

FOGMORFOLÓGIAI TULAJDONSÁGOK FILOGEOGRÁFIAI ÖSSZEFÜGGÉSEI AZ ARCHEOGENETIKAI ADATOK FÉNYÉBEN

Kis Luca

Szegedi Tudományegyetem, Embertani Tanszék, Szeged
Témavezetők: Dr. Molnár Erika és Dr. Pálfi György

Kis L.: *Phylogeographic connections of dental morphological characteristics in the light of archaeogenetic data.* Among the methods belonging to the toolkit of anthropological research, dental non-metric studies investigating the morphological traits of teeth are currently one of the most common for examining the biological relationships between populations. Despite the spread of archaeogenetic analyses, a study comparing the results of genetic and dental non-metric analyses of the same individuals is unique internationally.

In order to address this hiatus, the subject of our study was the dentition of individuals from the Avar and Hungarian Conquest periods of the Carpathian Basin, for whom published whole-genome data were available. Taking advantage of this unique opportunity, the aim of the PhD thesis was to test and develop a literature-based method, and to validate this method with genetic data.

For recording the dental non-metric traits, the latest version of the widely known Arizona State University Dental Anthropology System (ASUDAS)-based method was used with minor modifications. To examine the genetic composition of the studied individuals, we performed a supervised ADMIXTURE analysis.

Our research has validated the usefulness of dental non-metric analyses for understanding the origins of past populations using genetic data. Furthermore, we have developed a method, supported by genetic data, that can be used to provide estimates of ancestry even at the individual level. Although our study has highlighted the potential of dental non-metric studies, it has also revealed methodological problems and limitations in testing methods and hypotheses that can only be overcome by extending the study material.

Keywords: *Dental non-metric traits; ASUDAS; Archaeogenetics; Avar period; Hungarian Conquest period.*

Bevezetés

A bioarcheológiai vizsgálatok egyik fő célja az egykor élt népségek eredetének és biológiai kapcsolatainak feltérképezése.

Kétségtelen, hogy jelenleg az archeogenetikai vizsgálatok szolgáltatják a legrészletesebb adatokat a kérdéskörben, azonban ennek a tudományterületnek is megvannak a maga korlátai. A vizsgálatok kivitelezhetőségét jelentősen befolyásolja például a csontokban megőrződött DNS minősége (pl.: Adler és mtsai 2011, Raffone és mtsai 2021). Mindemellett, a különböző történelmi korokat felölelő genetikai elemzések alapját máig a mintaválasztásos stratégia képezi, ami nagyban hagyatkozik az antropológiai vizsgálatok eredményeire is (pl.: Gnechchi-Ruscione és mtsai 2022, Lazaridis és mtsai 2022, Maróti és mtsai 2022).

Az embertani kutatások eszköztárába tartozó módszerek közül napjainkban a koponya morfológiai jellemzőit vizsgáló kraniometriai és a fogak morfológiai tulajdonságait felhasználó nem metrikus kutatások a legelterjedtebbek a populációk közötti biológiai kapcsolatok feltérképezésére (pl.: Turner és mtsai 1991, Roseman 2004, Carson 2006, Szeniczey 2019, Rathmann és Reyes-Centeno 2020, Scott és mtsai 2021).

A fogak – struktúrájuknak köszönhetően – kiváló vizsgálati anyagot biztosítanak a történeti népességek kutatásához. A fogkorona már a humán ontogenezis korai szakaszában kialakul, ezt követően pedig alakja nem képes fiziológias hatásokra megváltozni (Hillson 1996). Magas szervesanyag tartalmának köszönhetően a fogak koronáját borító zománcreteg az emberi szervezet legkeményebb része (Wright 2023), éppen ezért a fogak rendkívül jól őrződnek meg történeti és történelem előtti idők távlatából is (Sawyer és mtsai 2015, Rathmann és mtsai 2017). Ennek köszönhetően a fogak morfológiai jellemzőit vizsgáló nem metrikus elemzések világszerte egyre elterjedtebbek a kutatásokban.

A „fogak nem metrikus jellegei” kifejezés arra utal, hogy a szóban forgó fogmorfológiai tulajdonságok nem vizsgálhatók standard mérési módszerekkel, éppen ezért elemzésükhöz általában kvalitatív osztályozási rendszert szoktak kidolgozni. Számos ilyen, a fogak koronáján és gyökerén megfigyelhető jelleg esetén leírták, hogy az egyes jellegek hiánya vagy jelenléte, jelenlét esetén a kifejezettsége, populációnként eltérő gyakoriságot mutat. Ez alapján ezeket a jellegeket nagyobb földrajzi csoportok elkülönítésére is használják (pl.: Turner és mtsai 1991, Rathmann és mtsai 2017, Scott és Irish 2017, Irish és mtsai 2020).

Viszonylag korán, már a 19. században felfigyeltek a kutatók a fogakon megjelenő nem metrikus jellegekre. A kutatás egyik legnagyobb szakmai fordulópontját az jelentette, hogy az Arizona State University fogmorfológiával foglalkozó antropológusai 1991-ben létrehoztak egy a fogak (36 jelleg) és egyéb orális (4 jelleg) jellemzők pontozására alkalmas, standardizált vizsgálati rendszert, ami az „Arizona State University Dental Anthropology System” (ASUDAS) nevet kapta (Turner és mtsai 1991). A rendszer létrehozásakor igyekeztek olyan jellegeket szelektálni, amik minél jobban megfeleltek az alábbi munkahipotéziseknek: 1) evolúciósan konzerváltak, 2) szelekciósan semlegesek, 3) erős genetikai befolyás alatt állnak és a környezeti faktorok csak kis mértékben befolyásolják a megjelenésüket, 4) egymástól függetlenül öröklődnek, 5) nincs vagy csak nagyon kismértékű köztük a nemi dimorfizmus (Turner és mtsai 1991).

Az ASUDAS az utóbbi évtizedekben egyre szélesebb körben vált ismertté és számos módosításon, illetve finomításon esett át. Így például az újabb vizsgálatokban jellegenként csak egy morfológiailag stabilabbnak tartott, úgynevezett kulcsfog adatait használták fel a statisztikai vizsgálatokhoz (Scott és Irish 2017, Pilloud és mtsai 2022). Emellett a gyakorlati tesztek a fenti munkahipotézisek maradéktalan teljesülését több esetben megkérdőjelezték (pl.: Keene 1968, Scott 1977a, b, 1979, Scott és mtsai 2018, Stojanowski és mtsai 2018, Brook és mtsai 2014, Chowdhry és mtsai 2023, Yang és mtsai 2023).

Az archeogenetikai vizsgálatok elterjedésével a tudományos érdeklődés egyre inkább a nem metrikus jellegek genetikai összefüggéseinek tesztelésére fordult (pl.: Hubbard 2012, Hubbard és mtsai 2015, Rathmann és mtsai 2017, Stojanowski és mtsai 2018, 2019, Irish és mtsai 2020, Rathmann és Reyes-Centeno 2020, Scott és mtsai 2021). A kutatók felismerték, hogy jelentős mértékben befolyásolhatja a vizsgálat eredményeit, ha a genetikai és a fog-morfológiai adatok nem azonos egyénekből származnak (Irish és mtsai 2020). Ennek ellenére nemzetközi szinten is egyedülállónak számít az olyan vizsgálat,

amelyben ugyanazon egyének genetikai és fog nem metrikus vizsgálatának eredményeit hasonlítják össze. Ilyen elemzésre eddig csupán egy esetben, recens népesség esetén került sor (Hubbard 2012, Hubbard és mtsai 2015).

A magyar történeti embertani kutatásban Kocsis S. Gábor munkásságának köszönhetően lendültek fel nagymértékben a fogmorfológiai vizsgálatok (pl.: Kocsis-Savanya és Marcsik 1981, Kocsis-Savanya 1993, 1994, Maczel és mtsai 1998). Az utóbbi években pedig a nemzetközi szinten is felfigyeltek a Kárpát-medence népvándorlás kori népességeinek fogmorfológiai kutatásában rejlő potenciálra (Scott és mtsai 2022, Dern 2023). Ezzel párhuzamosan azonban egyre kevesebb hazai, a témával foglalkozó tanulmány született.

Célkitűzések

A fentiek ismeretében kezdtük meg kutatásainkat a témakörben. Munkánk során elsőként vizsgáltuk ismert archeogenetikai adatokkal rendelkező történeti embertani szériákból származó egyének fogazatát. Ezt az egyedülálló lehetőséget kihasználva a doktori disszertáció célja a szakirodalmon alapuló módszertan tesztelése, fejlesztése és a módszer genetikai adatokkal való validálása. A vizsgálatokat ebből adódóan két fázisra bontottuk.

I. fázis

A vizsgálati anyag általános fogmorfológiai összetételével kapcsolatos kutatási kérdések:

- Milyen az egyes jellegek vizsgálhatósága a különböző fogakon a szelektált 6–11. századi Kárpát-medencei embertani anyagon?
- Az egyes jellegek milyen gyakorisággal fejeződtek ki a 6–11. századi Kárpát-medencei vizsgált embertani szériákon? Melyek a ritkán és gyakran megjelenő jellegek?
- A vizsgált történeti korokban (avar és honfoglalás kor) élt egyének fogazatán megfigyelhetünk-e olyan fogmorfológiai jellegeket, amelyek szignifikánsan gyakrabban fordulnak elő valamelyik korszak népességében?

Kutatásmódszertani hipotézisekre vonatkozó kérdések:

- A Kárpát-medencei vizsgálati anyagon is a nemzetközi gyakorlatban kijelölt „kulcsfogak” mutatják-e a legnagyobb aszimmetriát?
- Mennyivel javítja a vizsgálati anyag egyéni lefedettségét (hány jelleg volt vizsgálható egyénenként) a nem metrikus jellegek „egyéni számítási módja”, tehát az antimer fogak adatainak az összevonása?
- A Kárpát-medencei vizsgálati anyag esetében is igaz-e, hogy a nem metrikus jellegek közt nincs vagy csak elhanyagolható mértékű a nemi dimorfizmus?
- A Kárpát-medencei vizsgálati anyagon mennyiben teljesül az a munkahipotézis, hogy az egyes jellegek kifejeződése egymástól független?

II. fázis

A vizsgálatok második felében a fogmorfológiai és a populációgenetikai adatok mélyebb összefüggéseinek vizsgálatára fókuszáltunk.

- Van-e összefüggés egyes jellegek kifejeződése és a genetikai módszerekkel feltárt biogeográfiai leszármazás között?
- Lehetséges-e fogmorfológiai adatok alapján egyéni szinten megbecsülni a biogeográfiai származást?

Anyag és módszer

Vizsgálati anyag

A vizsgálatok tárgyát olyan, a Kárpát-medencéből származó avar és honfoglalás kori egyének fogazata képezte, akikről rendelkezésünkre álltak közölt, teljesgenom-adatok (Gnecchi-Ruscone és mtsai 2022, Maróti és mtsai 2022). A vizsgált korszakokban több hullámban érkeztek a Kárpát-medencébe ázsiai gyökerekkel rendelkező, heterogén összetételű népcsoportok, akik keveredtek a szintén változatos eredetű, európai elemeket nagyobb arányban tartalmazó helyben talált lakossággal (pl.: Vida 2008, Révész 2014, Gáll 2019). Ezáltal a vizsgált népességek genetikai sokszínűsége megfelelő alapot szolgáltat a biológiai eredet becslésére vonatkozó módszer fejlesztésére.

A vizsgálatba bevont 404 egyén közül összességében 185 volt alkalmas a fogmorfológiai adatok felvételére. Ebből 137 egyént az „A” (közölt genomadatokkal rendelkező) fókuszcsoporthoz és 48 egyént a „B” (genetikai adatokkal nem rendelkező) kísérleti csoporthoz soroltunk. Fontos szem előtt tartanunk a következtetések levonásánál, hogy az avar kori és a honfoglalás kori, valamint férfi és női minták száma nem arányos, valamint jelentősen korlátozott, mivel a vizsgálati anyag mennyiségét az archeogenetikai szempontból eddig közölt esetek száma határozta meg.

Vizsgálati módszerek

A fog nem metrikus jellegek rögzítésére a széles körben ismert ASUDAS-on alapuló módszer legfrissebb változatát alkalmaztuk kisebb módosításokkal (Scott és Irish 2017, Pilloud és mtsai 2022). Az adatok statisztikai értékeléséhez az R (v.4.1.0.) statisztikai programot használtuk (R Core Team 2021). A genetikai elemzéshez csak közölt genom adatokat használtunk fel. A vizsgált egyének genetikai összetételének feltérképezéséhez supervised ADMIXTURE analízist futtattunk (Alexander és mtsai 2009, Alexander és Lange 2011), amihez egykor létező őspopulációk helyettesítésére használt standard modern populációszettel dolgoztunk (Lazaridis és mtsai 2014, Jorsboe és mtsai 2017).

Vizsgálati eredmények és értékelésük

I. fázis

A jellegek vizsgálhatósága. Az elemzés első fázisában a jellegek vizsgálhatósága szempontjából azt tapasztaltuk, hogy négy jellemnél (diastema, ívelt metszőél, fovea anterior, erősen barázdált nagyörlő) az eseteknek csak maximum 30%-a volt osztályozható. Tizenkét jellemnél (pl.: „hypocone” csücsök, „metacone” csücsök, erősen kompressziós nagyörlő – „potato tooth”, zománcnyelv) azonban az esetek több mint 70%-a bizonyult értékelhetőnek. Ennek oka, hogy a különböző jellegeket a fogazat különböző területein lehet megfigyelni, amik eltérő mértékben vannak kitéve a fogakat roncsoló környezeti hatásoknak (Scott és Irish 2017). Emiatt a ritkán vizsgálható jellegek statisztikai elemzésénél megfelelő körültekintéssel kell eljárunk.

A jellegek gyakorisága. A jellegek gyakorisági értékeire vonatkozó eredmények azt mutatták, hogy tizenkét jelleg (pl.: alsó szemfog gyökérszáma, felső második kisörlő gyökérszáma, laterális metszők alaki variánsai, erősen barázdált nagyörlő) 10% vagy annál kisebb, három jelleg pedig (Carabelli-csücsök, fovea anterior, barázdamentázat) 80%-ot meghaladó gyakorisággal fordult elő. Négy jelleg esetében (felső szemfog gyökérszám, alsó első kisörlő gyökérszám, odontome, Uto-Aztecan premoláris) egyszer sem regisztráltunk az alap morfológiától eltérő tulajdonságot. A statisztikai erő növelése

érdekében ez utóbbi négy jelleget kihagytuk a további elemzésekből. A vizsgálati anyag kellő reprezentativitását támasztja alá, hogy a gyakorisági értékekre vonatkozó eredményeink több esetben párhuzamot mutattak korábbi, magyarországi avar és honfoglalás kori szériákban a fogak nem metrikus jellegeinek vizsgálata során megfigyelt tendenciákkal (Dern 2023, Kocsis-Savanya 1993).

A jellegek gyakorisági jellemzői a vizsgált korszakokban. Az avar, illetve a honfoglalás korban élt egyéneket összehasonlítva csak egy jelleg (a felső második nagyörlőknél megfigyelt zománcnyelv) mutatott szignifikáns különbséget a kifejezettség mértékében. Ennek a háttérben módszertani és populációs okok is lehetnek. A két korszak népességére vonatkozó régészeti és bioarcheológiai adatok alapján lehetséges, hogy a 10. században betelepülő csoportok a helyben talált lakosságéhoz hasonló fogmorfológiai bélyegeket hoztak magukkal. Emellett az is lehetséges, hogy azok a morfológiai karaktervonások, amik egy helyi vagy újonnan érkező, kisebbségben lévő csoportot jól jellemezhetek, a nagyobb csoportokba elkeveredve statisztikai módszerekkel már nem feltétlen kimutathatók. Továbbá a kutatás jellegéből adódó, korlátozott mintaszám is hatással lehetett az eredményekre. A két korszak közti különbségekre vonatkozó eredményeink részben párhuzamot mutattak korábbi, magyarországi avar és honfoglalás kori szériákban a fogak nem metrikus jellegeinek vizsgálatának eredményeivel (Dern 2023), azonban vizsgálati anyagunk esetében sokkal kevesebb szignifikáns különbséget regisztráltunk. Az eredmények közötti különbséget többek közt okozhatta a vizsgálataink során alkalmazott szigorúbb szignifikancia határérték és az eltérő mintanagyság is.

Az aszimmetria vizsgálatok eredményei. Az antimere, azaz ugyanazon típusba tartozó fog jobb és bal oldali párjának aszimmetriájára vonatkozóan az elemzés során nyolc jelleg-fog pár esetén nem tudtunk szignifikáns korrelációt (szimmetriát) kimutatni, amin belül a harmadik nagyörlők öt esetben is érintettek voltak. Ennek ellenére, mivel eredményeink a legtöbb jelleg esetén szignifikáns korrelációt mutattak az antimere fogak szimmetriájára vonatkozóan, így nem tudtuk egyik korábbi, a kulcsfogakra vonatkozó módszertant sem megerősíteni (Dahlberg 1945, 1951, Townsend és mtsai 2009, Scott és Irish 2017), ezért a nemzetközi gyakorlattal ellentétben a fogtípusok egyik tagját sem zártuk ki a későbbi elemzésekből.

Az adatok összevonása. Az antimere fogak adatainak összevonását aszerint a nemzetközileg elfogadott elv szerint végeztük el, amely szerint a kifejezettebb jelleg jobban tükrözi az egyén genetikai potenciálját. Az összevonásnak köszönhetően az adathiány egyénenként átlagosan 10%-kal csökkent.

Nemek közti eloszlás. A jellegek kifejezettségének gyakoriságát illetően nem találtunk szignifikáns különbséget a nemek között. Eredményeink tehát alátámasztják azt a fogmorfológiai vizsgálatoknál általánosan használt munkahipotézist, miszerint az ASUDAS-ban szereplő nem metrikus jellegek közt nincs, vagy csak nagyon kismértékű a nemi dimorfizmus (Turner és mtsai 1991, Scott és Irish 2017). Ezért a későbbi elemzéseknél nincs szükség a nemi adatok súlyozására vagy szétválasztására.

A jellegek kapcsoltsága. A jellegek kapcsoltságának vizsgálatánál a statisztikai elemzés huszonnégy jelleg-fog pár között mutatott ki szignifikáns összefüggést. Az eredmények elemzése során négy csoportot hoztunk létre a kapcsoltság lehetséges okainak magyarázatára: 1) a jelleg genetikai kapcsoltsága az azt kifejezni képes fogakon, 2) módszertani átfedés, 3) morfológiailag egymást kizáró karakterek, 4) ismeretlen. A kapcsoltságok lehetséges okainak felderítése azért is fontos, mert a genetikai okok miatt kapcsolt tulajdonságok torzíthatják az erre érzékeny statisztikai vizsgálatok eredményeit.

Mivel a jelleg-fog kapcsoltsági párok tagjairól nem rendelkezünk elég információval arra vonatkozóan, hogy melyik tag reprezentálja jobban a vizsgálati anyagot, nem tartottuk célszerűnek véletlenszerűen kizárni a pár egyik tagját sem a további vizsgálatokból. A kapcsoltsági vizsgálatok eredményei arra hívják fel a figyelmet, hogy az adatok további statisztikai elemzésére csak olyan módszer alkalmas, ami nem súlyozza a kapcsolt karaktereket, hanem képes külön-külön mérni a fogak nem metrikus tulajdonságainak összefüggéseit a genetikai adatokkal.

II. fázis

A fogmorfológiai jellegek genetikai összefüggései. Az elemzés második fázisában az eddigi eredményekre alapozva összefüggést kerestünk a földrajzi eredetre utaló ADMIXTURE komponensek és a nem metrikus jellegek kifejezettsége között. Az elemzés során a fogak öt nem metrikus tulajdonsága esetén (lapátfog erősen barázdált nagyörlő, zománcnyelv, alsó első nagyörlők gyökérszámának változása, 6. csücsök) tudtunk szignifikáns összefüggést kimutatni ezek valamelyik fogon kifejezett formája és valamelyik ADMIXTURE komponens között. A lapátfog jelleg több fogon is szignifikánsan negatív összefüggést mutatott a Közép-Nyugat-európai régiót reprezentáló és szignifikánsan pozitív összefüggést a Kelet-ázsiai és szibériai területeket jelölő komponensekkel. A zománcnyelv a felső második nagyörlő esetén szignifikánsan pozitív összefüggést mutatott a Kelet-ázsiai és szibériai területeket képviselő komponensekkel. Az alsó első nagyörlők gyökérszámának változása („root number”) eredményeink alapján szignifikánsan pozitív korrelációban áll a Kelet-ázsiai területeket reprezentáló komponenssel. A 6. csücsök az alsó harmadik örlőfogak esetén szignifikáns pozitív összefüggést mutatott a Délnyugat-ázsiai és negatív összefüggést a Közép-Nyugat-európai területeket képviselő komponensekkel. Az erősen barázdált nagyörlő nevű jelleg a felső első nagyörlő esetén szignifikáns pozitív összefüggést mutatott egy ősi észak eurázsiai metapopulációt reprezentáló (a mai Dél-Amerika területén fellelhető) komponenssel.

Az elemzések során több esetben nem az általánosan elfogadott, az adott jellegekre vonatkozó kulcsfogak mutatták a leginkább szignifikáns összefüggést a genetikai adatokkal, így eredményeink felhívják a figyelmet a kulcsfogak revíziójának szükségességére.

Az öt, szignifikáns összefüggést mutató jelleg mellett számos jelleg esetében erős pozitív vagy negatív korrelációt regisztráltunk adott genetikai komponensekkel. Ezek azonban nem érték el a szignifikancia-határt, amit többek között a vizsgálatokba bevonható kis mintaszám is okozhatott. Ennek ellenére ezek a jellegek is potenciálisan alkalmasak lehetnek egy-egy populáció földrajzi eredettel összefüggésben álló heterogenitásának vagy homogenitásának leírására.

Az eredmények tesztelése. A vizsgálatok utolsó lépéseként egy összetett teszt sorozatot végeztünk el arra vonatkozóan, hogy egyéni szinten prediktálható-e a földrajzi eredet a fogak morfológiai jellegei alapján. Az ismert genetikai háttérrel rendelkező egyének csoportját (A) további három alcsoportra osztottuk: 1. főként európai, 2. átmeneti, 3. főként ázsiai genetikai háttérrel rendelkező egyének. A visszasoroláshoz a Naive Bayes nevű statisztikai módszert használtuk, aminek az alkalmazásához az A csoportot további tanuló és tesztcsoportra osztottuk. A két alcsoport létrehozásakor a legoptimálisabb arány és összetétel kialakítására törekedtünk. A teszt során a fogak tizenhét nem metrikus jellegének felhasználásával 75,2%-os hatékonysággal tudtuk visszasorolni a vizsgált egyéneket a három, genetikai jellemzők alapján létrehozott alcsoport valamelyikébe.

Ugyanezzel a módszerrel az ismeretlen genetikai háttérű csoportba tartozó egyéneket (B) is besoroltuk, ami alapján a legtöbb egyént az első, főként európai, a legkevesebbet pedig a harmadik, főként ázsiai genetikai háttérrel rendelkező egyének alcsoportjába soroltuk.

Következtetések

Összességében elmondható, hogy kutatásunk eredményeként genetikai adatokkal validáltuk a fogak nem metrikus jellegei vizsgálatának használhatóságát az egykor élt népeiségek eredetének megismerésében. Továbbá a dolgozatban olyan, genetikai adatokkal alátámasztott módszert dolgoztunk ki, amellyel akár egyéni szinten is becslést adhatunk az eredetre vonatkozóan. Vizsgálatunk rámutatott a fogak nem metrikus jellegeinek kutatásában rejlő számos potenciálra, mindemelett a módszerek és hipotézisek tesztelése során olyan módszertani problémákat és korlátokat tárt fel, amelyek feloldására csak a vizsgálati minta bővítésével nyílhat lehetőség.

Felhasznált irodalom

- Adler, C.J., Haak, W., Donlon, D., Cooper, A. (2011): Survival and recovery of DNA from ancient teeth and bones. *Journal of Archaeological Science*, 38(5): 956–964. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.11.010>
- Alexander, D.H., Lange, K. (2011): Enhancements to ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation. *BMC Bioinformatics*, 12: 246. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-246>
- Alexander, D.H., Novembre, J., Lange, K. (2009): Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research*, 19(9): 1655–1664. DOI: <https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
- Brook, A.H., Brook O'Donnell, M., Hone, A., Hart, E., Hughes, T.E., Smith, R.N., Townsend, G.C. (2014): General and craniofacial development are complex adaptive processes influenced by diversity. *Australian Dental Journal*, 59(S1): 13–22. DOI: <https://doi.org/10.1111/adj.12158>
- Carson, E.A. (2006): Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(2): 169–180. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.20424>
- Chowdhry, A., Popli, D.B., Sircar, K., Kapoor, P. (2023): Study of twenty non-metric dental crown traits using ASUDAS system in NCR (India) population. *Egyptian Journal of Forensic Sciences*, 13(8): 1–12. DOI: <https://doi.org/10.1186/s41935-023-00329-2>
- Dahlberg, A.A. (1945): The changing dentition of man. *Journal of the American Dental Association*, 32(11): 676–690. DOI: <https://doi.org/10.14219/jada.archive.1945.0112>
- Dahlberg, A.A. (1951): The dentition of the American Indian. In: Laughlin, W.S. (Ed.) *Physical Anthropology of the American Indian*. Viking Fund Inc., New York, USA. pp. 138–176.
- Dern, L.L. (2023): *The Impact of Medieval and Early Modern Migrations on Dental Nonmetric Variation in Hungary*. PhD dissertation. University of Nevada, Reno, USA.
- Gáll, E. (2019): *A hatalom forrása és a magyar honfoglalás, hódítás és integráció. A korai magyar történelem egy régész szemszögéből*. Magyarországi Intézet, Budapest.
- Gnecchi-Ruscione, G.A., Szécsényi-Nagy, A., Koncz, I., Csiky, G., Rácz, Zs., Rohrlach, A.B., Brandt, G., Rohland, N., Csáky, V., Cheronet, O., Szeifert, B., Rácz, T. Á., Benedek, A., Bernert, Zs., Berta, N., Czifra, S., Dani, J., Farkas, Z., Hága, T., Hajdu, T., Jászberényi, M., Kisjuhász, V., Kolozsi, B., Major, P., Marcsik, A., Ny. Kovacsóczy, B., Balogh, Cs., Lezsák, G.M., Ódor, J.G., Szelekovszky, M., Szeniczey, T., Tárnoki, J., Tóth, Z., Tutkovics, E.K., Mende, B.G., Geary, P., Pohl, W., Vida, T., Pinhasi, R., Reich, D., Hofmanová, Z., Jeong, C., Krause, J. (2022): Ancient genomes reveal origin and rapid trans-Eurasian migration of 7th century *Cell*, 185(8): 1402–1413. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2022.03.007>
- Hillson, S. (1996): *Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Hubbard, A.R., Guatelli-Steinberg, D., Irish, J.D. (2015): Do nuclear DNA and dental nonmetric data produce similar reconstructions of regional population history? An example from modern coastal Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(2): 295–304. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.22714>
- Hubbard, A.R. (2012): *An examination of population history, population structure, and biological distance among regional populations of the Kenyan coast using genetic and dental data*. PhD dissertation. Ohio State University, USA.
- Irish, J.D., Morez, A., Girdland Flink, L., Phillips, E.L.W., Scott, G.R. (2020): Do dental nonmetric traits actually work as proxies for neutral genomic data? *American Journal of Physical Anthropology*, 172(3): 347–375. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.24052>
- Jorsboe, E., Hanghoj, K., Albrechtsen, A. (2017): fastNGSadmix: admixture proportions and principal component analysis of a single NGS sample. *Bioinformatics*, 33(19): 3148–3150. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx474>
- Keene, H.J. (1968): The relationship between Carabelli's trait and the size, number and morphology of the maxillary molars. *Archives of Oral Biology*, 13(8): 1023–1025. DOI: [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(68\)90018-6](https://doi.org/10.1016/0003-9969(68)90018-6)
- Kocsis-Savanya, G., Marcsik, A. (1981): Zománcképződmények a VII-VIII. századból származó koponyák fogain. *Fogorvosi Szemle*, 74: 89–93.
- Kocsis-Savanya, G. (1993): *Ásatási leletekből származó maradó frontfogak makromorfológiai fejlődési rendellenességeinek jellemzői és azok előfordulási gyakorisága*. Kandidátusi értekezés. Szeged.
- Kocsis-Savanya, G. (1994): *Ásatási leletekből származó maradó frontfogak makromorfológiai fejlődési rendellenességeinek jellemzői és azok előfordulási gyakorisága*. *Anthropológiai Közlemények*, 36: 85–95.
- Lazaridis, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Acar, A., Acikkol, A., Agelarakis, A., Aghikyan, L., Akyuz, U., Andreeva, D., Andrijašević, G., Antonovic, D., Armit, I., Atmaca, A., Avetisyan, P., AYTEK, A.I., Bacvarov, K., Badalyan, R., Bakardzhiev, S., Balen, J., Bejko, L., Bernardos, R., Bertsatos, A., Biber, H., Bilir, A., Bodružić, M., Bonogofsky, M., Bonsall, C., Boric, D., Borovinic, N., Bravo Morante, G., Buttinger, K., Callan, K., Candilio, F., Caric, M., Cheronet, O., Chohadzhiev, S., Chovalopoulou, M-E., Chrissyoulaki, S., Ciobanu, I., Kondic, N., Constantinescu, M., Cristiani, E., Culleton, B. J., Curtis, E., Davis, J., Davtyan, R., Demcenco, T.I., Dergachev, V., Derin, Z., Deskaj, S., Devejian, S., Djordjevic, V., Duffett Carlson, K.S., Eccles, L.R., Elenski, N., Engin, A., Erdogan, N., Erir-Pazarci, S., Fernandes, D.M., Ferry, M., Freilich, S., Frinculeasa, A., Galaty, M.L., Gamarra, B., Gasparyan, B., Gaydarska, B., Genç, E., Gültekin, T., Gündüz, S., Hajdu, T., Heyd, V., Hobosyan, S., Hovhannissyan, N., Iliev, I., Iliev, L., Iliev, S., Ivgin, I., Jankovic, I., Jovanova, L., Karkanias, P., Kavaz-Kindigili, B., Kaya, E.H., Keating, D., Kennett, D.J., Deniz Kesici, S., Khudaverdyan, A., Kiss, K., Kiliç, S., Klostermann, P., Kostak Boca Negra Valdes, S., Kovacevic, S., Krenz-Niedbala, M., Krznaric Skrivanko, M., Kurti, R., Kuzman, P., Lawson, A.M., Lazar, C., Leshtakov, K., Reich, D. (2022): The genetic history of the Southern Arc: A bridge between West Asia and Europe. *Science*, 377(6609). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.abm4247>
- Lazaridis, I., Patterson, N., Mittnik, A., Renaud, G., Mallick, S., Kirsanow, K., Sudmant, P. H., Schraiber, J.G., Castellano, S., Lipson, M., Berger, B., Economou, C., Bollongino, R., Fu, Q., Bos, K.I., Nordenfelt, S., Li, H., de Filippo, C., Prüfer, K., Sawyer, S., Posth, C., Haak, W., Hallgren, F., Fornander, E., Rohland, N., Delsate, D., Francken, M., Guinet, J-M., Wahl, J., Ayodo, G., Babiker, H. A., Bailliet, G., Balanovska, E., Balanovsky, O., Barrantes, R., Bedoya, G., Ben-Ami, H., Bene, J., Berrada, F., Bravi, C. M., Brisighelli, F., Busby, G. B.J., Cali, F., Churmosov, M., Cole, D.E.C., Corach, D., Damba, L., van Driem, G., Dryomov, S., Dugoujon, J-M., Fedorova, S.A., Gallego Romero, I., Gubina, M., Hammer, M., Henn, B.M., Hervig, T., Hodoglugil, U., Jha, A.R., Karachanak-Yankova, S., Khusainova, R., Khusnutdinova, E., Kittles, R., Kivisild, T., Klitz, W., Kucinskas, V., Kushniarevich, A., Laredj, L., Litvinov, S., Loukidis, T., Mahley, R. W., Melegh, B., Metspalu, E., Molina, J.,

- Mountain, J., Nakkalajarvi, K., Nesheva, D., Nyambo, T., Osipova, L., Parik, J., Platonov, F., Posukh, O., Romano, V., Rothhammer, F., Rudan, I., Ruizbakiev, R., Sahakyan, H., Sajantila, A., Salas, A., Starikovskaya, E.B., Tarekegn, A., Toncheva, D., Turdikulova, S., Uktveryte, I., Utevskaya, O., Vasquez, R., Villena, M., Voevoda, M., Krause, J. (2014): Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature*, 513(7518): 409–413. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature13673>
- Maczel, M., Kocsis-Savanya, G., Marcsik, A., Molnár, E. (1998): Dental disease in the Hungarian conquest period. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 10(3): 457–470. DOI: <https://doi.org/10.3406/bmsap.1998.2530>
- Maróti, Z., Neparáczi, E., Schütz, O., Maár, K., Varga, G. I. B., Kovács, B., Kalmár, T., Nyerki, E., Nagy, I., Latinovics, D., Tihanyi, B., Marcsik, A., Pálfi, Gy., Bernert, Zs., Gallina, Zs., Horváth, C., Varga, S., Költő, L., Raskó, I., Nagy, P.L., Balogh, Cs., Zink, A., Maixner, F., Götherström, A., George, R., Szalontai, Cs., Szenthe, G., Gáll, E., Kiss, A.P., Gulyás, B., Kovacsóczy, B.Ny., Gál, S. S., Tomka, P., Török, T. (2022): The genetic origin of Huns, Avars, and conquering Hungarians. *Current Biology*, 32(13): 2858–2870.e7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.093>
- Pilloud, M.A., Kenessey, D.E., Vleminckx-Mendieta, T., Scott, G.R., Philbin, C.S. (2022): *Dentabase User Manual v2.3*. Reno: University of Nevada.
- R Core Team (2021): R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Raffone, C., Baeta, M., Lambacher, N., Granizo-Rodriguez, E., Etxeberria, F., de Pancorbo, M. M. (2021): Intrinsic and extrinsic factors that may influence DNA preservation in skeletal remains: A review. *Forensic Science International*, 325: 110859. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2021.110859>
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirrotto, S., Creanza, N., Hanihara, T., Harvati, K. (2017): Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Scientific Reports*, 7(1): 12495. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12621-y>
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H. (2020): Testing the utility of dental morphological trait combinations for inferring human neutral genetic variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(20): 10769–10777. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1914330117>
- Révész, L. (2014): *The Era of the Hungarian Conquest*. Hungarian National Museum, Budapest.
- Roseman, C.C. (2004): Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(35): 12824–12829. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0402637101>
- Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., Hublin, J.-J., Gansauge, M.-T., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Prüfer, K., Kelso, J., Paabo, S. (2015): Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51): 15696–15700. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1519905112>
- Scott, G. R. (1977a): Classification, Sex Dimorphism, Association, and Population Variation of the Canine Distal Accessory Ridge. *Human Biology*, 49(3): 453–469.
- Scott, G. R. (1977b): Interaction Between Shoveling of the Maxillary and Mandibular Incisors. *Journal of Dental Research*, 56(11): 1423–1423. DOI: <https://doi.org/10.1177/00220345770560112701>
- Scott, G.R. (1979): Association Between the Hypocone and Carabelli's Trait of the Maxillary Molars. *Journal of Dental Research*, 58(4): 1403–1404. DOI: <https://doi.org/10.1177/00220345790580041701>
- Scott, G.R., Dern, L.L., Evinger, S., O'Rourke, D.H., Hoffecker, J.F. (2022): Multiple occurrences of the rare Uto-Aztecan premolar variant in Hungary point to ancient ties between populations of western Eurasia and the Americas. *International Journal of Osteoarchaeology*, 32(5): 1096–1104. DOI: <https://doi.org/10.1002/oa.3135>
- Scott, G.R., Irish, J.D. (2017): *Human Tooth Crown and Root Morphology The Arizona State University Dental Anthropology System*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Scott, G.R., O'Rourke, D.H., Raff, J.A., Tackney, J.C., Hlusko, L.J., Elias, S.A., Bourgeon, L., Potapova, O., Pavlova, E., Pitulko, V., Hoffecker, J. F. (2021): Peopling the Americas: Not "Out of Japan". *PaleoAmerica*, 7(4): 309–332. DOI: <https://doi.org/10.1080/20555563.2021.1940440>
- Scott, G. R., Turner, C. G. II., Townsend, G. C., Martínón-Torres, M. (2018): *The Anthropology of Modern Human Teeth Dental Morphology and its Variation in Recent and Fossil Homo sapiens*. 2. kiadás. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stojanowski, C. M., Paul, K. S., Seidel, A. C., Duncan, W. N., Guatelli-Steinberg, D. (2018): Heritability and genetic integration of anterior tooth crown variants in the South Carolina Gullah. *American Journal of Physical Anthropology*, 167(1): 124–143.
- Stojanowski, C. M., Paul, K. S., Seidel, A. C., Duncan, W. N., Guatelli-Steinberg, D. (2019): Quantitative genetic analyses of postcanine morphological crown variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(3): 606–631. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajpa.23778>
- Szeniczey, T. (2019): *A Kelet-Dunántúl avar kori népességváltozásainak történeti embertani vizsgálata*. Doktori értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
- Townsend, G., Harris, E. F., Lesot, H., Clauss, F., Brook, A. (2009): Morphogenetic fields within the human dentition: A new, clinically relevant synthesis of an old concept. *Archives of Oral Biology*, 54(1): S34–S44.
- Turner, C.G., Nichol, C.R., Scott, G.R. (1991): Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University Dental Anthropology System. *Advances in Dental Anthropology*, 13–31.
- Vida, T. (2008): Conflict and Coexistence: The Local Population of the Carpathian Basin under Avar rule (6th to 7th century). In Curta, F., Kovalev, R. (Eds) *The Other Europe in the Middle Ages: Avars, Bulgars, Khazars and Cumans*. Leiden, Brill. pp. 13–46.
- Wright, J.T. (2023): Enamel Phenotypes: Genetic and Environmental Determinants. *Genes*, 14(3): 545. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes14030545>
- Yang, G., Chen, Y., Li, Q., Benítez, D., Ramírez, L.M., Fuentes-Guajardo, M., Hanihara, T., Scott, G.R., Alonzo, V.A., Jose, R. G., Bortolini, M.C., Poletti, G., Gallo, C., Rothhammer, F., Rojas, W., Zanolli, C., Adhikari, K., Ruiz-Linares, A., Delgado, M. (2023): Dental size variation in admixed Latin Americans: Effects of age, sex and genomic ancestry. *PLOS ONE*, 18(5): e0285264. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0285264>

Nem a doktori értekezés témájában megjelent tanulmányok

- Berthon, W., Tihanyi, B., Kis, L., Révész, L., Coqueugniot, H., Dutour, O., Pálfi, Gy. (2019): Horse riding and the shape of the acetabulum: Insights from the bioarchaeological analysis of early Hungarian mounted archers (10th century). *International Journal of Osteoarchaeology*, 29(1): 117–126. DOI: <https://doi.org/10.1002/oa.2723>
- Király, K., Váradi, O. A., Kis, L., Nagy, R., Elekes, G., Bukva, M., Tihanyi, B., Spekker, O., Marcsik, A., Molnár, E., Pálfi, Gy., Bereczki, Zs. (2022): New insights in the investigation of trepanations from the Carpathian Basin. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 14(4): 75. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12520-022-01548-9>
- Kis, L. (2019): Bioarcheológiai adatok Sárrétudvari-Poroshalom három sírjának társadalomrégészeti megítéléséhez. *Acta Iuvenum Sectio Archaeologica*, 4: 101–118.
- Kis, L. (2023): A magyar történelem jelentős alakjainak megjelenítése, A digitális arckonstrakcióban rejlő lehetőségek. *Scientia et Securitas*, 3(3): 260–269. DOI: <https://doi.org/10.1556/112.2022.00121>
- Kis, L., Tihanyi, B., Király, K., Berthon, W., Spekker, O., Váradi, O. A., Nagy, R., Neparáczki, E., Révész, L., Szabó, Á. Pálfi, Gy., Bereczki, Zs. (2022): A previously undescribed cranial surgery technique in the Carpathian Basin 10th century CE. *International Journal of Osteoarchaeology*, 32(2): 479–492. DOI: <https://doi.org/10.1002/oa.3082>

- Neparáczi, E., Kis, L., Maróti, Z., Kovács, B., Varga, G. I. B., Makoldi, M., Horolma, P., Teiszler, É., Tihanyi, B., Nagy, P. L., Maár, K., Gyenesei, A., Schütz, O., Dudás, E., Török, T., Pascuttini-Juraga, V., Peharda, I., Vizi, L. T., Horváth-Lugossy, G., Kásler, M. (2022): The genetic legacy of the Hunyadi descendants. *Heliyon* 8(11): e11731. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e11731>
- Spekker, O., Hunt, D. R., Király, K., Kis, L., Madai, Á., Szalontai, Cs., Molnár, E., Pálfi, Gy. (2023): Lumbosacral tuberculosis, a rare manifestation of Pott's disease, How identified human skeletons from the pre-antibiotic era can be used as reference cases to establish a palaeopathological diagnosis of tuberculosis. *Tuberculosis* 138: 102287. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tube.2022.102287>
- Spekker, O., Kis, L., Deák, A., Makai, E., Pálfi, Gy., Váradi, O. A., Molnár, E. (2021): An unusual case of childhood osteoarticular tuberculosis from the Árpadian Age cemetery of Györszentiván-Révhegyi tag (Győr-Moson-Sopron county, Hungary). *PLOS ONE* 16(4): e0249939. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249939>
- Spekker, O., Kis, L., Lukács, N., Patyi, E., Tihanyi, B. (2023): The first probable case with tuberculous meningitis from the Hun period of the Carpathian Basin, How diagnostics development can contribute to increase knowledge and understanding of the spatio-temporal distribution of tuberculosis in the past. *Tuberculosis* 143: 102372. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tube.2023.102372>
- Spekker, O., Kiss P., A., Kis, L., Király, K., Varga, S., Marcsik, A., Schütz, O., Török, T., Hunt, D. R., Tihanyi, B. (2024): White plague among the “forgotten people” from the Barbaricum of the Carpathian Basin—Cases with tuberculosis from the Sarmatian-period (3rd–4th centuries CE) archaeological site of Hódmezővásárhely–Kenyere-ér, Bereczki-tanya (Hungary). *PLOS ONE*, 19(1): e0294762. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0294762>
- Spekker, O., Tihanyi, B., Kis, L., Madai, Á., Pálfi, Gy., Csuvár-Andrási, R., Wicker, E., Szalontai, Cs., Samu, L., Koncz, I., Marcsik, A., Molnár, E. (2023): Leprosy: The age-old companion of humans, Re-evaluation and comparative analysis of Avar-period cases with Hansen's disease from the Danube-Tisza Interfluve, Hungary. *Tuberculosis*, 142: 102393. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tube.2023.102393>
- Spekker, O., Tihanyi, B., Kis, L., Szalontai, Cs., Vida, T., Pálfi, Gy., Marcsik, A., Molnár, E. (2022): Life and death of a leprosy sufferer from the 8th-century-CE cemetery of Kiskundorozsma, Kettőshatár I (Duna-Tisza Interfluve, Hungary) Biological and social consequences of having Hansen's disease in a late Avar Age population from Hungary. *PLOS ONE*, 17(2): e0264286. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0264286>
- Spekker, O., Tihanyi, B., Kis, L., Váradi, O. A., Donoghue, H. D., Minnikin, D. E., Szalontai, C., Vida, T., Pálfi, Gy., Marcsik, A., Molnár, E. (2022): The two extremes of Hansen's disease, Different manifestations of leprosy and their biological consequences in an Avar Age (late 7th century CE) osteoarchaeological series of the Duna-Tisza Interfluve (Kiskundorozsma, Daruhalom-dűlő II, Hungary). *PLOS ONE*, 17(6): e0265416. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265416>
- Tihanyi, B., Kis, L., Molnár, E. (1): Appendix: Szeged, Kiskundorozsma-Subasa (216. sír): aktivitás okozta csontelváltozási nyomok a felső végtag és a törzs csontjain. *Glaeba*, 1(1): 147–153.
- Tihanyi, B., William, B., Kis, L., Váradi, O. A., Dutour, O., Révész, L., Pálfi, Gy. (2020): “Brothers in arms”: Activity-related skeletal changes observed on the humerus of individuals buried with and without weapons from the 10th-century CE Carpathian Basin. *International Journal of Osteoarchaeology*, 30(6): 798–810. DOI: <https://doi.org/10.1002/oa.2910>
- Varga, G. I. B., Kristóf, L. A., Maár, K., Kis, L., Schütz, O., Váradi, O. A., Kovács, B., Gînguță, A., Tihanyi, B., Nagy, P. L., Maróti, Z., Nyerki, E., Török, T., Neparáczi, E. (2023): The archaeogenomic validation of Saint Ladislaus' relic provides insights into the Árpád dynasty's genealogy. *Journal of Genetics and Genomics*, 50(1): 58–61. DOI: <https://doi.org/10.53644/MKILKSZL.2023.137>

Varga, G., Maár, K., Gingüta, A., Kovács, B., Tihanyi, B., Kis, L., Váradi, O., Kiss, P., Szokolóczy, D., Schütz, O., Maróti, Z., Nyerki, E., Nagy, I., Latinovics, D., Török T., Neparáczki, E. (2021): An archaeogenetic approach to identify the remains of the Hungarian Kings. *Ephemeris Hungarologica*, 1(2): 333–342. DOI: <https://doi.org/10.53644/EH.2021.2.333>

Levelezési cím: Kis Luca
Mailing address: Embertani Tanszék
Szegedi Tudományegyetem
6726 Szeged
Közép fasor 52.
Hungary
luca.kis.15@gmail.com