go|$) также имел более высокие значения у женщин, чем у мужчин ($p < 0,00001$), что указывает на то, что у женщин были более низкие и широкие нижние челюсти.

5. Женские лица, по сравнению с мужскими, в целом были более широкими и низкими. Это наблюдалось как для относительной ширины лица (лицевого индекса $|n - gn|/|zy - zy|$), так и относительной ширины верхней части лица, измеренной как до *stomion* ($|zy - zy|/|n - sto|$) ($p < 0,00001$), так и до *labiale superius* ($|zy - zy|/|n - ls|$) ($p = 0,0001$). **Это означает, что у бурятских женщин были достоверно более высокие значения относительной ширины верхней части лица (fWHR), чем у мужчин, что не характерно для каких-либо популяций в мире, изученных на сегодняшний день с проведением статистического анализа.**

Половые различия морфологии мягких тканей:

1. Выраженные различия между мужчинами и женщинами были выявлены в соотношении высоты к ширине видимой области глаз ($|ps - pi|/|ex - en|$),

при этом женщины имели более округлые глаза, в то время как у мужчин глазные щели были относительно более узкие ($p < 0,001$).

2. Женщины имели более низкие значения носового указателя ($|al - al|/|n - sn|$), чем мужчины ($p < 0,001$), что говорит о том, что у мужчин были значительно более широкие носы в области крыльев носа (учитывая, что средняя высота лица ($|n - sn|$) не демонстрировала существенного полового диморфизма).
3. Был выявлен ряд небольших половых различий в морфологии других мягких тканей. У мужчин был относительно более широкий рот, чем у женщин ($|ch - ch|/|zy - zy|$; $p < 0,001$), относительно более полная верхняя губа ($|ls - sto|/|ls - li|$), в то время как у женщин нижняя губа была относительно толще ($|sto - li|/|ls - li|$) ($p = 0,002$). Также у мужчин брови были относительно более узко посажены ($|sm - sm|/|zy - zy|$), по сравнению с женщинами ($p = 0,001$).

Таким образом, полученные результаты показали, что бурятские мужчины имели относительно более низкие значения высоты лба и области бровей, относительно более высокие и узкие нижние челюсти, и относительно более узкие лица (как для относительной ширины верхней части лица, так и в целом для всей области морфологической высоты лица) по сравнению с бурятскими женщинами. У бурятских мужчин также были более узкие глазные щели, относительно более узко посаженные брови, более широкие в области носы в области крыльев носа и более полные верхние губы, чем у женщин.

Для того чтобы оценить, какие из рассмотренных параметров наиболее точно предсказывают индивидуальную половую принадлежность, был проведен дополнительный анализ методом регуляризованной ридж-регрессии с десятикратной кросс-валидацией. Эта процедура была необходима, т.к. простое сравнение размеров эффектов (η^2 [частная], Табл. 4) не позволяет оценить относительный вклад каждого из параметров в описание

полоспецифических особенностей формы лица (Fritz et al., 2012; Richardson, 2011). Регуляризованная регрессия позволяет избежать избыточной подгонки модели, когда число независимых переменных (предикторов) велико, а размер выборки относительно мал. Выбор именно ридж-регрессии был продиктован тем, что значимая роль независимых переменных, включенных в модель, уже была подтверждена (т.е. независимые переменные выбирались не случайным образом). Пол был назначен зависимой переменной. Независимыми переменными для регрессионного анализа выступили параметры лица из описанного выше списка, роль которых была подтверждена уровнем статистической значимости $\leq 0,01$ после коррекции Бонферрони для 67 тестов (Табл. 4). Некоторые параметры, представленные в Таблице 4, частично перекрывались (по определению). Например, высота лба описывалась несколькими параметрами, которые различались аппроксимацией к *nasion* или *glabella*. Изначально это давало возможность оценить, какая аппроксимация (*nasion* или *glabella*) является более информативной. Для регрессионного же анализа, в случае если несколько таких частично перекрывающихся параметров демонстрировали высокодостоверные половые различия, только один (наиболее значимый) параметр выбирался для включения в модель.

В итоге в анализ были включены 16 параметров. Из двух вариантов относительной ширины верхней части лица ($|zy - zy|/|n - sto|$; $|zy - zy|/|n - ls|$) для анализа был выбран индекс, основанный на измерении верхней высоты лица от *nasion* до *stomion*, т.к. он демонстрировал более значимые половые различия (Табл. 4). По всей видимости, это связано с тем, что у бурятских мужчин верхняя губа была относительно толще, чем у женщин (Табл. 4). Это говорит о том, что при измерении fWHR по верхнему краю губ значения этого признака сильно вмешиваются особенности формы мягких тканей (губ). Измерение fWHR до *stomion* проводится другими авторами среди монголоидов [Tanikawa et al., 2016], а также в негроидных популяциях [Robertson, Kingsley, 2018], у которых толщина губ очень велика, что не позволяет адекватно оценить относительную ширину верхней части лица при

измерении по верхнему краю губ. Результаты показали, что девять из включенных в регрессионную модель параметров лица были достоверно значимы. Впоследствии незначимые параметры были исключены из модели и ридж-регрессия проведена еще раз с оставшимися девятью предикторами. Все девять параметров сохранили свою значимость в новой модели. Результаты регрессии представлены в Таблице 5.

Модель оказалась способной предсказать индивидуальную половую принадлежность с вероятностью 61% ($R^2=0,61$) на основе девяти параметров формы лица ($p[\text{модели}] < 0,1E-30$).

Таблица 5. Относительный вклад основных параметров лица в определение индивидуальной половой принадлежности

Зависимая переменная: пол (женский)					
Предикторы в уравнении регрессии					
Область лица	Параметр	Определение	B	p	
Область бровей	Относительная высота области бровей	$ gl - n / n - gn $	0,164	<0,001	
Глаза	Отношение высоты к ширине видимой области глаз	$ ps - pi / ex - en $	0,162	<0,001	
Нижняя часть лица	Относительная ширина нижней челюсти	$ go - go / zy - zy $	0,145	<0,001	
		$ go - go / n - gn $	0,135	<0,001	
	Нижнечелюстной индекс	$ sto - gn / go - go $	-0,088	<0,001	
Нос	Носовой указатель	$ al - al / n - sn $	-0,126	<0,001	
Область лба	Относительная высота лба	$ tri - n / n - gn $	0,099	<0,001	
Область рта	Относительная ширина рта	$ ch - ch / zy - zy $	-0,090	0,001	
Верхняя часть лица	Относительная ширина верхней части лица (fWHR)	$ zy - zy / n - sto $	0,074	0,003	

Примечания: Представлены результаты регуляризованной ридж-регрессии. Зависимая переменная (пол): 0 = мужской, 1 = женский. Оптимальная модель выбиралась в результате процедуры десятикратной кросс-валидации.

B – коэффициенты регрессионного уравнения, P – статистическая значимость.

$N_{(\text{муж})}=98$, $N_{(\text{жен})}=89$; $R^2 = 0,614$; $P(\text{модели}) < 0,1E-30$.

Результаты настоящего исследования подтвердили, что у бурятских мужчин значения относительной ширины верхней части лица (fWHR) в

среднем ниже, чем у бурятских женщин. Это, в первую очередь, позволяет говорить о том, что высокие значения этого признака не обязательно связаны с высоким (мужским) уровнем маскулинизации и тестостерона в частности. В одном из исследований с участием представителей европеоидного происхождения была показана положительная связь между значениями относительной верхней ширины лица и уровнем циркулирующего тестостерона у мужчин [Lefevre et al., 2013] (однако см. [Bird et al., 2016; Hodges-Simeon et al., 2016]). Результаты настоящей работы позволяют предположить, что у бурят такая связь может иметь обратное направление, что ставит вопрос о механизмах полоспецифического морфогенеза в популяциях с различающимися генетическими и экологическими особенностями.

4.3. Связь значений пальцевого индекса с формой лица

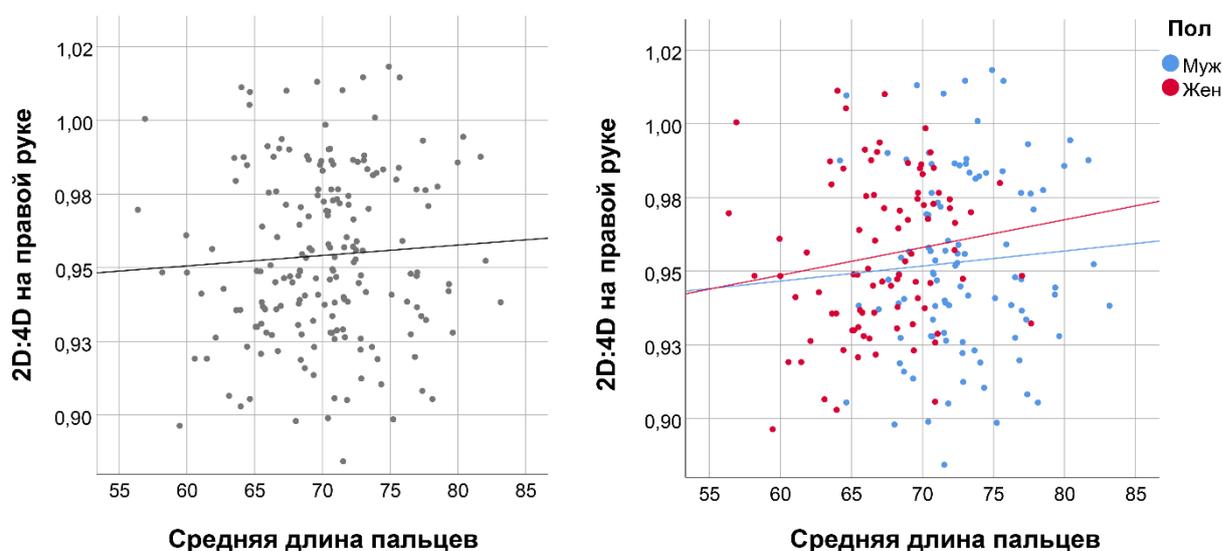
Прежде, чем приступать к анализу связи пальцевого индекса с формой лица молодых бурят, были проанализированы связи значений 2D:4D с возрастом и полом, а также оценен возможный эффект аллометрии для пальцевого индекса.

Регрессионный анализ не показал значимых связей пальцевого индекса с возрастом ни для мужчин ($R^2 < 0,0001$, $p=0,968$), ни для женщин ($R^2 < 0,001$, $p=0,889$). В среднем, у праворуких бурятских женщин значения пальцевых индексов на правой руке были выше ($0,96 \pm 0,03$), чем у бурятских мужчин ($0,95 \pm 0,03$), однако эти различия не были статистически значимы (t-критерий Стьюдента: $t = -0,590$, $p=0,556$).

В литературе встречается критика использования пальцевого индекса в качестве предиктора пренатальной андрогенизации, основанная на предположении, что наблюдаемые половые различия в значениях 2D:4D (у мужчин индекс обычно ниже, чем у женщин) связаны с эффектами аллометрии, т.е. с эффектом общих размеров тела и темпов роста [Forstmeier, 2018; Kratochvíl, Flegr, 2009; Lolli et al., 2017]. Поскольку мужчины в среднем

обычно крупнее, чем женщины, то была выдвинута гипотеза, что за счет неравномерного роста второго и четвертого пальцев рук, при котором четвертый палец растет быстрее второго, наблюдаемые половые различия будут являться не свидетельством воздействия половых гормонов, а лишь побочным эффектом половых различий в общих размерах тела. Эта концепция, по всей видимости является несостоятельной, поскольку эмпирические данные не подтверждают наличия связи общих размеров и значений пальцевых индексов [Бутовская, Буркова, 2020] (см. ниже). Тем не менее, для проверки возможного аллометрического эффекта, который предполагает наличие отрицательной связи между значениями пальцевого индекса и размером кисти (соответственно, длиной пальцев кисти) был проведен регрессионный анализ значений 2D:4D и средней длины второго и четвертого пальцев рук (сумма длин второго и четвертого пальцев на правой руке, поделенная на два). Результаты анализа для всей выборки ($Beta = 0,029$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,705$), также как и для мужчин ($Beta = 0,033$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,762$) и женщин ($Beta = 0,118$, $R^2 = 0,014$, $p = 0,298$) по отдельности не показали связи значений пальцевого индекса со средней длиной пальцев.

Рисунок 6. Связь значений пальцевого индекса на правой руке с длиной пальцев

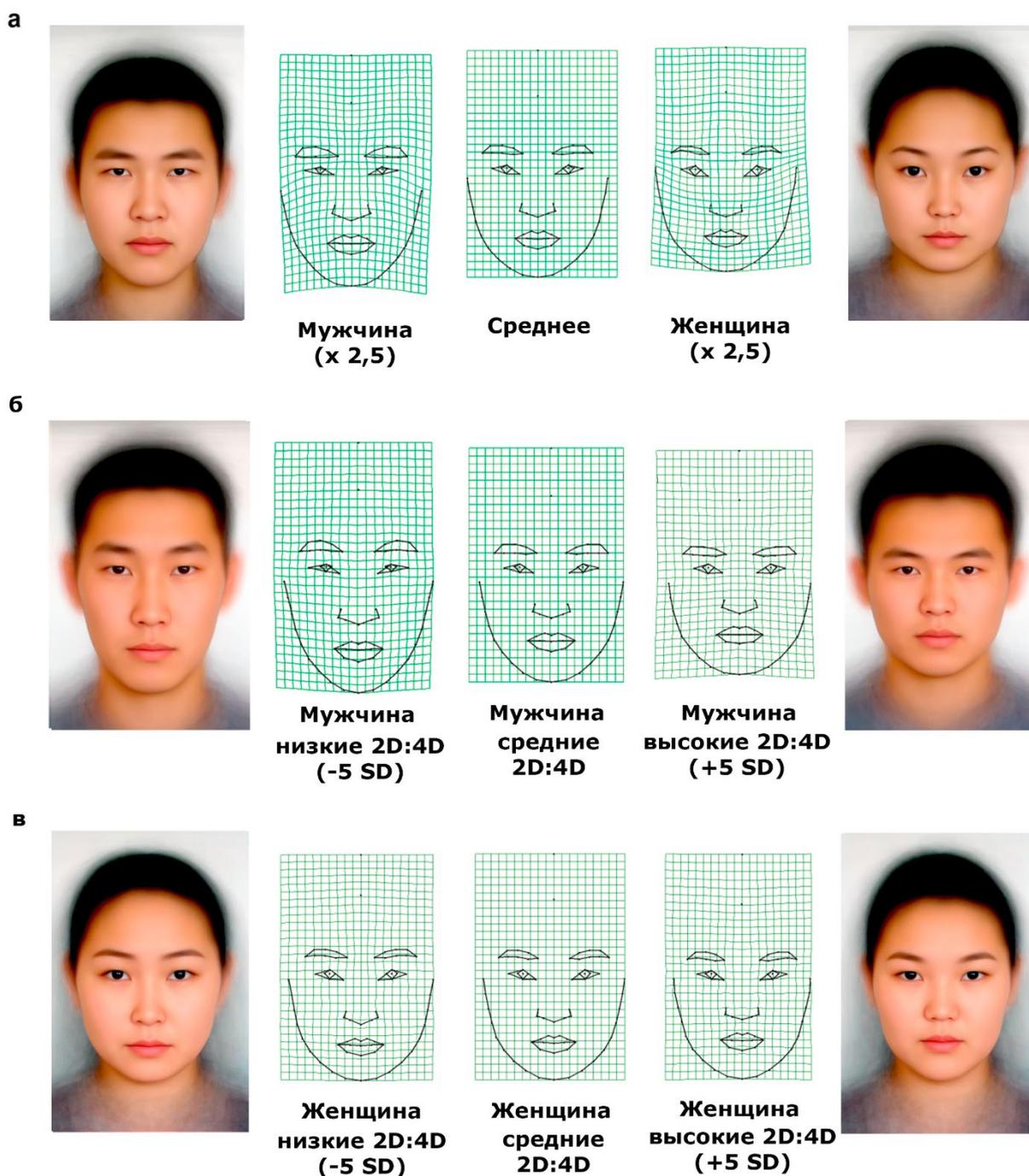


Примечание: Результаты регрессионного анализа: для всей выборки (слева: $Beta = 0,029$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,705$); для мужчин (справа, голубым: $Beta = 0,033$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,762$); и для женщин (справа, красным: $Beta = 0,118$, $R^2 = 0,014$, $p = 0,298$).

Более того, даже если проигнорировать отсутствие статистической значимости, коэффициенты регрессионного уравнения во всех случаях имели положительные значения, что никак не может указывать на наличие даже следов отрицательной связи. Следовательно, более низкие значения 2D:4D в нашей выборке не были ассоциированы с более длинными пальцами, что не подтверждает концепцию аллометрии по данному признаку. Этот результат является лишь малой долей аналогичных результатов, полученных в ходе большого кросс-популяционного эмпирического исследования эффекта аллометрии на значения пальцевого индекса [Butovskaya, Burkova, Apalkova, Dronova, Rostovtseva, et al., 2021]. В этой работе была рассмотрена выборка из 7582 человек (3802 мужчины и 3780 женщин) – представителей трех больших рас, населяющих Европу ($N=3043$), Африку ($N=2844$) и Азию ($N=1695$). Анализ, проведенный в вышеупомянутом исследовании по всей выборке, также не подтвердила состоятельности концепции аллометрии, как ведущего фактора наблюдаемых различий в значениях 2D:4D между мужчинами и женщинами.

Для того чтобы оценить связь значений пальцевых индексов с формой лица мужчин и женщин, прокрустовы координаты формы лица были регрессированы на значения 2D:4D на правой руке для праворуких мужчин и женщин по отдельности. Перестановочный тест выявил статистически значимую связь формы лица и пальцевого индекса только для мужчин ($N = 88$, $R^2 = 0,03$, $p = 0,036$), в то время как для женщин статистически значимой связи обнаружено не было ($N = 80$, $R^2 < 0,01$, $p = 0,773$).

Рисунок 7. Половые различия в форме лица бурят (а) и различия в форме лица, связанные со значениями 2D:4D правой руки для мужчин (б) и женщин (в)



Для удобства визуального сравнения, на Рисунке 7 представлены:

- (а) половые различия в форме лица молодых бурят (справа находится женское лицо с полоспецифическими признаками преувеличенными в 2,5 раза от среднего; слева – мужское лицо с соответствующим преувеличением);
- (б) различия в форме лица мужчин, ассоциированные со значениями пальцевых индексов (справа представлена форма лица мужчин с высокими значениями пальцевых индексов с преувеличением на 5 ст. откл. от среднего; слева – форма лица мужчин с низкими значениями пальцевых индексов с соответствующим преувеличением);
- (в) различия в форме лица женщин, ассоциированные со значениями пальцевых индексов (справа представлена форма лица женщин с высокими значениями пальцевых индексов с преувеличением на 5 ст. откл. от среднего; слева – форма лица женщин с низкими значениями пальцевых индексов с соответствующим преувеличением).

Во всех случаях численное значение фактора преувеличения для упрощения визуального восприятия различий было выбрано произвольным образом (с учетом размаха наблюдаемых эффектов).

При рассмотрении деформационных решеток, представленных на Рисунке 7 (б), можно отметить, что для мужчин более низкие значения 2D:4D (что предположительно соответствует более высокому уровню пренатальной андрогенизации) были ассоциированы с набором полоспецифических черт лица, в целом характерных для мужчин в рассматриваемой популяции. Так, мужчинам с низкими значениями пальцевых индексов были свойственны относительно более узкие лица с бóльшей высотой лица, а также относительно более узкие глаза. В то же время, высокие значения пальцевых индексов (предположительно низкая степень пренатальной андрогенизации) были ассоциированы с чертами лица мужчин, напоминающими женские. Однако не все полоспецифические морфометрические признаки формы лица мужчин соответствовали вариации в форме, которая объяснялась значениями пальцевых индексов. В частности, такие параметры как расстояние между глазами и бровями, а также относительная высота лба, которые были

отличительными признаками для мужчин и женщин (Табл. 4), остались не затронутыми (или даже демонстрировали обратное направление) при рассмотрении их в качестве функции от значений пальцевых индексов. Таким образом, основные различия в форме лица мужчин, связанные с 2D:4D были локализованы в средней части лица, и выражались в ее заметном удлинении по вертикальной оси, в то время как области лба и бровей не демонстрировали различий в ожидаемом направлении.

Для женщин связь формы лица со значениями пальцевых индексов оказалась очень слабой, что, вероятно, отражает значительно менее важную роль пренатального тестостерона в формировании полоспецифических черт женского лица, по сравнению с мужчинами.

Для количественной оценки описанных различий в форме лица мужчин с высокими и низкими значениями пальцевых индексов, был проведен регрессионный анализ с использованием регуляризованной ридж-регрессии с десятикратной кросс-валидацией, включавшей все дискретные признаки формы лица, представленные в Таблице 4.

Результаты анализа выявили всего четыре признака, которые были достоверно связаны со значениями пальцевых индексов, но после исключения из модели всех незначимых предикторов, достоверная связь сохранилась лишь для двух параметров. Мужчинам с низкими значениями 2D:4D были характерны относительно более узкие глаза и низкая относительная ширина верхней части лица (fWHR), по сравнению с мужчинами, у которых пальцевой индекс имел высокие значения. Полученные результаты представлены в Таблице 6.

Результаты оценки вклада дискретных параметров в объяснение наблюдаемых различий в форме лица мужчин с высокими и низкими значениями пальцевых индексов подтвердили визуализированный на Рисунке 6 результат, воспроизведенный методом геометрической морфометрии (хотя статистическая значимость самой модели была на уровне тренда). Также полученная количественная оценка показала информативность относительной

ширины верхней части лица для определения различий в форме лица бурят, предположительно связанных с уровнем пренатальных половых гормонов.

Таблица 6. Основные параметры формы лица мужчин, ассоциированные со значениями 2D:4D

Зависимая переменная: значения 2D:4D				
Предикторы в уравнении регрессии				
Область лица	Параметр	Определение	B	p
Глаза	Отношение высоты к ширине видимой области глаз	$ ps - pi / ex - en $	0,113	0,022
Верхняя часть лица	Относительная ширина верхней части лица (fWHR)	$ zy - zy / n - sto $	0,090	0,039

Примечания: Представлены результаты регуляризованной ридж-регрессии. Оптимальная модель выбиралась в результате процедуры десятикратной кросс-валидации.

B – коэффициенты регрессионного уравнения, p – статистическая значимость.

$N_{(муж)}=80$, $N_{(жен)}=88$; $R^2 = 0,093$; $p(модели)=0,077$.

ГЛАВА 5

ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Кросс-популяционное сравнение результатов⁵

Результаты настоящей работы показали, что форма лица современных бурят в значительной степени определяется полом (20% общей вариации формы), а также имеет некоторые особенности, ассоциированные с пальцевым индексом (предположительно отражающим уровень пренатальной андрогенизации) (объясняет 3% вариации формы лица молодых мужчин), и в меньшей мере демонстрирует связь с общими размерами (эффект аллометрии) (объясняет 1,4% вариации в форме лица бурят).

⁵ При подготовке данной главы диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrтчhyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, 8157. (WoS CC JIF 2019: 3,998; Scopus CiteScore 2019: 7,2; SJR 2019: 1,34) (доля автора: 0,11).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // *American Journal of Human Biology*. 2020. Vol. 33. № 2. P. e23458. (WoS CC JIF 2019: 1,558; Scopus CiteScore 2019: 2,6; SJR 2019: 0,57) (доля автора: 0,25).

Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020. Vol. 149. P. 105138. (WoS CC JIF 2019: 1,969; Scopus CiteScore 2019: 3,1; SJR 2019: 0,79) (доля автора: 0,25).

Butovskaya M., Rostovtseva V., Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., Sukhodolskaya E., Vasiliev V., Mesa T., Rosa A., Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №1. P. 1-15. (WoS CC JIF 2019: 1,730; Scopus CiteScore 2019: 3,8; SJR 2019: 0,72) (доля автора: 0,09).

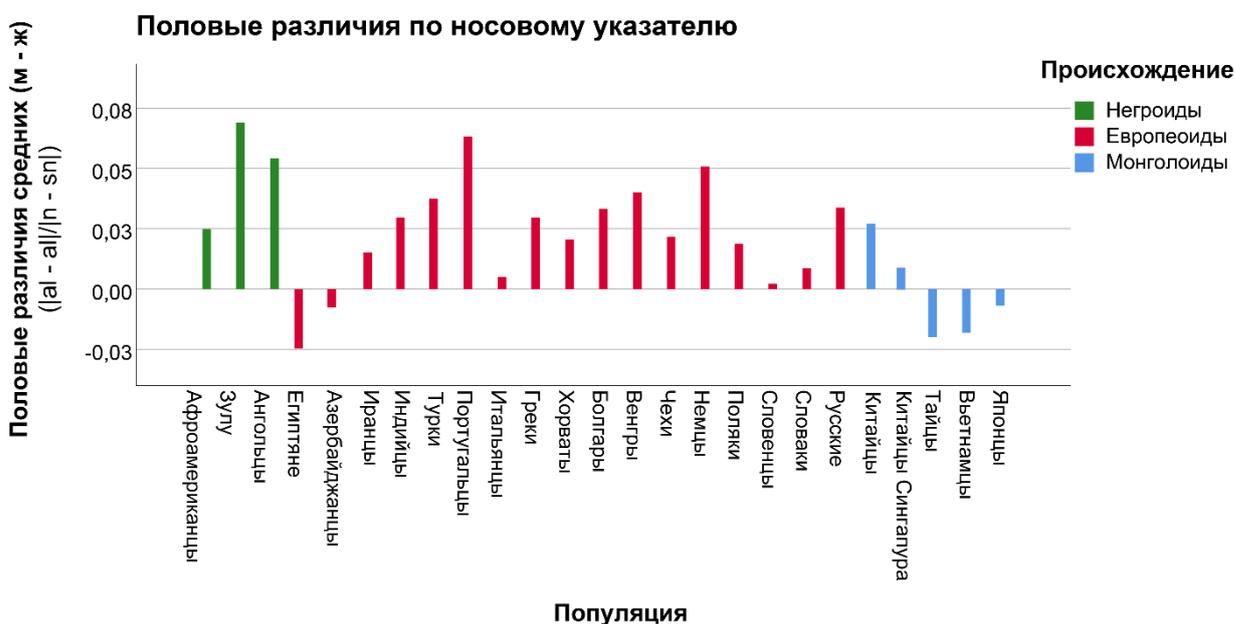
Rostovtseva V., Butovskaya M., Mkrтчhjan R. 2D:4D, Big fives and aggression in young men of Caucasian, Ural and Asian origin // *Social Evolution and History*. 2019. Vol. 18. №. 1. P. 110-126. (RSCI, RINC IF 2019: 0,108; ESCI; Scopus CiteScore 2019: 0,4; SJR 2019: 0,15) (доля автора: 0,33).

Эффект статичной аллометрии на формирование особенностей лица бурят оказался наименее ярко выраженным среди исследованных в настоящей работе факторов. Это обстоятельство указывает на то, что различия в форме лица между мужчинами и женщинами нельзя рассматривать как результат половых различий общих размеров тела. По основным признакам полового диморфизма формы лица бурят эффект аллометрии (размера) соответствовал развитию форм, более характерных для мужского пола: крупные лица были более вытянуты в высотном направлении, имели более узкую видимую область глаз, относительно более низкий лоб. В этом отношении полученный результат дополняет имеющиеся в литературе данные, полученные методом геометрической морфометрии, для европейских, африканских и южно-американских популяций [Mitteroecker et al., 2013; Kleisner et al., 2021], и также указывающие на то, что направление эффекта аллометрии в общем соответствует направлению половых различий в форме лица (более крупные формы более схожи с мужскими лицами, характерными для конкретной популяции). Однако вклад аллометрии в объяснение вариации в форме лица бурят был несоизмеримо мал (1,4 %), по сравнению с вкладом непосредственно пола (20 %). Как было показано в одной из недавних кросс-культурных работ, вклад аллометрии в объяснение различий в форме лица не одинаков в разных популяциях, и в некоторых случаях он может даже значительно превышать вклад фактора пола (например, такая ситуация была описана для Бразилии) [Kleisner et al., 2021]. Авторы вышеупомянутой работы пока не находят объяснения наблюдаемому разнообразию – ни популяционные различия в форме лица, ни популяционные особенности половых различий в росте, ни предпочтения тех или иных черт лица представителями противоположного пола, характерные для исследованных культур, не были способны объяснить наблюдаемый разброс полового диморфизма и эффекта аллометрии. Результаты настоящей работы показали, что половые различия формы лица бурят определяются набором факторов, практически не связанных с общими размерами. Более крупный размер лица

также не был связан с формированием более низких значений относительной ширины верхней части лица (fWHR), характерных для бурятских мужчин. Это справедливо не только в отношении центроидного размера лица, но и роста, т.к. бурятские мужчины, несомненно, выше бурятских женщин (по данным настоящего исследования: мужской рост $175,7 \pm 7$ см; женский рост $163,1 \pm 6$ см; t-критерий Стьюдента: $t = 9,792$; $p = 2,1419E-16$), однако женщинам в этой популяции в среднем были свойственны достоверно более высокие значения относительной верхней высоты лица, чем мужчинам. Эффекты пола и размера в данном случае были направлены в противоположные стороны. Это указывает на то, что наблюдаемый половой диморфизм по относительной ширине верхней части лица бурят не имеет отношения к эффекту аллометрии, а формируется под действием иных, не связанных с размером факторов.

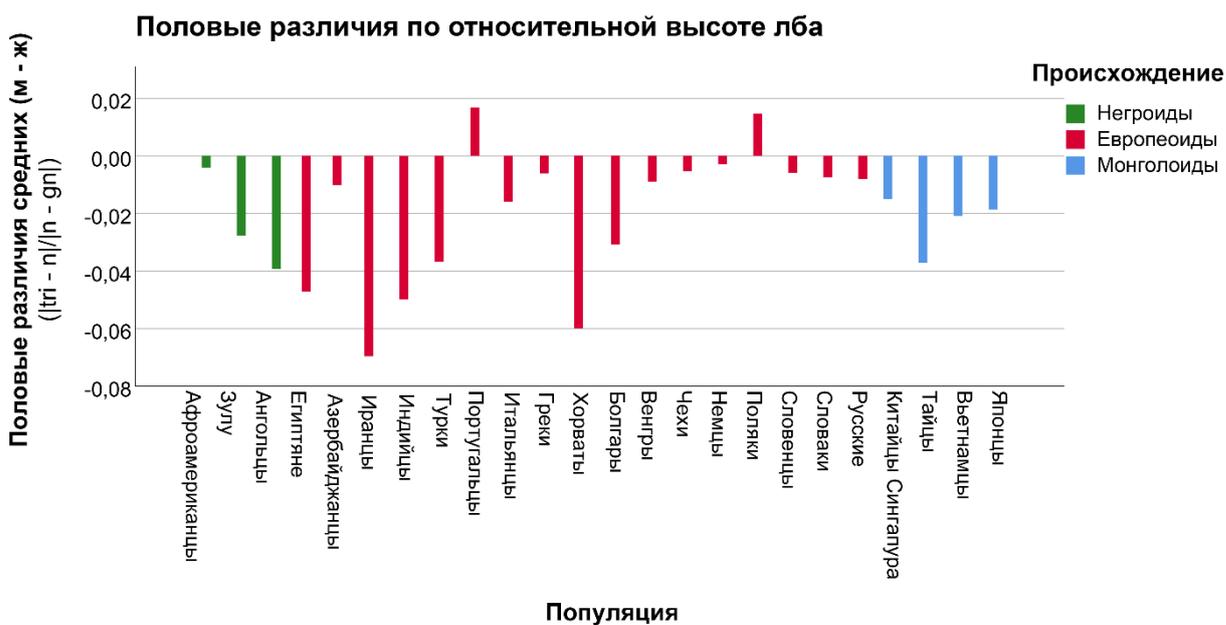
Результаты исследования показали, что у бурят присутствует выраженный половой диморфизм в форме лица (Рис. 5). Анализ относительных дискретных признаков, количественно описывающих форму в конкретных частях лица, выявил, что бурятским женщинам в среднем свойственны более широкие и низкие (в высотном направлении) лица с относительно более широкой и низкой нижней челюстью; более округлые (более схожие с европеоидными) глаза; относительно более высокий лоб (как в общем, так и в области высоты бровей); относительно более узкий нос, маленький рот и более высокие значения относительной ширины верхней части лица (fWHR), по сравнению с бурятскими мужчинами (Табл. 4). Относительно более низкая нижняя челюсть, более узкий нос (в районе крыльев носа) и более высокий лоб, по всей видимости, являются более или менее универсальными женскими особенностями, что было описано в работах, рассматривающих популяции разного расового происхождения [Butovskaya et al., 2018; Farkas et al., 2005; Fink et al., 2005; Liu et al., 2014; Tanikawa et al., 2016; Whitehouse et al., 2015; Windhager et al., 2011] (см. Рис. 8, 9 для признаков, встречающихся в литературе с использованием дискретных измерений).

Рисунок 8. Половые различия по носовому указателю (литературные данные)



Примечания: Представлены половые различия средних величин (м – ж) без статистического анализа. Используются данные: Farkas et al., 2005 (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30 для каждой из 23 популяций; средний возраст 24 года); Tanikawa et al., 2016 (N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; японцы; средний возраст 24 года).

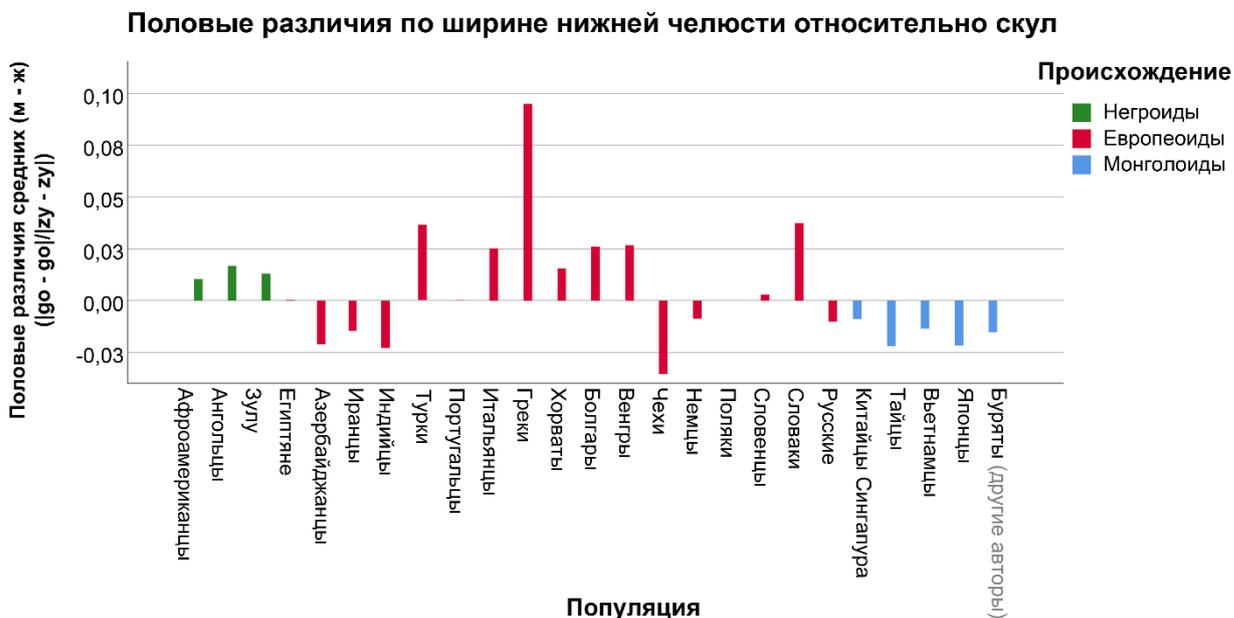
Рисунок 9. Половые различия по относительной высоте лба (литературные данные)



Примечания: Представлены половые различия средних величин (м – ж) без статистического анализа. Используются данные: Farkas et al., 2005 (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30 для каждой из 23 популяций; средний возраст 24 года); Tanikawa et al., 2016 (N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; японцы; средний возраст 24 года).

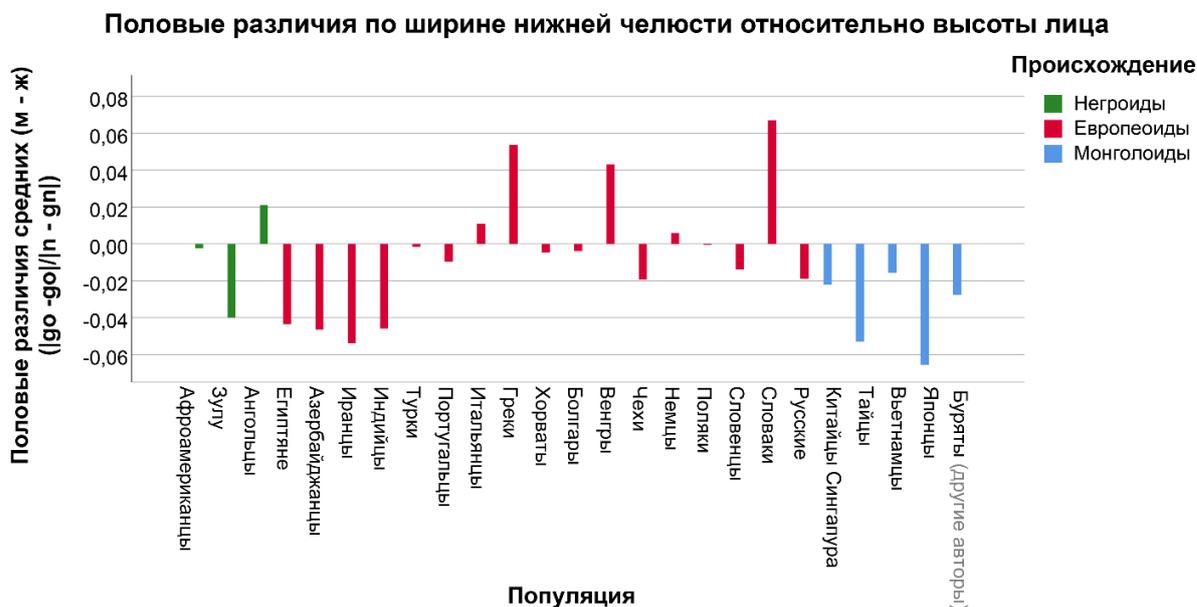
В то же время, отношение высоты симфиза нижней челюсти к нижнечелюстному диаметру ($|sto - gn|/|go - go|$) – дискретный признак, который несет информацию о форме нижней челюсти, исследовался очень мало на живых людях. В имеющихся работах на монголоидах (буряты, японцы) его значения были больше у мужчин, чем у женщин [Балуева, Веселовская, 1989; Tanikawa et al., 2016], в то время как у европеоидов (русские) [Балуева, Веселовская, 1989], этот показатель не различался между мужчинами и женщинами. В настоящей работе было показано, что для бурят отношение высоты симфиза нижней челюсти к нижнечелюстному диаметру ($|sto - gn|/|go - go|$) действительно является одним из наиболее диморфных по половому признаку показателей формы лица, при чем у женщин значения достоверно ниже, чем у мужчин (Табл. 4, 5). Как уже отмечалось, для монголоидных популяций женщинам характерны более высокие значения относительной ширины нижней челюсти по сравнению с мужчинами (см. Рис. 10, 11 для признаков, встречающихся в литературе с использованием дискретных измерений) [Farkas et al., 2005; Tanikawa et al., 2016], что отличает их от большинства европейских, афроамериканских и, по крайней мере, части африканских популяций, в которых мужчины имеют более высокие значения относительной ширины нижней челюсти, по сравнению с женщинами [Farkas et al., 2005], в том числе по данным геометрической морфометрии [Butovskaya et al., 2018; Fink et al., 2005; Whitehouse et al., 2015; Windhager et al., 2011]. Одно из недавних исследований, проведенных среди японцев, также показало, что японским женщинам свойственны глаза более округлой формы, по сравнению с мужчинами [Tanikawa et al., 2016], что позволяет предположить, что такая особенность может быть характерной для женщин, по крайней мере, в

Рисунок 10. Половые различия по ширине нижней челюсти относительно skulls (литературные данные)



Примечания: Представлены половые различия средних величин (м – ж) без статистического анализа. Используются данные: Балужева, Веселовская, 1989 (N[мужчин] = 146; N[женщин] = 186; буряты; средний возраст 35 лет); Farkas et al., 2005 (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30 для каждой из 23 популяций; средний возраст 24 года); Tanikawa et al., 2016 (N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; японцы; средний возраст 24 года).

Рисунок 11. Половые различия по ширине нижней челюсти относительно высоты лица (литературные данные)



Примечания: Представлены половые различия средних величин (м – ж) без статистического анализа. Используются данные: Балужева, Веселовская, 1989 (N[мужчин] = 146; N[женщин] = 186; буряты; средний возраст 35 лет; высота лица от *glabella*); Farkas et al., 2005 (N[мужчин] = 30; N[женщин] = 30 для каждой из 23 популяций; средний возраст 24 года); Tanikawa et al., 2016 (N[мужчин] = 100; N[женщин] = 100; японцы; средний возраст 24 года).

монголоидных популяциях. Таким образом, значительная часть лицевых признаков бурят демонстрирует половой диморфизм, схожий с таковым, описанным для других монголоидных популяций.

В то же время, один важный лицевой признак бурят показал обратное направление половых различий по сравнению с описанными в современной литературе данными – значения относительной верхней ширины лица у бурятских женщин было достоверно выше, чем у мужчин (Табл. 4, 5). Исследования представителей восточно-азиатских популяций (японцы, китайцы, корейцы) показывают, что среди них мужчинам обычно свойственны более высокие значения относительной ширины верхней части лица, чем женщинам [Nuh, 2013; Tanikawa et al., 2016] (значимых различий не обнаруживается у китайцев [Kramer, 2017; Wen, Zheng, 2020]). Интересно отметить, что в одной из работ, выполненной на фотографиях корейских знаменитостей, было показано, что корейские мужчины-знаменитости с более женственной внешностью (с более *низкими* значениями fWHR) являются более популярными в медиа и получают более высокий доход (для выборки медийных личностей в Корее половых различий по fWHR не обнаружено) [Nuh et al., 2014]. В Таблице 7 представлены литературные данные по половым различиям относительной ширины верхней части лица в восточно-азиатских популяциях. Более подробная информация по сравнительным материалам для популяций разного расового происхождения представлена в Главе 3 (Материалы и методы).

Таблица 7. Половые различия по относительной ширине верхней части лица в различных популяциях (литературные данные)

Признак	Популяция	Мужчины			Женщины			d	p
		N	M	σ	N	M	σ		
Верхнелицевой указатель	Японцы ¹	100	0,64	0,04	100	0,66	0,05	0,40	0,018
fWHR	Корейцы ²	64	1,66	0,17	45	1,38	0,30	1,19	<0,001
	Корейцы ³	47	1,78	0,13	50	1,78	0,11	0,00	–
	Китайцы ⁴	71	2,02	0,11	73	2,04	0,13	-0,16	0,26
	Китайцы ⁵	56	2,14	0,14	79	2,11	0,11	0,16	–
Результат настоящего исследования:									
fWHR	Буряты	98	1,85	0,10	89	1,92	0,09	-0,73	<0,001

Примечание: N – число участников, M – среднее, σ – стандартное отклонение; d – размер эффекта (d Коэна), p – статистическая значимость.

¹ Tanikawa et al., 2016; ² Nuh, 2013; ³ Nuh et al., 2014 (особая выборка – корейские знаменитости; авторы исследования делают вывод, что мужчины с более низкими значениями fWHR более популярны в медиа и имеют более высокий доход); ⁴ Wen, Zheng, 2020; ⁵ Kramer, 2017.

Важно отметить, что в настоящей работе были не просто обнаружены достоверные различия средних значений относительной ширины верхней части лица для бурятских мужчин и женщин, а было показано, что этот признак входит в набор основных признаков, определяющих полоспецифическую внешность бурят. Это, наряду с достоверной связью с пальцевым индексом, говорит о том, что у бурят fWHR явно сцеплен с полом.

Противоположное направление полового диморфизма по этому признаку, выявленное для бурят в настоящей работе, не может объясняться возможными половыми различиями в толщине мягких тканей лица, характерными именно для этой популяции. Несмотря на то, что, в общем, женщинам свойственна более высокая толщина мягких тканей в области скуловых дуг [Веселовская, 1991], чем мужчинам, все же в соответствии с результатами ультразвукового исследования степень полового диморфизма толщины мягких тканей лица бурят в этой области ниже, чем в ряде других

монголоидных популяций (корейцы, казахи) и сходна с таковой для представителей ряда европеоидных групп (русские, литовцы) [Веселовская, 1991].

Обнаружение такого инверсного полового диморфизма по признаку, который также связывается некоторыми авторами с уровнем тестостерона у (европеоидных) мужчин [Lefevre et al., 2013], ставит под вопрос универсальность механизмов морфогенеза под действием половых гормонов. Это также относится и к вопросу о половых различиях в форме губ, когда утверждается, что для европеоидных женщин характерны относительно более полные губы, по сравнению с мужчинами [Hennessy et al., 2002] (однако см. [Ferrario et al., 2000a, 2000b]), что даже теоретически связывается некоторыми исследователями с уровнем эстрогенов [Johnston, 2006]. В работе, представленной Таникавой с соавторами [Tanikawa et al., 2016], которая проводилась среди японцев, более полные (толстые) губы не являлись характерным признаком для женщин, по сравнению с мужчинами. Результаты настоящей же работы даже показывают, что бурятским мужчинам характерны достоверно более полные (толстые) верхние губы, по сравнению с женщинами (Рис. 5, Табл. 4).

В настоящей работе была продемонстрирована непосредственная связь формы лица бурят с маркером пренатальной андрогенизации – пальцевым индексом 2D:4D (Рис. 7, Табл. 6). В более ранних работах других авторов уже была показана такая связь у представителей популяций другого происхождения [Fink et al., 2005; Meindl et al., 2012; Schaefer et al., 2005; Weinberg et al. 2014]. В одном из исследований, участниками которого были мальчики европеоидного происхождения в возрасте от 4 до 11 лет, была выявлена связь пальцевого индекса с формой лица [Meindl et al., 2012]. Это свидетельствует в поддержку того, что пальцевой индекс можно рассматривать именно как маркер допубертатной андрогенизации, т.к. связь была зафиксирована в детском возрасте – до наступления полового созревания. Однако сравнение результатов, полученных в настоящей работе, с

результатами вышеуказанных исследований позволяет говорить о том, что половые различия в форме лица и, соответственно, особенности формы лица, ассоциированные с пальцевым индексом, могут различаться между популяциями. В целом более узкие лица, вытянутые в высотном направлении, и, в частности, более узкий контур нижней части лица в вышеперечисленных исследованиях был характерен для мужчин (и мальчиков) европеоидного происхождения с высокими значениями пальцевых индексов. Это, по крайней мере отчасти, соответствовало форме лица, свойственной женщинам в этих популяциях (европеоиды). В то же время низкие значения пальцевого индекса были характерны для мужчин с относительно более широкими лицами, что было особенно сильно выражено в форме нижней части лица [Fink et al., 2005], и соответствовало особенностям, характерным в целом для мужчин [Farkas et al., 2005]. В настоящей работе, рассматривающей бурят (монголоиды), наблюдаемые особенности формы лица, ассоциированные с пальцевым индексом, носили несколько инверсный характер, что соответствовало направлению полового диморфизма именно в этой популяции (Рис. 7). Часть полоспецифических черт лица не была ассоциирована со значениями пальцевых индексов как в настоящем исследовании, так и в работах, проведенных в Европе [Fink et al., 2005; Schaefer et al., 2005]. Это свидетельствует о том, что существуют и другие механизмы полоспецифического морфогенеза, такие как воздействие половых гормонов на более поздних стадиях онтогенеза (перинатальной [Whitehouse et al., 2015], пубертатной [Verdonck et al., 1999]), а также влияние генетических факторов [Liu et al., 2012; Richmond et al., 2018], которые приводят к наблюдаемым половым различиям в форме лица.

Отсутствие связи между 2D:4D и формой определенных частей лица может быть причиной нулевых результатов в исследованиях, рассматривающих лишь ограниченное число дискретных признаков или неполную форму лица. Так, ассоциаций между формой лица и значениями пальцевых индексов не было выявлено в работе А. Уайтхауса с коллегами

[Whitehouse et al., 2015], которые основывали свой анализ всего на 21 лицевой точке без какой-либо информации о контурах лица и форме видимой области глаз.

Отсутствие достоверной связи формы лица с пальцевыми индексами среди женщин соответствует результатам, полученным Б. Финком с коллегами [Fink et al., 2005] на европеоидной выборке.

Результаты настоящей работы показали, что если пальцевой индекс может рассматриваться в качестве маркера пренатальной андрогенизации, то вклад пренатальных гормонов может, по крайней мере, частично объяснить формирование полоспецифических мужских особенностей формы лица в конкретной популяции. Важно отметить, что в исследованиях воздействия андрогенов на формирование полоспецифических признаков, популяционная однородность исследуемых выборок должна строго соблюдаться, во избежание нулевых или противоречивых результатов.

5.2. Отечественные краниологические материалы

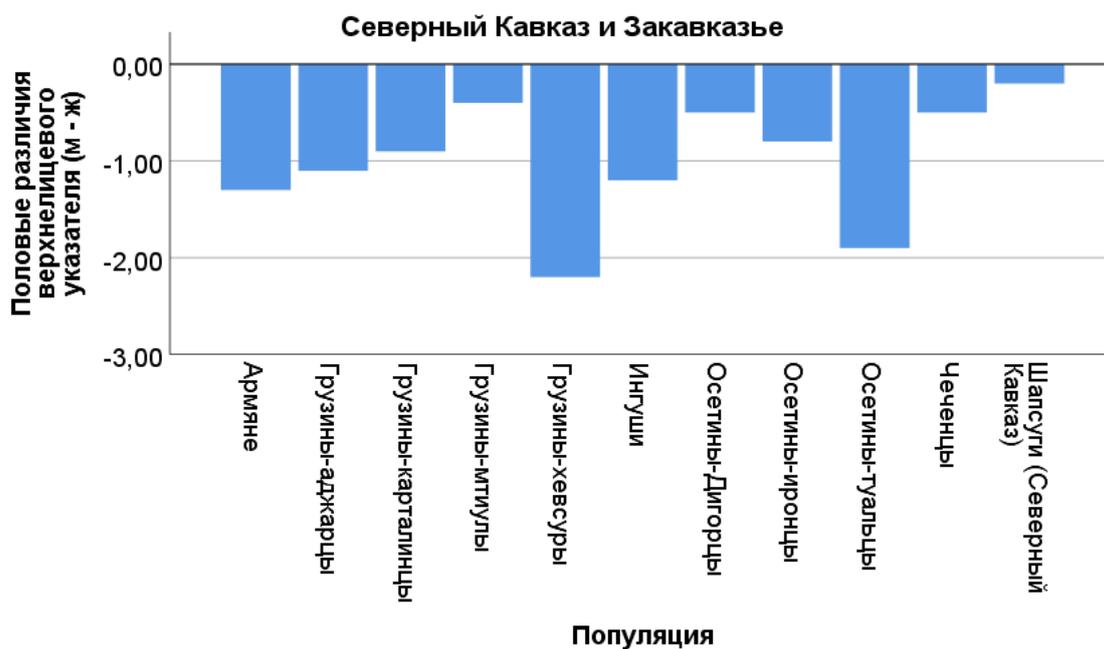
Как уже отмечалось, в российских работах советского и более поздних периодов представлены огромные массивы краниологических данных по многочисленным народам Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии, которые как раз выпадают из поля зрения международного сообщества [Алексеев, 1963, 1969; Дебец, 1948, 1951; Левин, 1953; Исмагулов, 1970; Арутюнов, Сергеев, 1975; Томтосова, 1980; Мамонова, 1961, 1980; и др.; см. Алексеев, Гохман, 1984]. В настоящей работе не проводится прямых сравнений краниологических признаков и признаков, полученных с помощью обработки фотографий живых людей, поскольку результаты, полученные с помощью методов оценки этих признаков (прямые измерения на черепе и измерения расстояний на двумерной проекции лица человека, соответственно) различаются. Помимо этого сама изменчивость краниологических признаков и морфологических показателей, измеренных на живых людях, также могут

различаться, что обусловлено особенностями мягких тканей лица. В международных работах, все же сравнения краниологических признаков и признаков, измеренных с помощью фотографий лиц живых людей, имеют довольно широкое распространение [Geniole et al., 2015; Kramer, 2017; Weston et al., 2007], однако корректность такого подхода пока остается спорной.

Тем не менее, в работах отечественных краниологов представлены средние значения верхнелицевых указателей (отношения верхней высоты лица к скуловому диаметру; 48:45 по Мартину – инвертированный краниологический аналог относительной ширины верхней части лица) для мужчин и для женщин из различных популяций в обширном историческом срезе, и этот материал нельзя было оставить без внимания. Число проведенных исследований и охваченных популяций колоссально и полноценный анализ этого материала выходит за рамки настоящей работы, но визуализация даже небольшой его части уже позволяет уловить некоторые тенденции.

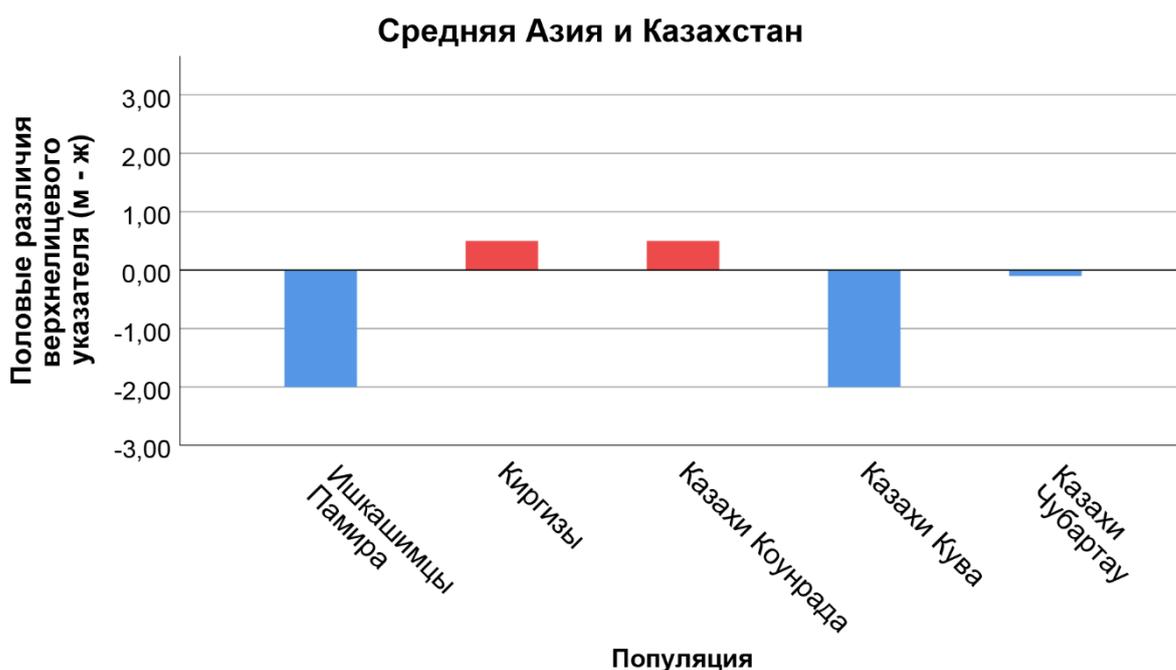
На Рисунках 12, 13, 14 представлены половые различия по средним величинам значений верхнелицевых указателей из близких к современности серий с территорий Кавказа и Закавказья (Рис. 12), Средней Азии и Казахстана (Рис. 13), а также Сибири и Дальнего Востока (Рис. 14), описанных в монографии В. П. Алексеева и И. И. Гохмана [Алексеев, Гохман, 1984]. Рассмотрены только те серии, в которых женских и мужских черепов было не менее, чем по десять (в большинстве случаев это около 30-40 каждого пола, но есть и большие выборки – более ста каждого пола). На Рисунке 15 представлено географическое распределение этих половых различий: синим цветом отмечены группы, в которых половой диморфизм по верхнелицевому указателю имел направление, соответствующее общепризнанному в международной литературе направлению полового диморфизма по fWHR (т.е. у мужчин лица в среднем шире в верхней части лица, чем у женщин); красным цветом отмечены популяции, в которых половой диморфизм по верхнелицевому указателю имел «инверсный» характер (т.е. у мужчин лица в

Рисунок 12. Половые различия средних значений верхнелицевого указателя в сериях близких к современности (Северный Кавказ и Закавказье)



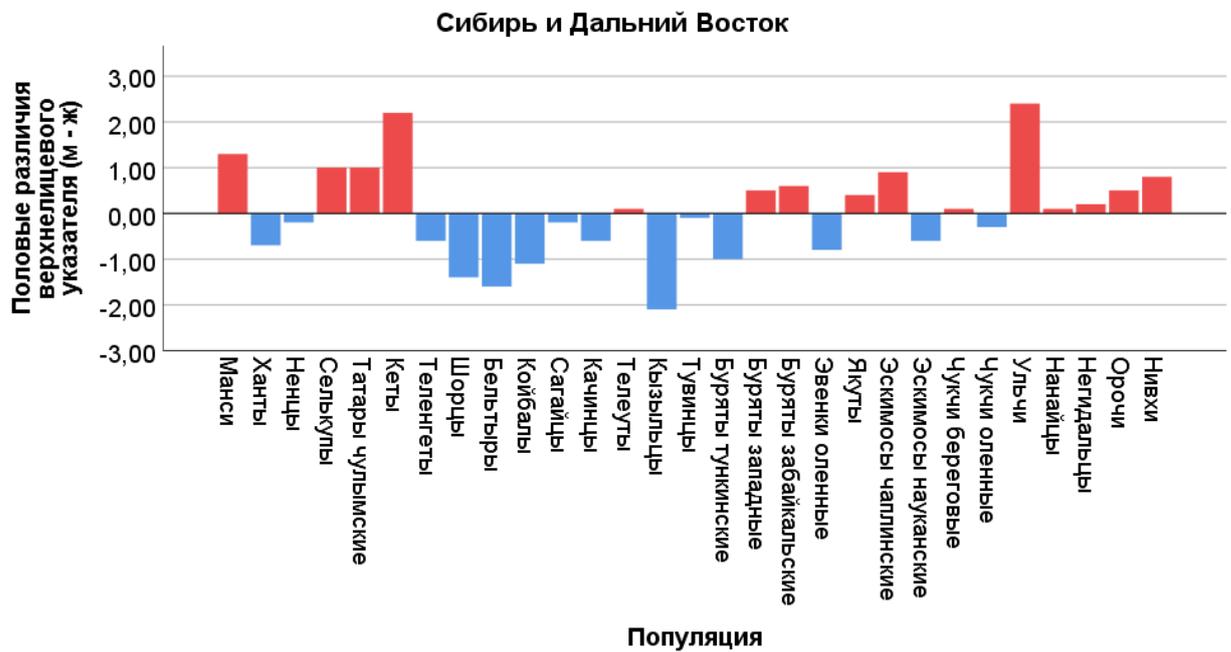
Примечание: рисунок выполнен по материалам: Алексеев, Гохман, 1984.

Рисунок 13. Половые различия средних значений верхнелицевого указателя в сериях близких к современности (Средняя Азия и Казахстан)



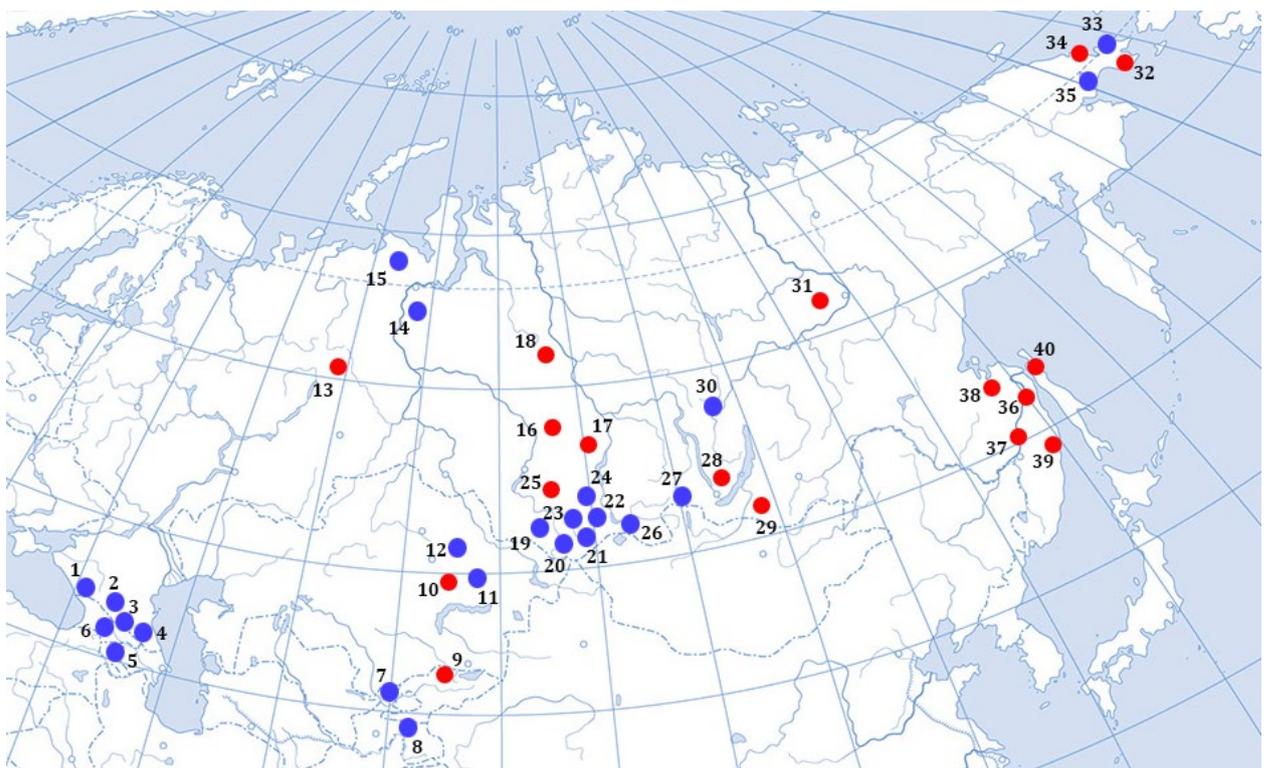
Примечание: рисунок выполнен по материалам: Алексеев, Гохман, 1984.

Рисунок 14. Половые различия средних значений верхнелицевого указателя в сериях близких к современности (Сибирь и Дальний Восток)



Примечание: рисунок выполнен по материалам: Алексеев, Гохман, 1984.

Рисунок 15. Географическое распределение половых различий по верхнелицевому указателю в краниологических сериях близких к современности



Примечания: на рисунке представлены серии с территориями Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии, Казахстана, Сибири и Дальнего Востока, в которых женских и мужских черепов не менее, чем по десять.

Направление полового диморфизма рассчитывалось как разница средних между мужчинами и женщинами.

Синим цветом: верхнелицевой указатель ниже у мужчин, чем у женщин ($fWHR_{(муж)} > fWHR_{(жен)}$); красным цветом: верхнелицевой указатель выше у мужчин, чем у женщин ($fWHR_{(муж)} < fWHR_{(жен)}$).

Северный Кавказ и Закавказье: 1 - шапсуги, 2 - ингуши, 3 - три группы осетин, 4 - чеченцы, 5 - четыре группы грузин, 6 - армяне.

Средняя Азия и Казахстан: 7 - узбеки Ташкента, 8 - ишкашимцы, 9 - киргизы, 10 - казахи Коунрада, 11 - казахи Чубартау, 12 - казахи Кува.

Сибирь и Дальний Восток: 13 - манси, 14 - ханты, 15 - ненцы, 16 - селькупы, 17 - татары чулымские, 18 - кеты, 19 - теленгеты, 20 - шорцы, 21 - бельтыры, 22 - койбалы, 23 - сагайцы, 24 - качинцы, 25 – телеуты, 26 – кызыльцы и тувинцы, 27 - буряты тункинские, 28 - буряты западные, 29 - буряты забайкальские, 30 - эвенки оленные, 31 - якуты, 32 - эскимосы чаплинские, 33 - эскимосы науканские, 34 - чукчи береговые, 35 - чукчи оленные, 36 - ульчи, 37 - нанайцы, 38 - негидальцы, 39 - орочи, 40 – нивхи.

Рисунок выполнен по материалам [Алексеев, Гохман, 1984].

среднем уже в верхней части лица, чем у женщин). Статистическая значимость половых различий в данном случае не рассматривается.

Как видно из Рисунка 7 «обычный» вариант полового диморфизма, при котором верхнелицевой указатель оказывался ниже у мужчин, чем у женщин ($fWHR_{(муж)} > fWHR_{(жен)}$) встречался в краниологических сериях значительно чаще и был характерен для более западных областей и Южной Сибири (повсеместно на Северном Кавказе и Закавказье, а также в районах Алтая и Тувы). В свою очередь, вариант, при котором верхнелицевой указатель оказывался выше у мужчин, чем у женщин ($fWHR_{(муж)} < fWHR_{(жен)}$) встречался в краниологических сериях из Центральной и Восточной Сибири и Дальнего Востока. В частности такое направление половых различий было характерно

для приамурских популяций Дальнего Востока (ульчи, нанайцы, негидальцы, орочи, нивхи; также к этому списку можно добавить айнов [Дебец, 1951]), для центрально-сибирских популяций (селькупы, кеты, якуты), а также для манси и отдельных групп чукчей и эскимосов. Аналогична ситуация и с бурятами, населявшими прибайкальские территории. Из трех территориальных групп, выделенных Г. Ф. Дебецем [1951], а именно – западные буряты, забайкальские буряты и тункинские буряты – у первых двух групп средние значения верхнелицевого указателя были выше у мужчин, чем у женщин ($fWHR_{(муж)} < fWHR_{(жен)}$). Тункинские же буряты, локализованные в районах Восточного Саяна, являлись этнотерриториальной группой бурят, наиболее близкой к тувинцам (как по географическому положению, так и по антропологическому облику) [Томтосова, 1980]. В свою очередь, тувинцам были свойственны более низкие мужские значения верхнелицевого указателя по сравнению с женщинами. В свете рассмотренных данных не лишним будет также упомянуть, что более высокие средние значения верхнелицевого указателя на мужских черепах по сравнению с женскими ($fWHR_{(муж)} < fWHR_{(жен)}$) отмечались у близких к современности монголов и калмыков [Дебец, 1951]. В то же время для краниологических серий из китайских, корейских и японских популяций характерны более низкие значения этого признака для мужчин («обычный» половой диморфизм») [Kramer, 1917].

Несмотря на то, что эти материалы не являются доказательством того, что в перечисленных популяциях действительно будет наблюдаться инверсный вариант полового диморфизма по относительной ширине верхней части лица, тем более, что во многих случаях различия средних были совсем незначительными, однако представленная на Рисунке 15 картина не лишена смысла. Большая часть популяций, в которых был отмечен «инверсный» половой диморфизм по верхнелицевому указателю относятся к автохтонным сибирским и дальневосточным группам, а также к группам монгольской ветки (буряты, калмыки, монголы). Интересно, что в одном из исследований Y-хромосомных гаплогрупп было показано, что по гаплогруппе N1c1 бурятам

наиболее близки монголы, но также телеуты, якуты и киргизы (см. Рис. 15, краниологическая серия № 9). В свою очередь, известно, что существует и внутрипопуляционная дифференциация бурят, при чем забайкальские буряты демонстрируют тесное генетическое родство с монголами, а западные буряты (верховья Ангары, Лены) сближаются с якутами [Харьков и др., 2014].

Таким образом, анализ краниологических материалов позволяет предположить, в каких популяциях стоит в первую очередь продолжить поиск выраженного инверсного полового диморфизма по относительной ширине верхней части лица, впервые описанного для популяции современных бурят в настоящей работе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В задачи настоящей работы входило:

1. Оценка половых различий в форме лица бурят с применением современных методов анализа, позволяющих рассмотреть наиболее полный набор параметров формы лица, описать их вариацию и оценить значимость наблюдаемых различий;
2. Количественная оценка вклада аллометрии (общего размера лица) в объяснение вариации в форме лица бурят, а также оценка направления эффекта аллометрии;
3. Выявление формы лица бурят, характерной для индивидуумов с высокими и низкими значениями пальцевых индексов; сравнение особенностей формы лица, связанных с пальцевым индексом бурят, с таковыми у представителей европеоидных популяций, описанных в литературе.

Выводы

1. Буряты являются популяцией с ярко выраженным половым диморфизмом формы лица. Пол объясняет 20% вариации в форме лица современных молодых бурят, при этом направление полового диморфизма соответствует описанному для других монголоидных популяций, за исключением направления половой изменчивости по значениям относительной ширины верхней части лица (fWHR). Для бурят характерны половые различия в направлении достоверно более низких значений отношения ширины к верхней высоте лица для мужчин по сравнению с женщинами, что выделяет эту популяцию на фоне других исследованных на сегодняшний день групп. Буряты являются первой популяцией, для которой был описан половой диморфизм в направлении достоверно более низких значений относительной ширины верхней части лица для мужчин по сравнению с женщинами. Этот

результат свидетельствует о том, что данный признак может проявлять разнонаправленный диморфизм в разных популяциях, что, в свою очередь, ставит вопрос о механизмах полоспецифического морфогенеза и факторах, оказывающих на него влияние.

2. Эффект аллометрии (общего размера) объясняет 1,4% вариации в форме лица современных молодых бурят. В целом направление аллометрического эффекта для бурят соответствует таковому для других описанных в литературе популяций, т.е. более крупные лица ассоциированы с более мужеподобной формой, однако вклад фактора аллометрии несоизмеримо мал по сравнению с вкладом самого фактора пола. При этом общий размер не оказывает достоверного влияния на формирование более низких значений относительной ширины верхней части лица (fWHR), более того эффекты пола и размера на значения относительной верхней ширины лица направлены в противоположные стороны.
3. Пальцевой индекс 2D:4D объясняет 3% вариации в форме лица современных бурятских мужчин, в то время как для женщин значимой связи не обнаружено. У бурятских мужчин более низкие значения 2D:4D (более высокий уровень пренатальной андрогенизации) связаны с выраженностью полоспецифических черт лица, в целом характерных для бурятских мужчин. Это соответствует отчасти обратному направлению связи формы лица и 2D:4D, описанному для представителей европеоидных популяций. Таким образом, пальцевой индекс 2D:4D способен предсказывать направление полового диморфизма формы лица мужчин в популяциях, где он носит отчасти инверсный характер.

Поскольку буряты являются первой популяцией, для которой был выявлен выраженный инверсный половой диморфизм по значениям относительной ширины верхней части лица (fWHR), то причины

наблюдаемого явления еще предстоит выяснить в будущем. По предварительным оценкам такие различия могут быть вызваны целым набором факторов, включая адаптацию к экологическим условиям территории, на которой происходило формирование данной популяции, особенности полового отбора, а также генетико-автоматические процессы, происходившие с предковыми популяциями в прошлом.

Перспективы дальнейшей разработки темы

Полученные в настоящей работе результаты ставят большое количество вопросов, тем самым открывая множество перспектив для дальнейших исследований. Среди первостепенных задач, которые возникают при попытках понять природу обнаруженного явления, можно отметить:

1. Расширение исследований в этом направлении в сторону других популяций Сибири и Дальнего Востока России для получения более общего представления о характере исследуемого явления, возможности проводить сравнительный анализ, исследовать потенциальные экологические и генетические факторы;
2. Воспроизведение полученных результатов более совершенными методами (например, с использованием анализа формы лица в трехмерном измерении);
3. Проведение исследований вклада влияния уровня пубертатных гормонов на формирование полового диморфизма особенностей формы лица;
4. Исследование потенциального вклада метисации в формирование полоспецифических черт лица, а также их связи с функцией системы половых гормонов.

Список используемой литературы

1. Аксянова Г. А. Проявление полового диморфизма в антропологическом облике народов Северной Евразии // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2011. Т. 2. № 15. С. 125-141.
2. Аксянова Г. А., Евтеев А. А. (2009). Межгрупповая изменчивость полового диморфизма в строении черепа у коренного населения Северной и Центральной Азии // Этнографическое обозрение. 2009. № 1. С. 61-78.
3. Алексеев В. П. Происхождение хакасского народа в свете данных антропологии / Материалы и исследования по археологии, этнографии и истории Красноярского края. Красноярск: Красноярское книжное издательство, 1963. С. 135-164.
4. Алексеев В. П. Происхождение народов Восточной Европы. М: Наука, 1969.
5. Алексеев В. П. Происхождение народов Кавказа: краниологическое исследование. М: Наука, 1974.
6. Алексеев В. П., Гохман И. И. Антропология азиатской части СССР. М: Наука, 1984.
7. Алексеев В.П., Дебец Г.Ф. Краниометрия (методика антропологических исследований). М: Наука, 1964.
8. Алексеев В. П., Мамонова Н. Н. К палеоантропологии эпохи неолита верховьев Лены // Советская этнография. 1979. №. 5. С. 49.
9. Алексеева Т. И. Географическая среда и биология человека. М: Мысль, 1977.
10. Алексеева Т. И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М: Изд-во МГУ, 1986.
11. Алексеева Т. И., Бужилова А П., Медникова М. Б., Добровольская М. В. (ред.). Антропозкология Северо-восточной Азии: Чукотка, Камчатка, Командорские острова. М.: ТАУС, 2008.

12. Алексеева Т.И., Павловский О.М., Бацевич В.А., Самойлова Г.С., Спицын В.А., Спицына Н.Х., Медникова М.Б., Ясина О.В. Антропозкология Центральной Азии. М.: Научный мир, 2005.
13. Арутюнов С.А., Сергеев Д.А. Проблемы этнической истории Берингоморья: Эквенский могильник. М.-Берлин: Директ-Медиа, 2014.
14. Багашев А. Н. (отв. ред.). Очерки культурогенеза народов Западной Сибири. Т. 4. Томск: Изд-во Томского университета, 1998.
15. Базалийский В. И., Ливерс А. Р., Хаверкорт К. М., Пежемский Д. В., Тютрин А. А., Туркин Г. В., Вебер А. В. Ранненеолитический комплекс погребений могильника Шаманка II (по материалам раскопок 1998-2003 гг.) // Известия Лаборатории древних технологий ИрГТУ. 2006. Вып. 4. С. 80-103.
16. Балужева Т. С., Веселовская Е. В. Новый комплекс антропологических признаков в пластической реконструкции // Советская этнография. 1989. № 3. С. 48-59.
17. Бец Л. В. Антропологические аспекты изучения гормонального статуса человека: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.14. Москва, 2000.
18. Бец Л.В. Эколого-популяционный аспект изучения гормонального статуса человека // На путях биологической истории человечества. М.: ИЭА РАН, 2002. С. 232- 258.
19. Бец Л.В., Щуплова И.С., Анохина Е.В., Поварницын С.С., Чтецов В.П. Характеристика компонентного состава массы тела у студентов и студенток Российского университета дружбы народов // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2013. № 3. С. 74-87.
20. Боруцкая С. Б., Васильев С. В., Герасимова М. М. Анализ морфологических особенностей скелета эскимосов Гренландии и Канады в связи с адаптацией к арктическому климату // Сибирские исторические исследования. 2020. №3. С. 102-129.
21. Бужилова А. П. Homo sapiens. История болезни. М: Языки славянской культуры, 2005.
22. Бунак В.В. Антропометрия. М., 1941.

23. Бунак В. В. Череп человека и стадии его формирования у ископаемых людей и современных рас. Изд-во Акад. Наук СССР, 1959.
24. Бунак В.В. Лицевой скелет и факторы, определяющие вариации его строения // Антропологический сборник II (ТИЭ. Новая серия. Т. L). М: Изд-во АН СССР, 1960. С. 84-152.
25. Бунак В. В. Род Номо, его возникновение и последующая эволюция. М: Наука, 1980.
26. Бутовская М. Л. Эволюция группового поведения приматов как предпосылки антропогенеза // Советская этнография. 1987. №. 1. С. 52-69.
27. Бутовская М. Л. Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. Фрязино: Век-2 (Наука сегодня), 2004.
28. Бутовская М.Л., Буркова В.Н. Пальцевой индекс как маркер пренатальной андрогенизации и его прогностическая ценность для антропологов и эволюционных психологов: "За" и "Против" // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2020. № 2. С. 26 – 40.
29. Бутовская М. Л., Мкртчян Р. А. Пальцевой индекс и черты личности у армянских студентов: половые различия // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2016. №. 1. С. 76-85.
30. Бутовская М.Л., Апалькова Ю.И., Феденок Ю.Н. 2D:4D, самооценки по агрессии, склонности к риску и чертам личности у парашютистов // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2017. № 2. С. 54–60.
31. Бутовская М.Л., Веселовская Е.В., Кондратьева А.В., Просикова Е.А. Морфо-психологические комплексы как индикаторы успешности в спорте // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2012. №2. С.29-42.
32. Бутовская М. Л., Веселовская Е. В., Левина К. В., Ростовцева В. В. Механизмы репродуктивного поведения человека: визуальные маркеры мужской привлекательности, их связь с ольфакторными маркерами,

сексуальным опытом и фазой месячного цикла у женщин-экспертов // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77 № 1. С. 63-77.

33. Бутовская М. Л., Веселовская Е. В., Постникова Е. А. Симметричность лица и выраженность полового диморфизма в его пропорциях у исанзу, традиционных земледельцев восточной Африки // *Experimental Psychology*. 2015. Т. 8. №. 4. С. 77-90.

34. Бутовская М. Л., Постникова Е. А., Веселовская Е. В., Маурер А. М., Савинецкий А. Б., Сыроежкин Г. В. Пальцевой индекс, маскулинность лица и флуктуирующая асимметрия как маркеры полового отбора в традиционных африканских популяциях хадза и дагога // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2014. №. 2. С. 18-28.

35. Бутовская М. Л., Файнберг Л. А. У истоков человеческого общества. М: Наука, 1993.

36. Веселовская Е. В. Закономерности внутригрупповой изменчивости признаков толщины мягких тканей лица // Антропологическая реконструкция / Под ред. Т. С. Балугеовой, Г. В. Лебединской. М.: Академия наук СССР, 1991. С. 68-111.

37. Веселовская Е. В. Краниофациальные пропорции в антропологической реконструкции // Этнографическое обозрение. 2015. №. 2. С. 83-98.

38. Веселовская Е. В. "Алгоритм внешности" – комплексная программа антропологической реконструкции // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2018. №. 2. С. 38-54.

39. Година Е.З. Географическая изменчивость показателей роста и развития: этнические и экологические аспекты // На путях биологической истории человечества. М.: ИЭА РАН, 2002. С. 213-231.

40. Дебец Г.Ф. Палеоантропология СССР. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1948.

41. Дебец Г.Ф. Антропологические исследования в Камчатской области (ТИЭ. Новая серия. Т. XVII). М.: Изд-во АН СССР, 1951.

42. Дерягина М. А., Бутовская М. Л. Систематика и поведение приматов. М: Энциклопедия российских деревень, 2004.
43. Дронова Д. А., Бутовская М. Л. Брачная ассортативность и ее связь с половым диморфизмом у индийцев: экспериментальные данные с использованием стимульных изображений // Сибирские исторические исследования. 2020. №1. С. 230-246.
44. Дубов А.И. Антропоскопия: методический аспект // Материалы к серии «Народы и культура». Выпуск X. Антропологические исследования. Книга 2. Новое в методике и методологии антропологических исследований. М., 1992;
45. Дубова Н.А. Признак и пол (Мировое распределение показателей полового диморфизма кефалометрических признаков) // Расы и народы. Современные этнические и расовые проблемы. 1992. № 22. С. 26-48.
46. Дубова Н. А. Внутриврасовая и внутриэтническая изменчивость показателей полового диморфизма кефалометрических признаков // Российский этнограф. 1993. С. 151-185.
47. Дубова Н. А. Соотношение биологической и социально-культурной дифференциации человечества (На примере народов Средней Азии, Северного Кавказа и Приуралья): дис. ... докт. ист. наук: 03.00.14. Москва, 2003.
48. Евтеев А. А. Проблема полового диморфизма в краниологии: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.14. Москва, 2008.
49. Исмагулов О. Население Казахстана от эпохи бронзы до современности (палеоантропологическое исследование). Алма-Ата: Изд-во "Наука" Казахской ССР, 1970.
50. Калихман Л., Бацевич В. А., Кобылянский Е. Пальцевой индекс в популяциях чувашей: частоты, половой диморфизм и ассоциация с репродуктивными показателями // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2017. №. 2. С. 45-53.

51. Козлов А. И., Козлова М. А. Кортизол как маркер стресса // Физиология человека. 2014. Т. 40. № 2. С. 123-123.
52. Левин М. Г. Древний череп с реки Шилки. КСИЭ, вып. XVIII. 1953. С. 69-75.
53. Мамонова Н. Н. Кочевники Забайкалья IX-XIII вв. по данным палеоантропологии // Антропологический сборник. 1961. № 1. С. 207-225.
54. Мамонова Н.Н. Антропологический тип древнего населения Западной Монголии по данным палеоантропологии //Сборник Музея антропологии и этнографии. 1980. Т. 36. С. 60-75.
55. Маурер А. М. Изменчивость измерительных признаков головы и лица у чувашей в зрелом и пожилом возрасте. Часть I. Мужчины. Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2018а. № 2. С. 26-37.
56. Маурер А. М. Изменчивость измерительных признаков головы и лица у чувашей в зрелом и пожилом возрасте. Часть I. Мужчины. Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2018б. № 3. С. 21-32.
57. Маурер А. М., Бацевич В. А., Пермякова Е. Ю., Ясина О. В. Сравнительные исследования возрастной и временной динамики кефалометрических признаков и антропологическая фотография у современных тувинских школьников при экологических изменениях в популяциях // Новые исследования Тувы. 2020. №. 4. С. 104-119.
58. Мовсесян А. А., Пежемский Д. В. Существовала ли генетическая преемственность между населением различных этапов Прибайкальского неолита? // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2015. №. 3. С. 94-104.
59. Ростовцева В. В., Бутовская М. Л. Биосоциальные механизмы кооперативного поведения у мужчин (на примере русских и бурят) // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2017. № 4. С. 107-118.
60. Ростовцева В. В., Бутовская М. Л. Социальное доминирование, агрессия и пальцевой индекс (2D: 4D) в кооперативном поведении молодых мужчин // Вопросы психологии. 2018. № 4. С. 65-80.

61. Ростовцева В. В., Мезенцева А. А., Бутовская М. Л. Кооперативное поведение и агрессия среди молодых мужчин: эффекты пренатальной андрогенизации и социальной среды // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2019. № 3. С. 42-54.
62. Тих Н. А. Предыстория общества. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970.
63. Томтосова Л.Ф. Новые материалы по краниологии современных якутов // Сборник Музея антропологии и этнографии. 1980. Т. 36. С. 121-130.
64. Файнберг Л. А. У истоков социогенеза. М.: Наука, 1980.
65. Хайруллин Р. М., Фомина А. В., Айнуллова Н. К. Вариабельность значений 2d: 4d пальцевого индекса у диких и лабораторных животных // Фундаментальные исследования. 2013. Vol. 3. №. 6. С. 611-618.
66. Харьков В. Н., Хамина К. В., Медведева О. Ф., Симонова К. В., Еремина Е. Р., Степанов В. А. Генофонд бурят: клинальная изменчивость и территориальная подразделенность по маркерам Y-хромосомы // Генетика. 2014. Т. 50. №. 2. С. 203-203.
67. Хартанович В. И. Новые материалы к краниологии саамов Кольского полуострова // Сборник Музея антропологии и этнографии. 1980. Т. 36. С. 35-47.
68. Хрисанфова Е. Н. Конституция и биохимическая индивидуальность человека. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990.
69. Хрисанфова Е. Н., Перевозчиков И. В. Антропология. М.: Изд-во Моск. ун-та: Наука, 2005.
70. Щуплова И. С., Бец Л. В. Компонентный состав массы тела и типы телосложения больных классическим сахарным диабетом 1 и 2 типа. Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. 2016. № 4. С. 101-109.
71. Abu E. O., Horner A., Kusec V., Triffitt J. T., Compston J. E. The localization of androgen receptors in human bone // The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism. 1997. Vol. 82. №. 10. P. 3493-3497.

72. Adams D., Collyer M., Kaliontzopoulou A., Baken E. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.3.2. 2021. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.

73. Almasry S. M., El Domiaty M. A., Algaidi S. A., Elbastawisy Y. M., Safwat M. D. Index to ring digit ratio in Saudi Arabia at Almadinah Almonawarah province: a direct and indirect measurement study // *Journal of Anatomy*. 2011. Vol. 218. №. 2. P. 202-208.

74. Arnold A. P. The organizational–activational hypothesis as the foundation for a unified theory of sexual differentiation of all mammalian tissues // *Hormones and behavior*. 2009. Vol. 55. №. 5. P. 570-578.

75. Auyeung B., Baron-Cohen S., Ashwin E., Knickmeyer R., Taylor K., Hackett G., Hines M. Fetal testosterone predicts sexually differentiated childhood behavior in girls and in boys // *Psychological science*. 2009. Vol. 20. № 32. P. 144-148.

76. Bakholdina V. Y., Movsesian A. A., Negasheva M. A. Association between the digit ratio (2D: 4D) and body fat distribution in Mordovian students // *Annals of human biology*. 2018. Vol. 45. №. 5. P. 414-418.

77. Bamberger A. M., Ivell R., Balvers M., Kelp B., Bamberger C. M., Riethdorf L., Löning T. Relaxin-like factor (RLF): a new specific marker for Leydig cells in the ovary // *International journal of gynecological pathology: official journal of the International Society of Gynecological Pathologists*. 1999. Vol. 18. №. 2. P. 163-168.

78. Bancroft J. The behavioral correlates of testosterone // *Testosterone: action, deficiency, substitution* / Ed. by E. Nieschlag, H. M. Behre. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. Vol. 2. P. 87-121.

79. Bardin C. W., Catterall J. F. Testosterone: a major determinant of extragenital sexual dimorphism // *Science*. 1981. Vol. 211. № 4488. P. 1285-1294.

80. Bardua C., Felice R. N., Watanabe A., Fabre A. C., Goswami A. A practical guide to sliding and surface semilandmarks in morphometric analyses // *Integrative Organismal Biology*. 2019. Vol. 1. №. 1. P. obz016.

81. Baron-Cohen S., Lutchmaya S., Knickmeyer R. Prenatal testosterone in mind: Amniotic fluid studies. Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 2006.
82. Barsoum I. B., Kaur J., Ge R. S., Cooke P. S., Yao H. H. C. Dynamic changes in fetal Leydig cell populations influence adult Leydig cell populations in mice // *The FASEB Journal*. 2013. Vol. 27. № 7. P. 2657-2666.
83. Basu A., Dube S., Basu R. Men are from Mars, women are from Venus: sex differences in insulin action and secretion // *Sex and Gender Factors Affecting Metabolic Homeostasis, Diabetes and Obesity* / Ed. by I. R. Cohen et al. Cham: Springer, 2017. P. 53-64.
84. Beking T., Geuze R. H., Groothuis T. G. G. Investigating effects of steroid hormones on lateralization of brain and behavior. *Neuromethods* // *Lateralized brain functions* / Ed. by L. Rogers, G. Vallortigara. New York: Humana Press, 2017. P. 633-666.
85. Beking T., Geuze R. H., Van Faassen M., Kema I. P., Kreukels B. P., Groothuis T. G. G. Prenatal and pubertal testosterone affect brain lateralization // *Psychoneuroendocrinology*. 2018. Vol. 88. P. 78-91.
86. Berenbaum S.A., Korman Bryk K., Nowak N., Quigley C.A., Moffat S. Fingers as a Marker of Prenatal Androgen Exposure // *Endocrinology* 2009. Vol. 150. № 11. P. 5119–5124.
87. Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex // *Homo*. 2010. Vol. 61. № 1. P. 16-32.
88. Bird B. M., Jofré V. S. C., Geniole S. N., Welker K. M., Zilioli S., Maestriperi D., Arnocky S., Carre J. M. Does the facial width-to-height ratio map onto variability in men's testosterone concentrations? // *Evolution and Human Behavior*. 2016. Vol. 37. № 5. P. 392–398.
89. Bird R. Cooperation and conflict: The behavioral ecology of the sexual division of labor // *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 1999. Vol. 8. № 2. P. 65-75.

90. Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. New York: Cambridge University Press, 1991.
91. Bowles S. Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors? // *Science*. 2009. Vol. 324. № 5932. P. 1293-1298.
92. Brown T., Barrett M. J. A roentgenographic study of facial morphology in a tribe of Central Australian Aborigines // *American journal of physical anthropology*. 1964. Vol. 22. № 1. P. 33-42.
93. Bütikofer A., Figlio D.N., Karbownik K., Kuzawa C.W., Salvanes K.G. Evidence that prenatal testosterone transfer from male twins reduces the fertility and socioeconomic success of their female co-twins // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2019. Vol. 116. № 14. P. 6749-6753.
94. Butovskaya M., Burkova V., Apalkova J., Dronova D., Rostovtseva V., Karelin D., Mkrtchyan R., Negasheva M., Batsevich V. Sex, population origin, age and average digit length as predictors of digit ratio in the three large world populations // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, 8157.
95. Butovskaya M., Burkova V., Karelin D., Fink B. Digit ratio (2D: 4D), aggression, and dominance in the Hadza and the Datoga of Tanzania // *American Journal of Human Biology*. 2015. Vol. 27. № 5. P. 620-627.
96. Butovskaya M., Burkova V., Karelin D., Filatova V. The association between 2D: 4D ratio and aggression in children and adolescents: cross-cultural and gender differences // *Early Human Development*. 2019. Vol. 137. P. 104823.
97. Butovskaya M., Fedenok J., Burkova V., Manning J. Sex differences in 2D: 4D and aggression in children and adolescents from five regions of Russia // *American Journal of Physical Anthropology*. 2013. Vol. 152. № 1. P. 130-139.
98. Butovskaya M., Rostovtseva V., Butovskaya P., Burkova V., Dronova D., Filatova V., ... Lazebny O. Oxytocin receptor gene polymorphism (rs53576) and digit ratio associates with aggression: comparison in seven ethnic groups // *Journal of physiological anthropology*. 2020. Vol. 39. №. 1. P. 1-15.

99. Butovskaya M., Sorokowska A., Karwowski M., Sabiniewicz A., Fedenok J., Dronova D., ... Sorokowski P. Waist-to-hip ratio, body-mass index, age and number of children in seven traditional societies // *Scientific reports*. 2017. Vol. 7. № 1. P. 1-9.
100. Butovskaya M.L., Vasilyev V.A., Lazebny O.E., Burkova V.N., Kulikov A.M., Mabulla A., Shibalev D.V., Ryskov A.P. Aggression, digit ratio, and variation in the androgen receptor, serotonin transporter, and dopamine D4 receptor genes in African foragers: the Hadza // *Behavioural genetics*. 2012. Vol. 42. № 4. P. 647-662.
101. Butovskaya M. L., Windhager S., Karelin D., Mezentseva A., Schaefer K., Fink B. Associations of physical strength with facial shape in an African pastoralist society, the Maasai of Northern Tanzania // *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13. № 5. e0197738.
102. Campbell C. J., Fuentes A., Mackinnon K. C., Bearder S., Stumpf R. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press, 2007.
103. Carnahan S. J., Jensen-Seaman M. I. Hominoid seminal protein evolution and ancestral mating behavior // *American Journal of Primatology*. 2008. Vol. 70. № 10. P. 939-948.
104. Carré J. M., McCormick C. M. In your face: facial metrics predict aggressive behaviour in the laboratory and in varsity and professional hockey players // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008. Vol. 275. № 1651. P. 2651-2656.
105. Cassini M. H. Sexual size dimorphism and sexual selection in primates // *Mammal Review*. 2020. Vol. 50. P. 231-239.
106. Celec P., Ostatníková D., Hodosy J. On the effects of testosterone on brain behavioral functions // *Frontiers in neuroscience*. 2015. Vol. 9. P. 12.
107. Cheng Y., Chou K. H., Decety J., Chen I. Y., Hung D., Tzeng O. L., Lin C. P. Sex differences in the neuroanatomy of human mirror-neuron system: a voxel-based morphometric investigation // *Neuroscience*. 2009. Vol. 158. № 2. C. 713-720.

108. Clarkson T. R., Sidari M. J., Sains R., Alexander M., Harrison M., Mefodeva V., Pearson S., Lee a. J., Dixon, B. J. A multivariate analysis of women's mating strategies and sexual selection on men's facial morphology. *Royal Society Open Science*. 2020. Vol. 7. № 1. P. 191209.
109. Claude J. *Morphometrics with R*. New-York: Springer, 2008.
110. Codesal J., Regadera J., Nistal M., Regadera-Sejas J., Paniagua R. Involution of human fetal Leydig cells. An immunohistochemical, ultrastructural and quantitative study // *Journal of anatomy*. 1990. Vol. 172. P. 103.
111. Cohen-Bendahan C. C., Buitelaar J. K., Van Goozen S. H., Cohen-Kettenis P. T. Prenatal exposure to testosterone and functional cerebral lateralization: a study in same-sex and opposite-sex twin girls // *Psychoneuroendocrinology*. 2004. Vol. 29. №. 7. P. 911-916.
112. Coquerelle M., Bookstein F. L., Braga J., Halazonetis D. J., Weber G. W., Mitteroecker P. (2011). Sexual dimorphism of the human mandible and its association with dental development // *American journal of physical anthropology*. 2011. Vol. 145. № 2. P. 192-202.
113. Cosgrove K. P., Mazure C. M., Staley J. K. Evolving Knowledge of Sex Differences in Brain Structure, Function, and Chemistry // *Biological Psychiatry*. 2007. Vol. 62. № 8. P. 847–855.
114. Danborno B., Adebisi S. S., Adelaiye A. B., Ojo S. A. Relationship between digit ratio (2D: 4D) and birth weight in Nigerians // *The Anthropologist*. 2010. Vol. 12. №. 2. P. 127-130.
115. Darwin C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray, 1871.
116. Davies A. G., Oates J. F. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*, Cambridge University Press: Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.
117. De Lisle S. P. Understanding the evolution of ecological sex differences: Integrating character displacement and the Darwin-Bateman paradigm // *Evolution Letters*. 2019. Vol. 3. № 5. P. 434-447.

118. Dorenzo G.V., Stynoski J.L. Patterns of second-to-fourth digit length ratios (2D: 4D) in two species of frogs and two species of lizards at La Selva, Costa Rica // *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. 2012. Vol. 295. № 4. P. 597-603.
119. Dixon A. F. Sexual selection and the origins of human mating systems. Oxford, UK: Oxford University Press, 2009.
120. Dong L., Jelinsky S. A., Finger J. N., Johnston D. S., Kopf G. S., Sottas C. M., Hardy M. P., Ge R. S. Gene expression during development of fetal and adult Leydig cells // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2007. Vol. 1120. № 1. P. 16-35.
121. Dryden I. L. shapes: Statistical Shape Analysis. R package version 1.2.5. 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=shapes>
122. Farkas L. G., Katic M. J., Forrest C. R. International anthropometric study of facial morphology in various ethnic groups/races // *Journal of Craniofacial Surgery*. 2005. Vol. 16. № 4. P. 615-646.
123. Ferdenzi C., Lemaître J. F., Leongómez J. D., Roberts S. C. Digit ratio (2D: 4D) predicts facial, but not voice or body odour, attractiveness in men // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011. Vol. 278. №. 1724. P. 3551-3557.
124. Ferrario V. F., Sforza C., Schmitz J. H., Ciusa V., Colombo A. Normal growth and development of the lips: A 3-dimensional study from 6 years to adulthood using a geometric model // *The Journal of Anatomy*. 2000a. Vol. 196. № 3. P. 415–423.
125. Ferrario V. F., Sforza C., Serrao G. A three-dimensional quantitative analysis of lips in normal young adults // *The Cleft Palate-Craniofacial Journal*. 2000b. Vol. 37. № 1. P. 48–54.
126. Fink B., Grammer K., Mitteroecker P., Gunz P., Schaefer K., Bookstein F. L., Manning J. T. Second to fourth digit ratio and face shape // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2005. Vol. 272. № 1576. P. 1995–2001.

127. Fink B., Neave N., Manning J.T. Second to fourth digit ratio, body mass index, waist-to-hip ratio, and waist-to-chest ratio: their relationships in heterosexual men and women // *Annals of Human Biology*. 2003. Vol. 30. № 6. P. 728–738.
128. Fink B., Manning J. T., Neave N. Second to fourth digit ratio and the ‘big five’ personality factors // *Personality and Individual Differences*. 2004. Vol. 37. №. 3. P. 495-503.
129. Forest M. G., Sizonenko P. C., Cathiard A. M., Bertrand J. Hypophysogonadal function in humans during the first year of life: I. Evidence for testicular activity in early infancy // *The Journal of clinical investigation*. 1974. T. 53. №. 3. P. 819-828.
130. Forstmeier W. Avoiding misinterpretation of regression lines in allometry: is sexual dimorphism in digit ratio spurious? // *BioRxiv*. 2018. 298786.
131. Frayer D. W., Wolpoff M. H. Sexual dimorphism // *Annual Review of Anthropology*. 1985. Vol. 14. P. 429–473.
132. Freckleton R. P. On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. multiple regression // *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71. №. 3. P. 542-545.
133. Fritz C. O., Morris P. E., Richler J. J. Effect size estimates: Current use, calculations, and interpretation // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2012. Vol. 141. № 1. P. 2–18.
134. Fritzsche K., Arnqvist G. Homage to Bateman: Sex roles predict sex differences in sexual selection // *Evolution*. 2013. Vol. 67. №. 7. P. 1926–1936.
135. Galis F., Ten Broek C. M., Van Dongen S., Wijnaendts L. C. Sexual dimorphism in the prenatal digit ratio (2D: 4D) // *Archives of sexual behavior*. 2009. Vol. 39. №. 1. P. 57-62.
136. Geniole S. N., McCormick C. M. Facing our ancestors: Judgements of aggression are consistent and related to the facial width-to-height ratio in men irrespective of beards // *Evolution and Human Behavior*. 2015. Vol. 36. № 4. P. 279–285.

137. Geniole S. N., Denson T. F., Dixson B. J., Carré J. M., McCormick C. M. Evidence from meta-analyses of the facial width-to-height ratio as an evolved cue of threat // *PLoS One*. 2015. Vol. 10. № 7. e0132726.
138. Geniole S. N., Keyes A. E., Mondloch C. J., Carré J. M., McCormick C. M. Facing aggression: Cues differ for female versus male faces // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. № 1. P. e30366.
139. Good P. *Permutation tests: A practical guide to resampling methods for testing hypotheses*. New York: Springer, 2000.
140. Gooding D.C., Chambers B.H. Age of pubertal onset and 2nd to 4th digit ratios: Preliminary findings // *Early Human Development*. 2018. Vol. 116. P. 28-32.
141. Goossens G. H., Jocken J. W., Blaak E. E. Sexual dimorphism in cardiometabolic health: the role of adipose tissue, muscle and liver // *Nature Reviews Endocrinology*. 2020. Vol. 17. P. 47–66.
142. Grimshaw G. M., Bryden M. P., Finegan J. A. K. Relations between prenatal testosterone and cerebral lateralization in children // *Neuropsychology*. 1995. Vol. 9. № 1. P. 68.
143. Gunz P., Mitteroecker P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces // *Hystrix, the Italian journal of mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 103-109.
144. Halil M., Gurel E.I., Kuyumcu M.E., Karaismailoglu S., Yesil Y., Ozturk Z.A., Yavuz B.B., Cankurtaran M., Ariogul S. Digit (2D: 4D) ratio is associated with muscle mass (MM) and strength (MS) in older adults: Possible effect of in utero androgen exposure // *Archives of Gerontology and Geriatrics*. 2013. Vol. 56. № 2. P. 358-363.
145. Hampson E., Sankar J. S. Re-examining the Manning hypothesis: androgen receptor polymorphism and the 2D: 4D digit ratio // *Evolution and Human Behavior*. 2012. Vol. 33. № 5. P. 557-561.

146. Harrison G. A., Tanner J. M., Pilbeam D. R., Baker P. T. *Human Biology: An Introduction to Human Evolution, Variation, Growth, and Adaptability*, 3rd edn. Oxford: Oxford University Press, 1988.
147. Helle S. Does second-to-fourth digit length ratio (2D: 4D) predict age at menarche in women? // *American Journal of Human Biology*. 2010. Vol. 22. №. 3. P. 418-420.
148. Hennessy R. J., Kinsella A., Waddington J. L. 3D laser surface scanning and geometric morphometric analysis of craniofacial shape as an index of cerebrocraniofacial morphogenesis: Initial application to sexual dimorphism // *Biological Psychiatry*. 2002. Vol. 51. № 6. P. 507–514.
149. Hines M. Gender development and the human brain // *Annual review of neuroscience*. 2011. Vol. 34. P. 69-88.
150. Hodges-Simeon C. R., Albert G., Richardson G. B., McHale T. S., Weinberg S. M., Gurven M., Gaulin S. J. Was facial width-to-height ratio subject to sexual selection pressures? A life course approach // *PloS one*. 2021. Vol. 16. №. 3. P. e0240284.
151. Hodges-Simeon C. R., Sobraske K. N. H., Samore T., Gurven M., Gaulin S. J. Facial width-to-height ratio (fWHR) is not associated with adolescent testosterone levels // *PLoS One*. 2016. Vol. 11. № 4. e0153083.
152. Hoerl A. E., Kennard R. W. Ridge regression: Biased estimation for nonorthogonal problems // *Technometrics*. 1970. Vol. 12. №. 1. P. 55-67.
153. Hoerl A. E., Kennard R. W. Ridge regression iterative estimation of the biasing parameter // *Communications in Statistics-Theory and Methods*. 1976. Vol. 5. №. 1. P. 77-88.
154. Holton N. E., Yokley T. R., Froehle A. W., Southard T. E. Ontogenetic scaling of the human nose in a longitudinal sample: Implications for genus *Homo* facial evolution // *American Journal of Physical Anthropology*. 2014. Vol. 153. № 1. P. 52–60.

155. Hönekopp J. No evidence that 2D: 4D is related to the number of CAG repeats in the androgen receptor gene // *Frontiers in Endocrinology*. 2013. Vol. 4. P. 185.
156. Hönekopp J., Bartholdt L., Beier L., Liebert A. Second to fourth digit length ratio (2D:4D) and adult sex hormone levels: new data and a meta-analytic review // *Psychoneuroendocrinology*. 2007. Vol. 32. № 4 P. 313–21.
157. Hönekopp J., Schuster M. A meta-analysis on 2D: 4D and athletic prowess: Substantial relationships but neither hand out-predicts the other // *Personality and Individual Differences*. 2010. Vol. 48. №. 1. P. 4-10.
158. Hönekopp J., Watson S. Meta-analysis of digit ratio 2D: 4D shows greater sex difference in the right hand // *American Journal of Human Biology*. 2010. Vol. 22. № 5. P. 619-630.
159. Huh H. R. Digit ratios, but not facial width-to-height ratios, are associated with the priority placed on attending to faces versus bodies // *Personality and individual differences*. 2013. Vol. 54. №. 1. P. 133-136.
160. Huh H., Yi D., Zhu H. Facial width-to-height ratio and celebrity endorsements. *Personality and Individual Differences*. 2014, Vol. 68. P. 43-47.
161. Hrdlička A. *Crania of Siberia* // *American Journal of Physical Anthropology*. 1942. Vol. 29. №. 4. P. 435-481.
162. Ingalhalikar M., Smith A., Parker D., Satterthwaite T. D., Elliott M. A., Ruparel K., Hakonarson H., Gur R. E., Gur R. C., Verma R. Sex differences in the structural connectome of the human brain // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. Vol. 111. № 2. P. 823-828.
163. Jablonski N. G. *The Natural History of the Doucs and Snub-Nosed Monkeys*. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998.
164. Jaeggi A. V., Hooper P. L., Caldwell A. E., Gurven M. D., Lancaster J. B., Kaplan H. S. Cooperation between the sexes // *Chimpanzees and Human Evolution* / Ed. by M. N. Muller, R. W. Wrangham, D. R. Pilbeam. Cambridge, MA and London, England: Harvard University Press, 2017. P. 548-571.

165. Johnston V. S. Mate choice decisions: The role of facial beauty // Trends in Cognitive Sciences. 2006. Vol. 10. № 1. P. 9–13.
166. Jones D., Brace C. L., Jankowiak W., Laland K. N., Musselman L. E., Langlois J. H., Roggman L. A., Perusse D., Schweder B., Symons D. Sexual selection, physical attractiveness, and facial neoteny: Crosscultural evidence and implications [and comments and reply] // Current Anthropology. 1995. Vol. 36. № 5. P. 723–748.
167. Kalichman L., Batsevich V., Kobylansky E. Digit ratio and laterality indices: the Chuvashian study // Papers on Anthropology. 2014. Vol. 23. №. 2. P. 37-46.
168. Kalichman L., Zorina D., Batsevich V., Kobylansky E. 2D: 4D finger length ratio in the Chuvashian population // Homo. 2013. Vol. 64. №. 3. P. 233-240.
169. Kappeler P. M. Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000.
170. Kasai K., Richards L. C., Brown T. Comparative study of craniofacial morphology in Japanese and Australian aboriginal populations // Human biology. 1993. Vol. 65. № 5. P. 821-834.
171. Klein S. L., Flanagan K. L. Sex differences in immune responses // Nature Reviews Immunology. 2016. Vol. 16. № 10. P. 626.
172. Kleisner K., Priplatova L., Frost P., Flegr J. Trustworthy-looking face meets brown eyes // PLoS One. 2013. Vol. 8. № 1. P. e53285
173. Kleisner K., Pokorný Š., Čížková M., Froment A., Černý V. Nomadic pastoralists and sedentary farmers of the Sahel/Savannah Belt of Africa in the light of geometric morphometrics based on facial portraits // American journal of physical anthropology. 2019. Vol. 169. № 4. P. 632-645.
174. Kleisner K., Tureček P., Roberts S. C., Havlíček J., Valentova J. V., Akoko R. M., Leongomez J. D., Apostol S., Varella M. A. C., Saribay, S. A. How and why patterns of sexual dimorphism in human faces vary across the world // Scientific reports. 2021. Vol. 11. №. 1. P. 1-14.

175. Klimek M., Galbarczyk A., Nenko I., Alvarado L. C., Jasienska G. Digit ratio (2D: 4D) as an indicator of body size, testosterone concentration and number of children in human males // *Annals of human biology*. 2014. Vol. 41. №. 6. P. 518-523.
176. Klimek M., Galbarczyk A., Nenko I., Jasienska G. Women with more feminine digit ratio (2D: 4D) have higher reproductive success // *American journal of physical anthropology*. 2016. Vol. 160. №. 3. P. 549-553.
177. Knickmeyer R. C., Woolson S., Hamer R. M., Konneker T., Gilmore J. H. 2D: 4D ratios in the first 2 years of life: Stability and relation to testosterone exposure and sensitivity // *Hormones and behavior*. 2011. Vol. 60. №. 3. P. 256-263.
178. Koo T. K., Li M. Y. A guideline of selecting and reporting intraclass correlation coefficients for reliability research // *Journal of chiropractic medicine*. 2016. Vol. 15. №. 2. P. 155-163.
179. Kowal M., Sorokowski P., Żelaźniewicz A., Nowak J., Orzechowski S., Żurek G., Żurek A., Juszkiwicz A., Wojtycka L., Sieniuc W., Poniatowska M., Tarnowska K., Kowalska K., Drabik K., Łukaszek P., Krawczyk K., Stefaniak T., Danek N. No relationship between the digit ratios (2D: 4D) and salivary testosterone change: study on men under an acute exercise // *Scientific reports*. 2020. Vol. 10. № 1. P. 1–8.
180. Kozlov A., Vershubsky G., Kozlova M. Indigenous peoples of Northern Russia: Anthropology and health // *International journal of circumpolar health*. 2007. Vol. 66. №. 1. P. 1-184.
181. Kramer R. S. Sexual dimorphism of facial width-to-height ratio in human skulls and faces: A meta-analytical approach // *Evolution and Human Behavior*. 2017. Vol. 38. № 3. P. 414–420.
182. Kramer R. S., Jones A. L., Ward R. A lack of sexual dimorphism in width-to-height ratio in white European faces using 2D photographs, 3D scans, and anthropometry // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. № 8. e42705.

183. Kratochvíl L., Flegl J. Differences in the 2nd to 4th digit length ratio in humans reflect shifts along the common allometric line // *Biology Letters*. 2009. Vol. 5. № 5. P. 643–646.
184. La Spada A. R., Wilson E. M., Lubahn D. B., Harding A. E., Fischbeck K.H. Androgen receptor gene mutations in X-linked spinal and bulbar muscular atrophy // *Nature*. 1991. Vol. 352. №. 6330. P. 77-79.
185. Lawrance-Owen A.J., Bargary G., Bosten J.M., Goodbourn P.T., Hogg R.E., Mollon J.D. Genetic association suggests that SMOC1 mediates between prenatal sex hormones and digit ratio // *Human Genetics*. 2013. Vol. 132. № 4. P. 415–421.
186. Lee V. W. K., Burger H. G. Pituitary testicular axis during pubertal development // *The Pituitary and Testis* / Ed. by D. M. de Kretser, H. G. Burger, B. Hudson. Berlin, Heidelberg: Springer, 1983. P. 44-70.
187. Lefevre C. E., Lewis G. J., Bates T. C., Dzhelyova M., Coetzee V., Deary I. J., Perrett D. I. No evidence for sexual dimorphism of facial width-to-height ratio in four large adult samples // *Evolution and Human Behavior*. 2012. Vol. 33. № 6. P. 623–627.
188. Lefevre C. E., Lewis G. J., Perrett D. I., Penke L. Telling facial metrics: Facial width is associated with testosterone levels in men // *Evolution and Human Behavior*. 2013. Vol. 34. № 4. P. 273–279.
189. Liu Y., Kau C. H., Talbert L., Pan F. Three-dimensional analysis of facial morphology // *Journal of Craniofacial Surgery*. 2014. Vol. 25. № 5. P. 1890-1894.
190. Liu F., van der Lijn F., Schurmann C., Zhu G., Chakravarty M. M., Hysi P. G., Wollstein A., Lao O., de Bruijne M., Ikram M. A., van der Lugt A., Rivedeneira F., Uitterlinden A. G., ... Kayser M. A genome-wide association study identifies five loci influencing facial morphology in Europeans // *PLoS Genetics*. 2012. Vol. 8. №. 9. P. e1002932.

191. Lockwood C. A. Sexual dimorphism in the face of *Australopithecus africanus* // *American Journal of Physical Anthropology*. 1999. Vol. 108. № 1. P. 97–127.
192. Lolli L., Batterham A.M., Kratochvíl L., Flegr J., Weston K.L., Atkinson G. A comprehensive allometric analysis of 2nd digit length to 4th digit length in humans // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2017. Vol. 284. № 1857. 20170356.
193. Lombardo M.P., Thorpe P.A., Brown B.M., Sian K. Digit ratio in birds // *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. 2008. Vol. 291. № 12. P. 1611-1618.
194. Lopes-Ramos C. M., Chen C. Y., Kuijjer M. L., Paulson J. N., Sonawane A. R., Fagny M., ... DeMeo D. L. Sex differences in gene expression and regulatory networks across 29 human tissues // *Cell reports*. 2020. Vol. 31. № 12. P. 107795.
195. Luetjens C. M., Weinbauer G. F. Testosterone: biosynthesis, transport, metabolism and (non-genomic) actions // *Testosterone: Action, Deficiency, Substitution* / Ed. by E. Nieschlag, H. M. Behre. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. Vol. 2. P. 15-33.
196. Malas M.A., Dogan S., Evcil E.H., Desdicioglu K. Fetal development of the hand, digits and digit ratio (2D: 4D) // *Early Human Development*. 2006. Vol. 82. № 7. P. 469-475.
197. Manning J. T. *Digit Ratio: A Pointer to Fertility, Behavior, and Health*. New Brunswick: Rutgers University Press, 2002.
198. Manning J. T., Barley L., Walton J., Lewis-Jones D. I., Trivers R. L., Singh D., Thornhill R., Rohde P., Bereczkei T., Henzi P., Soler M., Szwed A. The 2nd: 4th digit ratio, sexual dimorphism, population differences, and reproductive success: evidence for sexually antagonistic genes? // *Evolution and Human Behavior*. 2000. Vol. 21. № 3. P. 163-183.

199. Manning J. T., Bundred P. E., Newton D. J., Flanagan B. F. The second to fourth digit ratio and variation in the androgen receptor gene // *Evolution and Human Behavior*. 2003. Vol. 24. №. 6. P. 399-405.
200. Manning J. T., Fink B. Digit ratio (2D: 4D), dominance, reproductive success, asymmetry, and sociosexuality in the BBC Internet Study // *American Journal of Human Biology*. 2008. Vol. 20. №. 4. P. 451-461.
201. Manning J. T., Fink B. Sexual dimorphism in the ontogeny of second (2D) and fourth (4D) digit lengths, and digit ratio (2D: 4D) // *American Journal of Human Biology*. 2018. Vol. 30. №. 4. P. e23138.
202. Manning J. T., Fink B., Trivers R. Digit ratio (2D: 4D) and gender inequalities across nations // *Evolutionary Psychology*. 2014. Vol. 12. №. 4. P. 147470491401200406.
203. Manning J. T., Scutt D., Wilson J., Lewis-Jones, D. I. The ratio of 2nd to 4th digit length: a predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen // *Human Reproduction*. 1998. Vol. 13. №. 11. P. 3000-3004.
204. Manning J. T., Stewart A., Bundred P. E., Trivers R. L. Sex and ethnic differences in 2nd to 4th digit ratio of children // *Early human development*. 2004. Vol. 80. №. 2. P. 161-168.
205. Martin R. D., Willner L. A., Dettling A. The evolution of sexual size dimorphism in primates // *The differences between the sexes* / Ed. by R. V. Short, E. Balaban. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. P. 159-200.
206. Marečková K., Weinbrand Z., Chakravarty M. M., Lawrence C., Aleong R., Leonard G., Perron M., Pike G.B., Richer L., Veillete S., Pausova Z., Paus, T. Testosterone-mediated sex differences in the face shape during adolescence: subjective impressions and objective features // *Hormones and behavior*. 2011. Vol. 60. №. 5. P. 681-690.
207. Matchock R. L. Low digit ratio (2D: 4D) is associated with delayed menarche // *American Journal of Human Biology*. 2008. Vol. 20. №. 4. P. 487-489.

208. McDonald M. M., Navarrete C. D., van Vugt M. Evolution and the psychology of intergroup conflict: The male warrior hypothesis // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. Vol. 367. № 1589. P. 670-679.
209. McIntyre M.H. The use of digit ratios as markers for perinatal androgen action // *Reproductive Biology and Endocrinology*. 2006. Vol. 4. № 1. P. 10.
210. Medland S.E., Zayats T., Glaser B., Nyholt D.R., Gordon S.D. et al. A variant in LIN28B is associated with 2D:4D finger-length ratio, a putative retrospective biomarker of prenatal testosterone exposure // *American Journal of Human Genetics*. 2010. Vol. 86. № 4. P. 519–525.
211. Meindl K., Windhager S., Wallner B., Schaefer K. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in boys: the lower the digit ratio, the more robust the face // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. Vol. 279. № 1737. P. 2457–2463.
212. Micheletti A J. C., Ruxton G.D., Gardner A. Why war is a man's game // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2018. Vol. 285. № 1884. P. 20180975.
213. Mitteroecker P., Gunz P. Advances in geometric morphometrics // *Evolutionary Biology*. 2009. Vol. 36. №. 2. P. 235-247.
214. Mitteroecker P., Gunz P., Windhager S., Schaefer K. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology // *Hystrix*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 59–66.
215. Mori E., Mazza G., Lovari S. (2017). Sexual dimorphism // *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* / Ed. by J. Vonk, T. Shakelford. Switzerland: Springer International Publishing. P. 1-7.
216. Murdock G. P., Provost C. Factors in the division of labor by sex: A cross-cultural analysis // *Ethnology*. 1973. Vol. 12. № 2. P. 203-225.
217. Nojo S., Ihara Y. The effect of sexual selection on phenotypic diversification among human populations: A simulation study // *Journal of theoretical biology*. 2019. Vol. 462. P. 1-11.

218. O'Higgins P., Moore W. J., Johnson D. R., McAndrew T. J., Flinn R. M. Patterns of cranial sexual dimorphism in certain groups of extant hominoids // *Journal of Zoology*. 1990. Vol. 222. № 3. P. 399–420.
219. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. 2020. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
220. O'shaughnessy P. J., Baker P. J., Johnston H. The foetal Leydig cell–differentiation, function and regulation // *International journal of andrology*. 2006. Vol. 29. №. 1. P. 90-95.
221. Oyola M. G., Handa R. J. Hypothalamic–pituitary–adrenal and hypothalamic–pituitary–gonadal axes: sex differences in regulation of stress responsivity // *Stress*. 2017. Vol. 20. № 5. P. 476-494.
222. Pelliniemi L. J., Niemi M. Fine structure of the human foetal testis // *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*. 1969. Vol. 99. №. 4. P. 507-522.
223. Penton-Voak I. S., Chen J. Y. High salivary testosterone is linked to masculine male facial appearance in humans // *Evolution and Human Behavior*. 2004. Vol. 25. №. 4. P. 229-241.
224. Perrett D. I., Lee K. J., Penton-Voak I., Rowland D., Yoshikawa S., Burt D. M., Henzi S.P., Castles D. L., Akamatsu S. Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness // *Nature*. 1998. Vol. 394. № 6696. P. 884-887.
225. Phoenix C. H., Goy R. W., Gerall A. A., Young W. C. Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig // *Endocrinology*. 1959. Vol. 65. №. 3. P. 369-382.
226. Pond C.M. *The Fats of Life*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1998.

227. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. URL <https://www.R-project.org/>.
228. Ribeiro E., Neave N., Morais R. N., Manning J. T. Direct versus indirect measurement of digit ratio (2D: 4D) a critical review of the literature and new data // *Evolutionary Psychology*. 2016. Vol. 14. №. 1. P. 1474704916632536.
229. Richardson J. T. Eta squared and partial eta squared as measures of effect size in educational research // *Educational Research Review*. 2011. Vol. 6. № 2. P. 135–147.
230. Richmond S., Howe L. J., Lewis S., Stergiakouli E., Zhurov A. Facial genetics: a brief overview // *Frontiers in genetics*. 2018. Vol. 9. P. 462.
231. Rohlf F. The tps series of software // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2015. Vol. 26. № 1. P.1–4.
232. Robertson J. M., Kingsley B. E. Sexually dimorphic faciometrics in Black racial groups from early adulthood to late middle age // *Evolutionary Psychology*. 2018. Vol. 16. № 4. 1474704918811056.
233. Robertson J. M., Kingsley B. E., Ford G. C. Sexually dimorphic faciometrics in humans from early adulthood to late middle age: Dynamic, declining, and differentiated // *Evolutionary Psychology*. 2017. Vol. 15. № 3. 1474704917730640.
234. Robertson J., Zhang W., Liu J. J., Muir K. R., Maciewicz R. A., Doherty M. Radiographic assessment of the index to ring finger ratio (2D: 4D) in adults // *Journal of anatomy*. 2008. Vol. 212. №. 1. P. 42-48.
235. Ronalds G., Phillips D. I. W., Godfrey K. M., Manning J. T. The ratio of second to fourth digit lengths: a marker of impaired fetal growth? // *Early human development*. 2002. Vol. 68. №. 1. P. 21-26.
236. Ronay R., van der Meij L., Oostrom J. K., Pollet T. V. No evidence for a relationship between hair testosterone concentrations and 2D: 4D ratio or risk taking // *Frontiers in behavioral neuroscience*. 2018. Vol. 12. P. 30.

237. Rosas A., Bastir M. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex // *American Journal of Physical Anthropology*. 2002. Vol. 117. № 3. P. 236-245.

238. Rostovtseva V., Butovskaya M., Mkrtchjan R. 2D:4D, Big fives and aggression in young men of Caucasian, Ural and Asian origin // *Social Evolution and History*. 2019. Vol. 18. № 1. P. 110-126.

239. Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Sexual dimorphism in facial shape of modern Buryats of Southern Siberia // *American Journal of Human Biology*. 2020a. Vol. 33. № 2. P. e23458.

240. Rostovtseva V. V., Mezentseva A. A., Windhager S., Butovskaya M. L. Second-to-fourth digit ratio and facial shape in Buryats of Southern Siberia // *Early Human Development*. 2020b. Vol. 149. P. 105138.

241. Rostovtseva V. V., Weissing F. J., Mezentseva A. A., Butovskaya M. L. Sex differences in cooperativeness—An experiment with Buryats in Southern Siberia. *Plos One*. 2020c. Vol. 15. № 9. P. e0239129.

242. Ruigrok A. N., Salimi-Khorshidi G., Lai M. C., Baron-Cohen S., Lombardo M. V., Tait R. J., Suckling, J. A meta-analysis of sex differences in human brain structure // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2014. Vol. 39. P. 34-50.

243. Sacher J., Neumann J., Okon-Singer H., Gotowiec S., Villringer A. Sexual dimorphism in the human brain: evidence from neuroimaging // *Magnetic resonance imaging*. 2013. Vol. 31. № 3. P. 366-375.

244. Schaefer K., Fink B., Mitteroecker P., Neave N., Bookstein F.L. Visualizing facial shape regression upon 2nd to 4th digit ratio and testosterone // *Collegium Antropologicum*. 2005. Vol. 29. № 2. P. 415–419.

245. Schaefer K., Mitteroecker P., Gunz P., Bernhard M., Bookstein F. L. Craniofacial sexual dimorphism patterns and allometry among extant hominids // *Annals of Anatomy*. 2004. Vol. 186. № 5-6. P. 471-478.

246. Smuts B. B., Cheney D. L., Seyfarth R. M., Wrangham R. W., Struhsaker T. T. *Primate Societies*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1987.

247. Sorokowski P., Karwowski M., Misiak M., Marczak M. K., Dziekan M., Hummel T., Sorokowska A. Sex differences in human olfaction: A meta-analysis // *Frontiers in psychology*. 2019. Vol. 10. P. 242.
248. Sorokowski P., Sorokowska A., Butovskaya M., Stulp G., Huanca T., Fink B. Body height preferences and actual dimorphism in stature between partners in two non-Western societies (Hadza and Tsimane') // *Evolutionary psychology*. 2015. Vol. 13. № 2. P. 455-469.
249. Stirrat M., Perrett D. I. Valid facial cues to cooperation and trust: Male facial width and trustworthiness // *Psychological Science*. 2010. Vol. 21. № 3. P. 349–354.
250. Svechnikov K., Landreh L., Weisser J., Izzo G., Colón E., Svechnikova I., Söder O. Origin, development and regulation of human Leydig cells // *Hormone research in paediatrics*. 2010. Vol. 73. №. 2. P. 93-101.
251. Tanikawa C., Zere E., Takada K. Sexual dimorphism in the facial morphology of adult humans: a three-dimensional analysis // *Homo*. 2016. Vol. 67. № 1. P. 23-49.
252. Tapp A.L., Maybery M.T., Whitehouse A.J. Evaluating the twin testosterone transfer hypothesis: a review of the empirical evidence // *Hormones and behavior*. 2011. Vol. 60. № 5. P. 713-722.
253. Thornton J., Zehr J. L., Loose M. D. Effects of prenatal androgens on rhesus monkeys: a model system to explore the organizational hypothesis in primates // *Hormones and Behavior*. 2009. Vol. 55. №. 5. P. 633-644.
254. Turanovic J. J., Pratt T. C., Piquero A. R. Exposure to fetal testosterone, aggression, and violent behavior: A meta-analysis of the 2D: 4D digit ratio // *Aggression and Violent Behavior*. 2017. Vol. 33. P. 51-61.
255. van de Beek C., Thijssen J.H., Cohen-Kettenis P.T., Van Goozen S.H., Buitelaar J.K. (2004). Relationships between sex hormones assessed in amniotic fluid, and maternal and umbilical cord serum: what is the best source of information to investigate the effects of fetal hormonal exposure? // *Hormones and Behavior*. 2004. Vol. 46. № 5. P. 663-669.

256. van Dongen S. Second to fourth digit ratio in relation to age, BMI and life history in a population of young adults: a set of unexpected results // *Journal of Negative Results*. 2009. Vol. 6. P. 1-7.
257. van Vugt M. Sex differences in intergroup competition, aggression, and warfare: the male warrior hypothesis // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009. Vol. 1167. № 1. P. 124-134.
258. Venables W. N., Ripley B. D. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. New York: Springer, 2002.
259. Ventura T., Gomes M.C., Pita A., Neto M.T., Taylor A. Digit ratio (2D: 4D) in newborns: influences of prenatal testosterone and maternal environment // *Early Human Development*. 2013. Vol. 89. № 2. P. 107-112.
260. Verdonck A., Gaethofs M., Carels C., de Zegher F. Effect of low-dose testosterone treatment on craniofacial growth in boys with delayed puberty // *The European Journal of Orthodontics*. 1999. Vol. 21. № 2. P. 137-143.
261. Voracek M. No effects of androgen receptor gene CAG and GGC repeat polymorphisms on digit ratio (2D: 4D): a comprehensive meta-analysis and critical evaluation of research // *Evolution and Human Behavior*. 2014. Vol. 35. № 5. P. 430-437.
262. Voracek M., Tran U. S., Dressler S. G. Digit ratio (2D: 4D) and sensation seeking: New data and meta-analysis // *Personality and Individual Differences*. 2010. Vol. 48. № 1. P. 72-77.
263. Walter K. V., Conroy-Beam D., Buss D. M., Asao K., Sorokowska A., Sorokowski P., ... Zupančič M. Sex differences in mate preferences across 45 countries: A large-scale replication // *Psychological Science*. 2020. Vol. 31. № 4. P. 408-423.
264. Warrington N. M., Shevroja E., Hemani G., Hysi P. G., Jiang Y., Auton A., Boer C. G., Mangino M., Wang C.A., Kemp J. P., McMahon G., Medina-Gomez C., Hickey M., Trajanoska K., Wolke D., Ikram M. A., ... Evans D. M. Genome-wide association study identifies nine novel loci for 2D: 4D finger ratio, a putative

retrospective biomarker of testosterone exposure in utero // *Human molecular genetics*. 2018. Vol. 27. № 11. P. 2025-2038.

265. Weinberg S.M., Parsons T.E., Raffensperger Z.D., Marazita M.L. Prenatal sex hormones, digit ratio, and face shape in adult males // *Orthodontics & Craniofacial Research*. 2014. Vol. 18. № 1. P. 21–26.

266. Wells J. C. Sexual dimorphism of body composition // *Best practice & research Clinical endocrinology & metabolism*. 2007. Vol. 21. № 3. P. 415-430.

267. Wen G., Zheng L. Facial width to height ratio predicts physical aggression in committed relationships in men and dominance in women in China // *Personality and individual differences*. 2020. Vol. 157. P. 109832.

268. Weston E. M., Friday A. E., Johnstone R. A., Schrenk F. Wide faces or large canines? The attractive versus the aggressive primate // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004. Vol. 271 (Suppl 6). P. S416–S419.

269. Weston E. M., Friday A. E., Liò P. Biometric evidence that sexual selection has shaped the hominin face. *PLoS One*. 2007. Vol. 2. № 8. e710.

270. Windhager S., Schaefer K., Fink B. Geometric morphometrics of male facial shape in relation to physical strength and perceived attractiveness, dominance, and masculinity // *American Journal of Human Biology*. 2011. Vol. 23. № 6. P. 805–814.

271. Whitacre C. C. Sex differences in autoimmune disease // *Nature immunology*. 2001. Vol. 2. № 9. P. 777-780.

272. Whitehouse A. J., Gilani S. Z., Shafait F., Mian A., Tan D. W., Maybery M. T., ... Eastwood P. Prenatal testosterone exposure is related to sexually dimorphic facial morphology in adulthood // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2015. Vol. 282. № 1816. P. 20151351.

273. World Health Organization. Mean body mass index, 2021. URL: https://www.who.int/gho/ncd/risk_factors/bmi_text/en/.

274. Wu X., Wan S., Lee M. M. Key factors in the regulation of fetal and postnatal Leydig cell development // *Journal of cellular physiology*. 2007. Vol. 213. №. 2. P. 429-433.
275. Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. *Geometric morphometrics for biologists. A primer*. London, Waltham, San Diego: Academic Press, 2012.
276. Zhang C., Dang J., Pei L., Guo M., Zhu H., Qu L., Jia F., Lu H., Huo, Z. Relationship of 2D: 4D finger ratio with androgen receptor CAG and GGN repeat polymorphism // *American Journal of Human Biology*. 2013. Vol. 25. №. 1. P. 101-106.
277. Zhang K., Yang X., Zhang M., Wang C., Fang P., Xue M., Zhao J., Gao X., Pan R., Gong P. Revisiting the relationships of 2D: 4D with androgen receptor (AR) gene and current testosterone levels: replication study and meta-analyses // *Journal of Neuroscience Research*. 2020. Vol. 98. № 2. P. 353–70.
278. Zheng Z., Cohn M.J. Developmental basis of sexually dimorphic digit ratios // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108. № 39. P. 16289-16294.
279. Zirkin B. R., Papadopoulos V. Leydig cells: formation, function, and regulation // *Biology of reproduction*. 2018. Vol. 99. №. 1. P. 101-111.
280. Zore T., Palafox M., Reue K. Sex differences in obesity, lipid metabolism, and inflammation—A role for the sex chromosomes? // *Molecular metabolism*. 2018. Vol. 15. P. 35-44.

Приложение

Распределения значений параметров выборки

$N[\text{мужчин}] = 98$, $N[\text{женщин}] = 89$; (а) распределение по всей выборке, (б) распределение для каждого пола.

Рисунок 1.П. Возраст

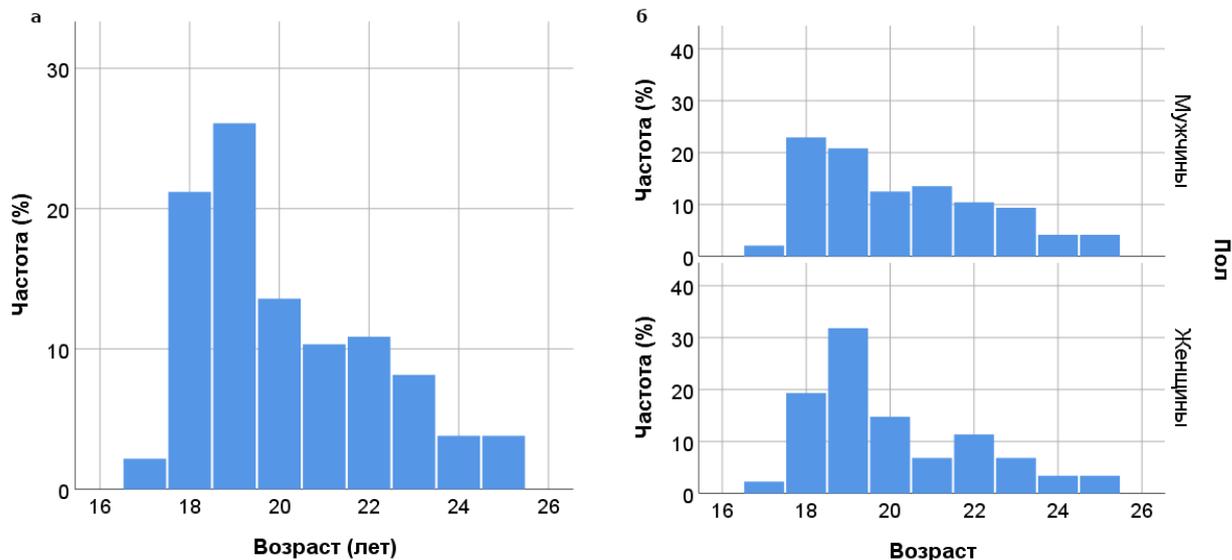


Рисунок 2.П. Рост

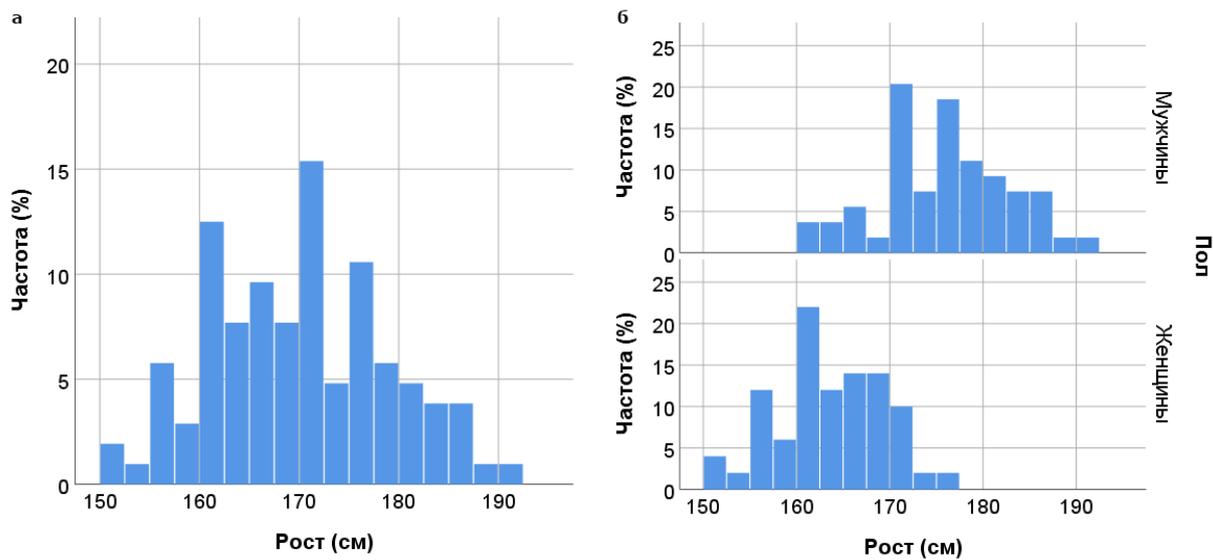


Рисунок 3.П. Вес

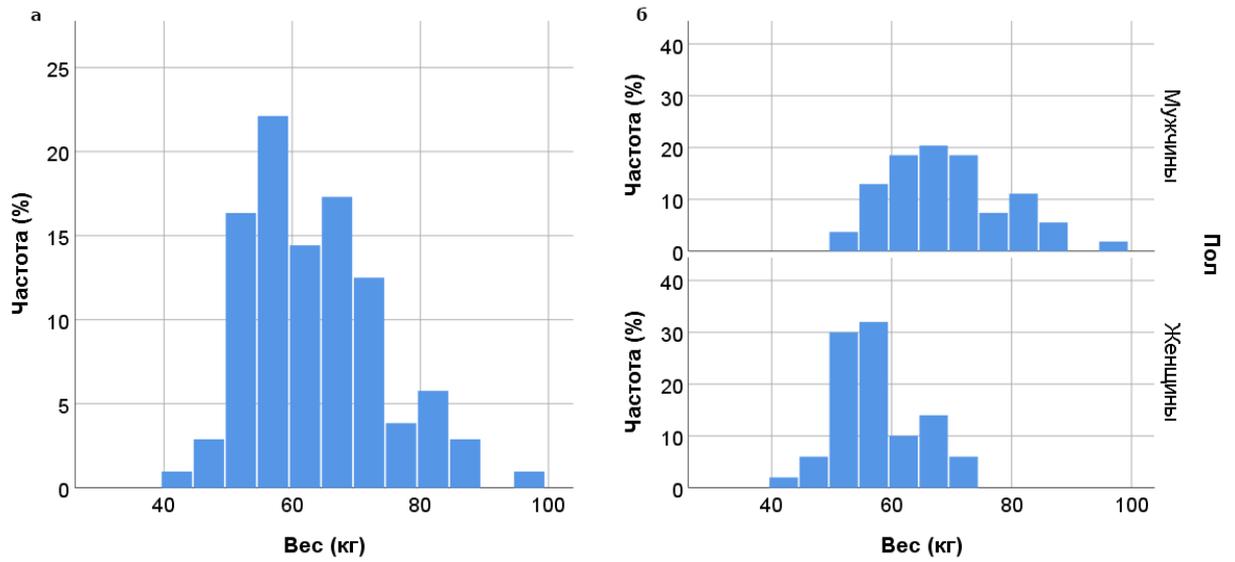


Рисунок 4.П. Индекс массы тела

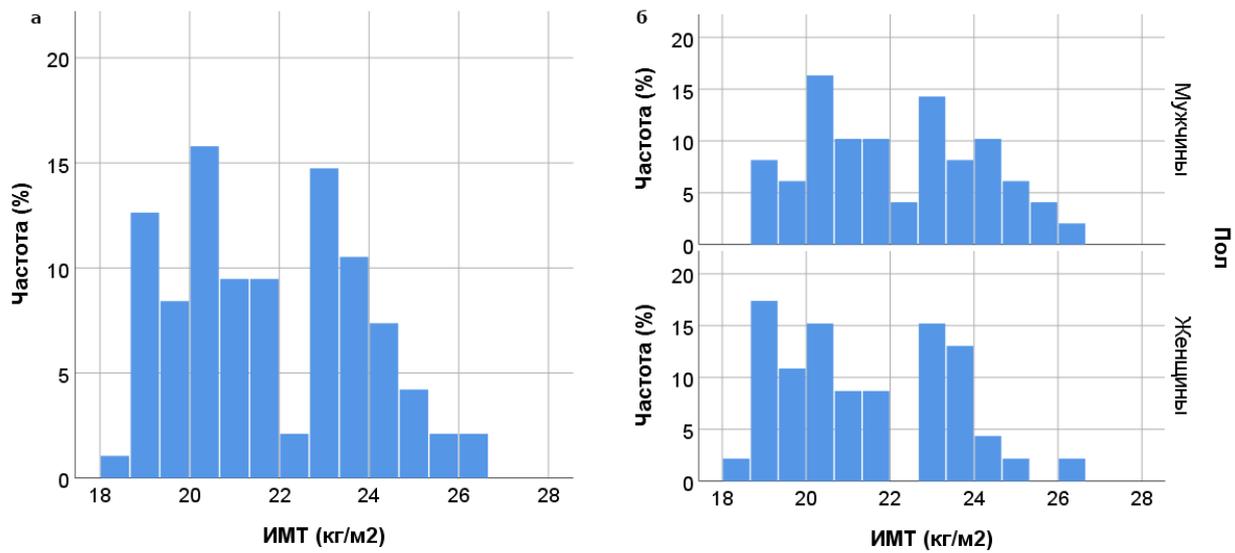


Рисунок 5.П. Центроидный размер лица

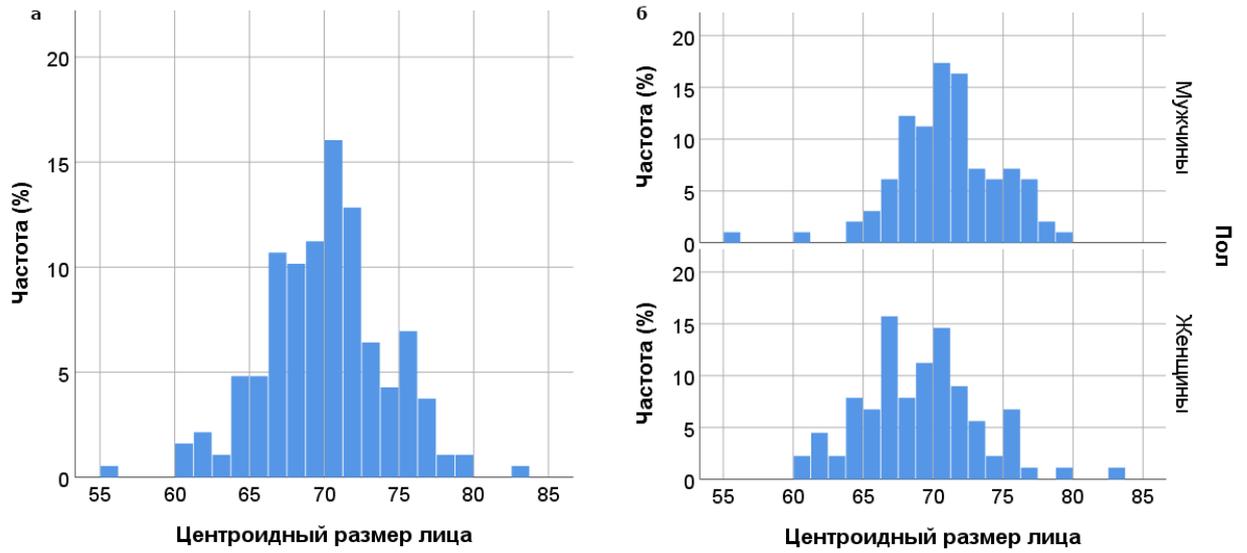


Рисунок 6.П. Длина второго пальца правой руки

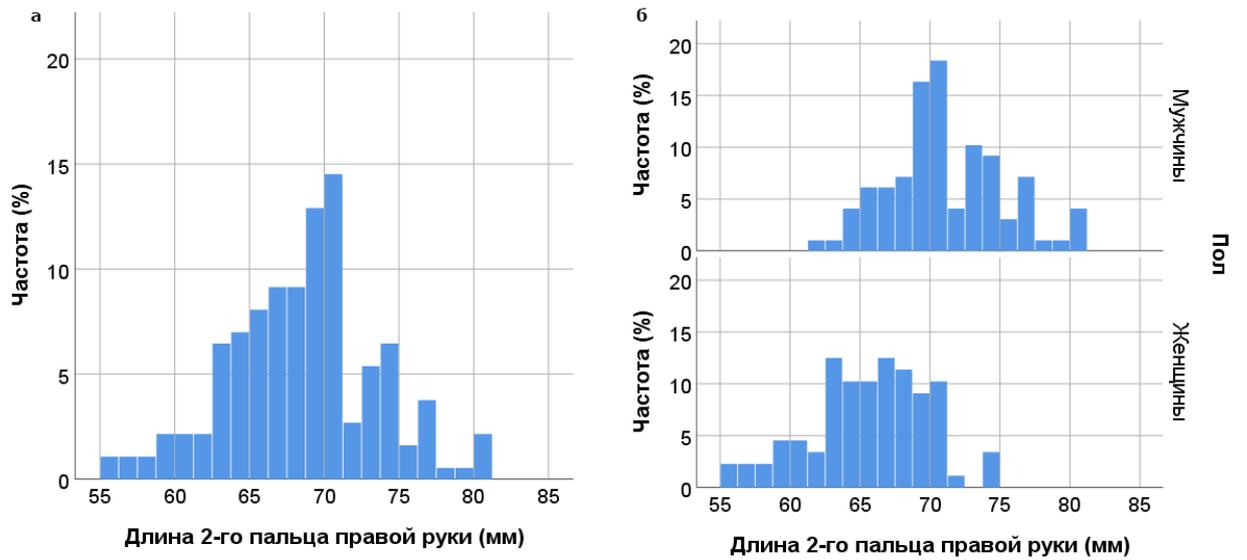


Рисунок 6.П. Длина второго пальца правой руки

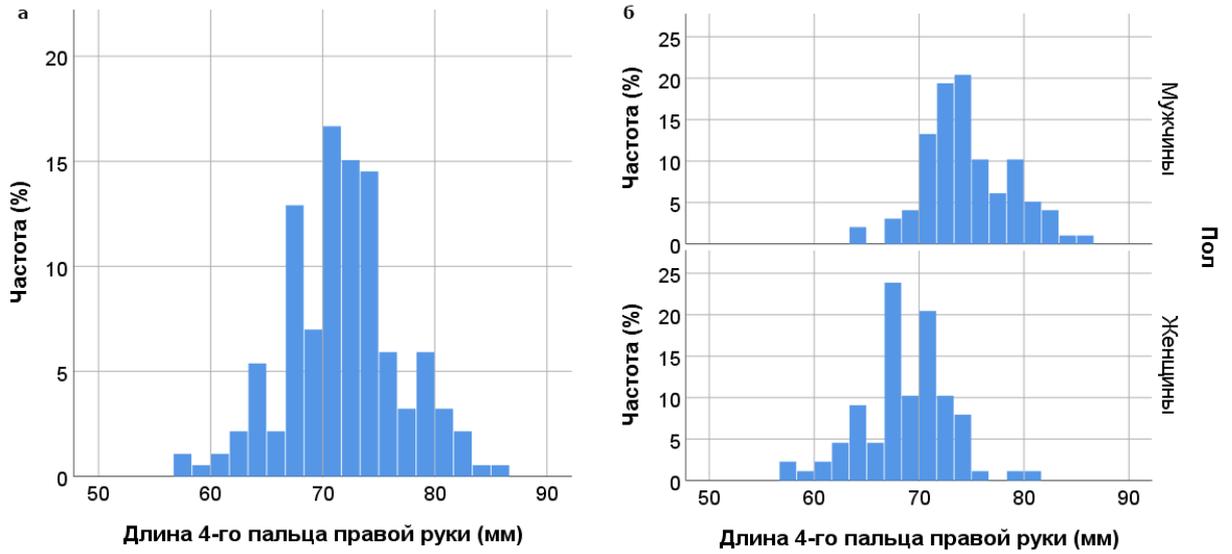


Рисунок 7.П. Пальцевой индекс (2D:4D) правой руки

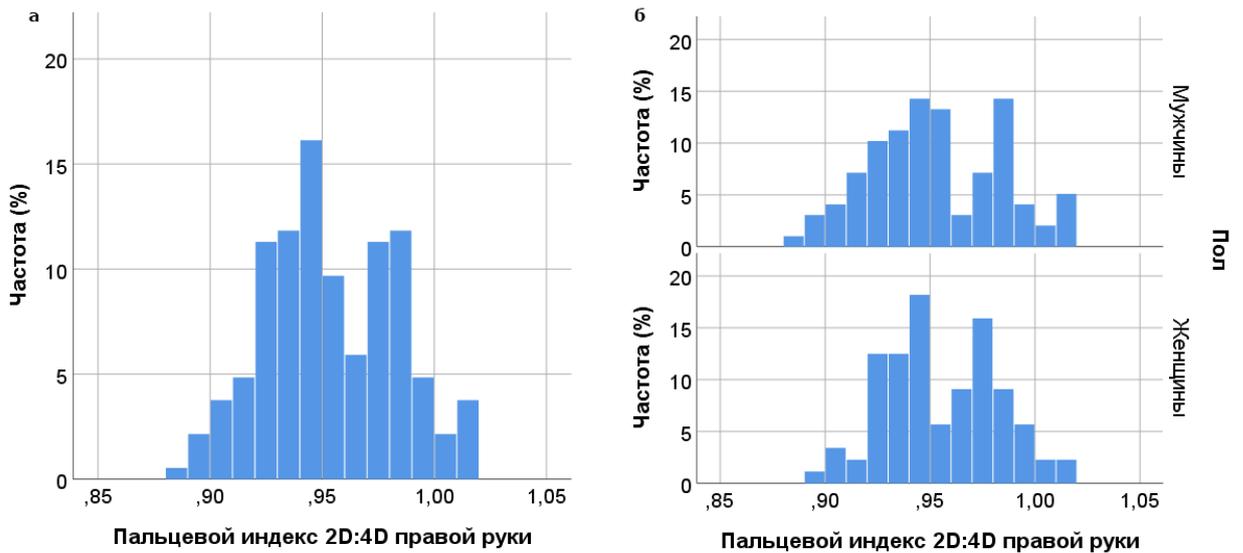


Рисунок 8.П. Длина второго пальца левой руки

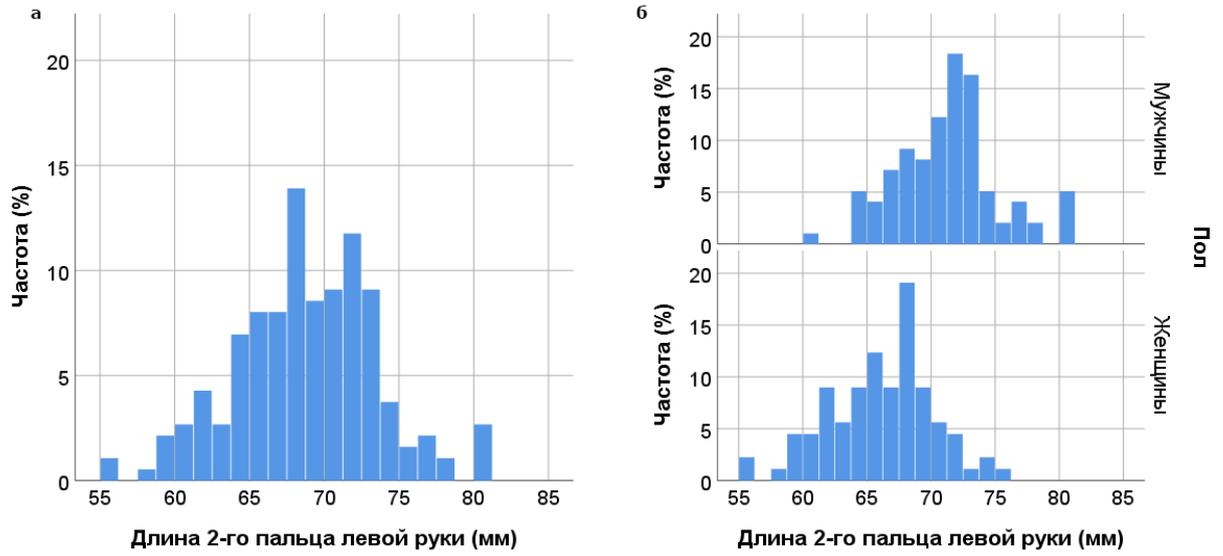


Рисунок 9.П. Длина четвертого пальца левой руки

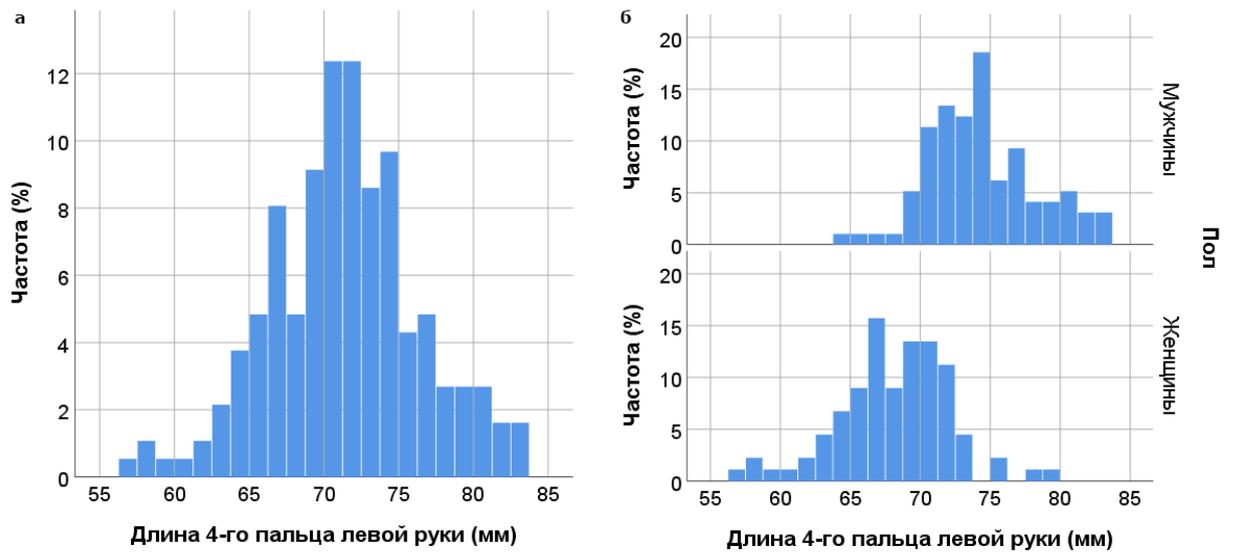


Рисунок 10.П. Пальцевой индекс (2D:4D) левой руки

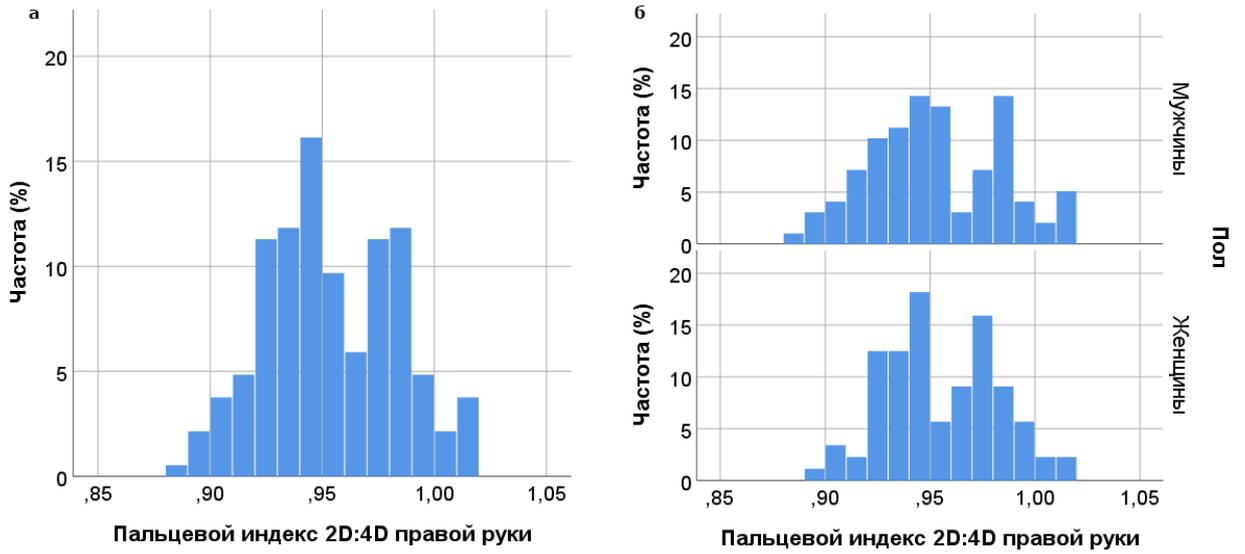
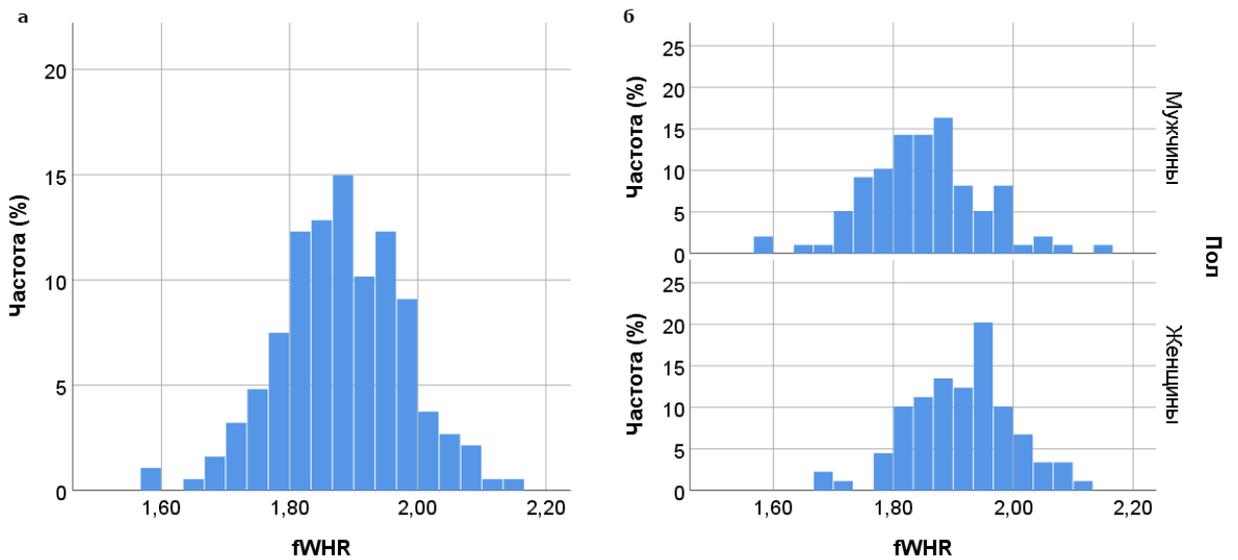


Рисунок 11.П. Относительная ширина верхней части лица (fWHR)



Сводка половых различий средних значений верхнелицевого указателя в популяциях, описанных в монографии В. П. Алексеева и И. И. Гохмана [1984]

Таблица 1.П. Северный Кавказ и Закавказье

Популяция (серия)	N [муж]	N [жен]	48:45 [м]	48:45 [ж]	Δ [м – ж]
Шапсуги	27	22	53,3	53,5	-0,2
Осетины-дигорцы	152	87	53,3	53,8	-0,5
Осетины-иронцы	217	151	53,0	53,8	-0,8
Осетины-туальцы	39	30	51,6	53,5	-1,9
Ингуши	128	75	51,4	52,6	-1,2
Чеченцы	14	10	52,1	52,6	-0,5
Грузины-аджарцы	16	15	53,3	54,4	-1,1
Грузины-карталины	23	17	51,9	52,8	-0,9
Грузины-мтиулы	29	12	51,0	51,4	-0,4
Грузины-хевсуры	33	11	51,6	53,8	-2,2
Армяне	105	43	55,0	56,3	-1,3

Примечания: близкие к современности серии; 48:45[м] – средние значения верхнелицевого указателя мужских черепов, 48:45[ж] – средние значения верхнелицевого указателя женских черепов, Δ [м – ж] – разница между средними значениями верхнелицевого указателя, измеренного на мужских и женских черепах.

Таблица 2.П. Средняя Азия и Казахстан

Популяция (серия)	N [муж]	N [жен]	48:45 [м]	48:45 [ж]	Δ [м – ж]
Узбеки Ташкента	276	123	54,3	54,5	-0,2
Горанцы Памира	64	35	53,2	54,0	-0,8
Ишкашимцы Памира	53	38	53,7	55,7	-2,0
Киргизы	43	43	53,1	52,6	0,5
Казахи Чубартау	29	39	52,5	52,6	-0,1
Казахи Коунрада	45	24	52,0	51,5	0,5
Казахи Кува	35	24	52,2	54,2	-2,0

Примечания: близкие к современности серии; 48:45[м] – средние значения верхнелицевого указателя мужских черепов, 48:45[ж] – средние значения верхнелицевого указателя женских черепов, Δ [м – ж] – разница между средними значениями верхнелицевого указателя, измеренного на мужских и женских черепах.

Таблица 3.П. Сибирь и Дальний Восток

Популяция (серия)	N [муж]	N [жен]	48:45 [м]	48:45 [ж]	Δ [м – ж]
Манси	25	20	52,3	51,0	1,3
Ханты	114	95	53,0	53,7	-0,7
Ненцы	38	16	53,1	53,3	-0,2
Селькупы	49	23	50,7	49,7	1,0
Татары чулымские	45	28	51,2	50,2	1,0
Кеты	11	14	52,3	50,1	2,2
Теленгеты	49	37	52,2	52,8	-0,6
Шорцы	32	25	53,6	55	-1,4
Бельтыры	45	35	52,1	53,7	-1,6
Койбалы	23	21	54,2	55,3	-1,1
Сагайцы	31	34	53,1	53,3	-0,2
Качинцы	44	55	54,3	54,9	-0,6
Телеуты	41	33	55,6	55,5	0,1
Кызыльцы	50	53	52,2	54,3	-2,1
Тувинцы	44	35	53,7	53,8	-0,1
Буряты тункинские	37	20	53,9	54,9	-1,0
Буряты западные	36	27	55,3	54,8	0,5
Буряты забайкальские	45	39	53,8	53,2	0,6
Эвенки оленные	28	28	53,2	54,0	-0,8
Якуты	38	24	55,9	55,5	0,4
Эскимосы науканские	44	46	55,3	55,9	-0,6
Эскимосы чаплинские	86	51	56,4	55,5	0,9
Чукчи береговые	27	14	55,4	55,3	0,1
Чукчи оленные	26	27	56,0	56,3	-0,3
Ульчи	30	19	55,5	53,1	2,4
Нанайцы	10	11	56,0	55,9	0,1
Негидальцы	16	15	54,5	54,3	0,2
Орочи	12	10	52,6	52,1	0,5
Нивхи	13	11	54,2	53,4	0,8

Примечания: близкие к современности серии; 48:45[м] – средние значения верхнелицевого указателя мужских черепов, 48:45[ж] – средние значения верхнелицевого указателя женских черепов, Δ [м – ж] – разница между средними значениями верхнелицевого указателя, измеренного на мужских и женских черепах.