

## ФИЛО- И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ПАЛЬЦЕВ КИСТИ ЧЕЛОВЕКА

Ермоленко А.С.

*ФГБОУ ВО «Ульяновский государственный университет», Ульяновск, e-mail: osteon@yandex.ru*

В статье обсуждаются вопросы фило- и онтогенеза пальцев кисти человека. Проведен анализ данных ряда авторов, в работах которых представлены различные аспекты эволюционного преобразования грудных конечностей, развития кисти и ее пальцев. Морфологическое разнообразие пальцев кисти в контексте сравнительной анатомии проявляется в изменчивости форм и размеров. Филогенез пальцев грудных конечностей тетрапод характеризуется прогрессивным совершенствованием строения и функций, которые обусловлены усложнением локомоции в рамках поведения животного. Независимо от таксономии дистальные сегменты грудных конечностей большинства тетрапод характеризуются пентадактилией. Типологию кисти у различных групп позвоночных, в том числе и у человека, определяет филогенетическая, онтогенетическая и функциональная неоднородность пальцев. Представлены данные о морфологических типах кисти, их половых и возрастных особенностях. В онтогенезе пальцев кисти у человека важную роль играют процессы, связанные с гетерохронией и аллометрией. Метаморфоз дистальных сегментов грудных конечностей в фило- и онтогенетическом аспекте характеризуется наибольшей изменчивостью I, II и IV пальцев. Уникальное сочетание консервативности и разнообразия свидетельствует о высокой морфогенетической пластичности процессов формообразования пальцев кисти.

Ключевые слова: кисть человека, пальцы, развитие конечностей.

## PHYLO- AND ONTOGENETIC ASPECTS OF THE DEVELOPMENT OF THE FINGERS OF THE HUMAN HAND

Ermolenko A.S.

*FGBOU VO «Ulyanovsk State University», Ulyanovsk, e-mail: osteon@yandex.ru*

The article discusses the issues of phylo-and ontogenesis of human fingers. The analysis of data from a number of authors, whose works present various aspects of the evolutionary transformation of the thoracic limbs, the development of the hand and her fingers. The morphological diversity of the fingers in the context of comparative anatomy is manifested in the variability of shapes and sizes. The phylogeny of the fingers of the thoracic limbs of tetrapods is characterized by progressive improvement of the structure and functions, which are caused by the complication of locomotion within the framework of animal behavior. Phylogenetic, ontogenetic and functional heterogeneity of the digits in various groups of vertebrates, including humans, determines the typology of the hand. Data on morphological types of the hand, their sexual and age characteristics are presented. Regardless of taxonomy, the distal segments of the thoracic limbs of most tetrapods are characterized by pentadactyly. Processes related to heterochrony and allometry play an important role in the ontogenesis of human fingers. Metamorphosis of the distal segments of the thoracic extremities in the phylo-ontogenetic aspect is characterized by the greatest variability of the I, II and IV fingers. The unique combination of conservatism and diversity indicates a high morphogenetic plasticity of the processes of forming the fingers of the hand.

Keywords: human hand, digit, limb development.

Кисть как предмет философского познания природы различий между человеком и другими животными является результатом сложной последовательности событий, которые начались несколько миллионов лет назад с эволюционных преобразований грудных конечностей. Владение полностью развитой кистью глубоко изменяет не только отношение человека к его собственному телу, но и отношения между людьми и миром природы [1].

Значимость кисти в жизни человека обусловлена ее сложной морфологической

организацией, которая сочетает различные качества в одной структуре: это не только орган манипуляции, но и орган коммуникации [2]. Кисть не реализовала бы ни одной из этих функций, если бы не такой атрибут, как осязание, при помощи которого мы взаимодействуем с окружающими нас предметами и исследуем внешний мир [3]. Следует отметить, что кисти ближайших наших родственников – приматов – наделены подобными качествами, но несколько в меньшей степени: они прекрасно манипулируют кистями, также при помощи них познают мир и жестами выражают свои эмоции [4]. Несмотря на сходство кистей человека и приматов, имеется ряд различий в строении дистальных сегментов верхних конечностей, что, по мнению некоторых авторов, обусловлено функциональной адаптацией [5]. Анализ пропорциональной изоморфии кистей человека и приматов свидетельствует об однотипности процессов соматогенеза [6]. Возможно, что изоморфизм кистей подчинен принципам структурной и функциональной гармонии.

Цель исследования: провести анализ данных литературы о фило- и онтогенезе пальцев кисти человека.

Элементы скелета кисти (*autopodium*) впервые появились в парных грудных плавниках ранних костистых рыб около 400 млн лет назад [7]. Пятилучевая организация грудных плавников обнаруживается у ископаемых кистеперых рыб рода *Eusthenopteron*, обитавших в Девонском периоде [8]. Отчетливо выраженный адаптивный характер эволюционных преобразований обособляет грудные конечности и, в частности, *autopodium* у тетрапод среди других звеньев посткарниального скелета. Трансформация костных элементов *autopodium* обусловлена изменением характера локомоции в ходе эволюции [9]. Многообразие морфологии дистального отдела грудных конечностей обусловлено экофункциональной специализацией животного, высшая степень которой наблюдается у приматов [4]. Морфофункциональная адаптация опорно-двигательного аппарата у приматов к брахиации наиболее выражена в строении костей *autopodium* [10]. Развившиеся типы локомоции – перемещения в горизонтальной (бегание) и вертикальной (лазанье по деревьям) плоскостях – привели у ранних млекопитающих к модификационной изменчивости в краевых пальцах (радиальных и ульнарных). По мнению некоторых авторов, развитие I–II пальцев способствовало лучшему захвату предметов, в то время как развитие IV–V пальцев способствовало лучшей опоре [11]. Обладая широким спектром специализаций, локомоторные функции кисти реализуются не только в качестве опоры, но и средства манипуляции. Несмотря на филогенетически обоснованную трансформацию дистальных сегментов верхних конечностей для манипуляций предметами, результаты некоторых исследований демонстрируют, что морфологические изменения кистей большинства антропоидов развивались в ходе эволюции преимущественно для обеспечения локомоции

[12].

Скелет autopodium приматов и человека имеет единый план строения и состоит из трех сегментов: проксимального – запястье (basipodium), среднего – пясть (metapodium) и дистального – пальцы (асropodium) [13]. Морфофункциональный анализ демонстрирует единые черты в строении autopodium грудных конечностей приматов независимо от вида [14]. Функциональная приоритетность грудных конечностей позвоночных животных определяет видовые пропорциональности сегментов autopodium и, в частности, асropodium. В контексте анатомической изменчивости наибольший интерес представляет скелет асropodium отряда приматов как наиболее близких в сравнительно-анатомическом аспекте к человеку животных [15].

Асropodium, унаследованный гоминидами от более древних животных, значительно изменился и достигает наивысшего развития у человекообразных обезьян и человека [16]. Скелет асropodium приматов и человека имеет единый план строения и состоит из трех сегментов: проксимальные фаланги (I–V пальцы), средние фаланги (II–V пальцы) и дистальные фаланги (I–V пальцы) (асropodium) [13]. Однако некоторые авторы в своих исследованиях подтверждают гипотезу о том, что первая пястная кость является проксимальной фалангой, в то время как истинная пястная кость была утрачена в ходе эволюции [17].

Морфофункциональный анализ грудных конечностей некоторых видов приматов демонстрирует различия в формах кистей. Типичная кисть приматов, как и человека, характеризуется уменьшением длины I пальца, а также удлинением II–IV пальцев по сравнению с пястными костями, редукцией и рудиментацией II пальца (в отдельных случаях III пальца), изменчивостью продольных размеров фаланг пальцев [11]. Несмотря на визуальную схожесть, асropodium приматов и человека имеет ряд морфологических отличий – наблюдается уменьшение продольных размеров пальцев; I палец располагается в латеральной позиции, что обуславливает возможность противопоставляться (оппозиция) II–V пальцам, чего не наблюдается у большинства обезьян – некоторые способны приводить I палец только до III. Противопоставление первого пальца остальным является прогрессом в эволюции autopodium грудных конечностей, что привело к значительному увеличению универсальности функции кисти и способствовало прямохождению [4]. У человекообразных обезьян возможность противопоставления I пальца позволяет совершать не только захват различными пальцевыми способами, но и обхваты, что имеет большое значение при манипуляции предметами. Возможность противопоставления I пальца впервые появляется у полуобезьян, она описывается некоторыми авторами как псевдопротивопоставляемость [18]. У высших приматов эволюционные преобразования

приводят к формированию седловидного сустава между первой пястной костью и костью-трапецией, что позволяет совершать сгибание, отведение и медиальное вращение I пальцем таким образом, что ладонная поверхность его дистальной фаланги может вступать в контакт с дистальной фалангой одного или всех из оставшихся пальцев. Оппозиция I пальца имеет важное значение для захвата мелких объектов [19]. Среди приматов только обезьяны Старого Света, Колобусы и Паукообразные обезьяны способны противопоставлять I палец остальным [16]. Все приматы, включая человека, обладают способностью приводить и отводить II, IV и V пальцы относительно III. Приведение пальцев (конвергенция) и их отведение (расхождение) – результат арочной формы запястья и пясти. Способность захвата является очень важной характеристикой кисти приматов, что позволяет реализовать многие действия одной рукой. У приматов брахиация реализуется двумя способами: первый – захват ветки при помощи расположенного несколько латерально I пальца, что характерно для представителей подотряда Prosimii; второй – захват ветки без использования I пальца, что характерно для древесных обезьян (шимпанзе, орангутангов) [20]. Морфологические особенности I пальца, а также его обособленность наделяют кисти приматов функцией универсального захвата, которая в процессе эволюции достигает у человека совершенства, способностью осуществлять характерный только для последнего пинцетный захват.

Пальцы кисти по отношению друг к другу в зависимости от продольных размеров определяют пальцевую формулу, которая как у человека, так и обезьян имеет вид III>IV>II>V>I, что является общим и одним из древних признаков высших приматов [11]. Количество фаланг пальцев у человека, как и у всех тетрапод, увеличивается, начиная от I пальца. В астродиум выделяют две группы пальцев – преаксиальную (лучевая или радиальная, составляют фаланги I луча) и постаксиальную (локтевая или ульнарный, составляют фаланги II–V лучей). Лучевая организация пятипалых конечностей тетрапод является важным моментом преадаптации в пирамиде эволюционных преобразований, на вершине которой находится человек [21].

У различных представителей отряда приматов, в том числе и у человека, морфофункциональная неоднородность пальцев кисти в контексте фило- и онтогенеза определяет форму последней [6]. Пальцы и соответствующие им пястные кости составляют лучи кисти [22]. А. Ескер в 1875 г. впервые привел систематический анализ морфологических типов кисти, и им же введены понятие и критерии морфологического типа кисти, которые, по мнению автора, определяются соотношением выступания кончиков указательного и безымянного пальцев относительно друг друга вдоль продольной оси кисти [23]. А. Ескер выделял два типа кисти: первый тип, когда указательный палец короче безымянного; второй тип, когда указательный палец длиннее безымянного. Также А. Ескер обнаружил, что у всех

человекообразных обезьян наблюдается укорочение указательного пальца по отношению к безымянному, следствием чего является преобладание ульнарной формы кисти; также он указал, что различия в относительной длине II и IV пальцев носят как качественный, так и количественный характер, однако при этом автор не учитывал половой дифференцировки. А. Ескер предположил, что различные соотношения длин указательного и безымянного пальцев относительно друг друга обусловлены, как минимум, следующими факторами: различиями абсолютных длин II и IV лучей кисти, взаимоположением в контексте топографии в пределах кисти либо и тем и другим. К этому следует также добавить влияние различий в длине отдельных фаланг и пястных костей на продольные размеры лучей кисти. Выделенные А. Ескер типы кисти характеризуют ее анатомическую форму, обусловленную как количественными различиями продольных размеров костей, составляющих лучи кисти, так и топографию последних. В последующем некоторые авторы на основании своих исследований выделяли мужские и женские типы кисти, ульнарные и радиальные [24]. Возрастающий с годами интерес к соотношению длин II и IV пальцев и их взаимосвязи с рядом биологических и социальных факторов привел к формированию термина 2D:4D digit ratio (соотношение указательного (2D) и безымянного (4D) пальцев) [25].

Прослеживается взаимосвязь между морфологическими типами и внешними морфологическими характеристиками кисти. При ульнарном типе поперечные размеры кисти преобладают над продольными, контуры межфаланговых суставов сглажены, при радиальном типе наблюдается обратная тенденция – продольные размеры кисти преобладают над продольными, запястье более узкое, контуры межфаланговых суставов более выражены [26]. По мнению некоторых авторов, выделяемые на основе соотношения длин указательного и безымянного пальцев морфологические типы кисти являются морфологическими признаками, свойственными приматам и человеку, обладающему собственными качествами в рамках индивидуальной, половой и возрастной изменчивости, при этом различия между мужским и женским типом кисти обусловлены в основном длиной указательного пальца, в то время как продольные размеры безымянного пальца не вносят существенного вклада в определение типа кисти [27].

Несмотря на то что для каждого вида приматов морфология скелета *autopodium* индивидуальна – размеры и расположение костей различны, все многообразие морфологических форм в ходе морфогенеза *autopodium* реализуется общими, в том числе и у человека, механизмами. Верхние конечности у человека развиваются на 4-й неделе эмбриогенеза, завершающим этапом которого является формирование пальцев кисти на 50-й день [28]. Различия между морфологическими типами кисти в рамках закономерностей возрастной изменчивости, по мнению некоторых авторов, появляются на 12-й неделе

эмбриогенеза [29]. На ранних этапах эмбриогенеза у человека пальцы кисти короткие, что обусловлено более поздней закладкой последних по сравнению с пястными костями, интенсивность их роста характеризуется ульнарной направленностью [30]. На ранних стадиях онтогенеза наиболее интенсивным ростом обладают I–III пальцы. Сопоставление длин пястных костей с длиной пальцев указывает на то, что с 3-го месяца внутриутробного развития I палец больше первой пястной кости. В последующем (с 6-го месяца) I палец опережает в своем развитии первую пястную кость. II палец уже с 3-го месяца превосходит по размерам вторую пястную кость, хотя различия очень незначительны. В дальнейшем разница в размерах нарастает в сторону увеличения длины II пальца. III палец на 2-м месяце меньше соответствующей ему пястной кости, и лишь с 3-го месяца его длина превышает длину последней. У 2–3-месячных плодов IV палец короче, чем четвертая пястная кость. С 4-го месяца отношения меняются – длина IV пальца превосходит длину соответствующей ему пястной кости. На ранних этапах внутриутробного развития длина V пальца соответствует длине V пястной кости, и только в дальнейшем отношения меняются в пользу увеличения продольных размеров V пальца по сравнению с длиной соответствующей пястной кости [31]. Темпы развития пальцев кисти в целом, как и фаланг в частности, в продольной оси характеризуются половым диморфизмом – у лиц мужского пола в период с 4 до 12 лет пальцы развиваются относительно равномерно и быстро, в последующие 1–2 года прирост снижается, а затем с 15 лет и до 21 года наблюдается выравнивание темпов прироста, однако в несколько раз слабее, чем в период с 4 до 12 лет. У лиц женского пола с 4 до 15 лет развитие фаланг, как и пальцев, характеризуется относительно равномерным и более высоким, чем у лиц мужского пола, темпом развития в продольной оси, которое к 15 годам в большинстве случаев прекращается [32]. В постнатальном онтогенезе проксимальные и дистальные фаланги характеризуются выраженным половым диморфизмом [33, 34]. В первой половине пренатального онтогенеза человека превалирует радиальный тип кисти вследствие быстрого развития второго луча кисти по сравнению с четвертым лучом, что обусловлено разными темпами развития соответствующих пястных костей; тенденция сохраняется и у новорожденных, у которых преобладают кисти радиального типа. Во второй половине пренатального онтогенеза развитие кисти в продольной оси несколько замедляется, однако сохраняется относительно ускоренный рост костей лучей постаксиального края кисти, вследствие чего преобладает ульнарный тип кисти [35]. В постнатальном онтогенезе до 4–8 лет преобладает радиальный тип кисти за счет продолжающего интенсивного роста костей второго луча, который постепенно замедляется на фоне интенсивного роста костей четвертого луча, вследствие чего вплоть до пожилого возраста увеличивается число лиц с ульнарным типом кисти [36, 37]. Однако, несмотря на интенсивный рост костей четвертого

луча кисти, в постнатальном онтогенезе наблюдаются выраженные половые различия в структуре лиц с различными морфологическими типами кисти – у мужчин ульнарный тип кисти преобладает на радиальном, в то время как у женщин наблюдается обратное соотношение [38, 39]. Существуют значительные различия средних значений в соотношениях II и IV пальцев в зависимости от этнической и национальной принадлежности [25]. Некоторые авторы на основании проведенной морфометрии рентгенограмм 148 монозиготных и 308 дизиготных женских пар близнецов в возрасте 18–79 лет пришли к выводу, что наследуемость соотношения длин II и IV пальцев составляет около 66%, что свидетельствует о существенном генетическом вкладе в пальцевый индекс [40]. Считается, что половые различия в соотношениях II и IV пальцев обусловлены влиянием стероидных гормонов (в первую очередь тестостерона и эстрогена) в первом триместре беременности [25].

### **Заключение**

Таким образом, фило- и онтогенез пальцев кисти характеризуется прогрессивным совершенствованием строения и функций, которое обусловлено усложнением локомоции как мозаика примитивных и уникальных особенностей, отражающих этапы эволюции руки от органа опоры до органа захвата и, в конечном счете, до органа, полностью приспособленного для манипулирования предметами. Данные сравнительной анатомии демонстрируют изменчивость скелета *autopodium*, которая проявляется в изменчивости форм и размеров костей. Независимо от систематики для подавляющего большинства тетрапод характерна пентадактилия как единый пятилучевой сегментированный тип организации кисти, который для приматов является биологическим правилом. Рост *асropodium* в продольном направлении обусловлен ростом не только их фаланг, но и соответствующих костей *metapodium*. В фило- и онтогенетическом аспекте изменчивость выражена для скелета пальцев радиального края кисти – I и II. Формирование пальцев кисти у человека в пренатальном онтогенезе характеризуется наиболее выраженными явлениями гетерохронии и аллометрии на фоне генетической детерминации. Уникальное сочетание консерватизма в развитии и морфологического разнообразия форм свидетельствует о высокой морфогенетической пластичности процессов формообразования пальцев кисти.

### **Список литературы**

1. Tallis R. The Hand. Edinburgh: Edinburgh University Press, 2003. 368 p.
2. Gibson K.R., Ingold T. Tools, language and cognition in human evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 483 p.

3. Heller M.A., Schiff W. *The Psychology of Touch*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates, 1991. 368 p.
4. Fleagle J.G. *Primate Adaptation and Evolution*. San Diego: Academic Press, 2013. 464 p.
5. Almécija S., Smaers J.B., Jungers W.L. The evolution of human and ape hand proportions. *Nat. Commun.* 2015. Vol. 6. P. 1-11.
6. Marzke M.W. Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2013. Vol. 368. № 1630. P. 1-8.
7. *Topics in Animal and Plant Development: From Cell Differentiation to Morphogenesis*. Editor J. Chimal-Monroy. Kerala: Transworld Research Network, 2011. 247 p.
8. Saxena A., Towers M., Cooper K.L., The origins, scaling and loss of tetrapod digits. *Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2017. Vol. 1-9.
9. Boyer D.M., Yapuncich G.S., Chester S., Bloch B.I., Godinot M. Hands of early primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 2013. Vol. 152. Suppl. 57. P. 33-78.
10. Richmond B.G., Roach N.T., Ostrofsky K.R. *Evolution of the Early Hominin Hand. Evolution of the Primate Hand: Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence* New York: Springer-Verlag, 2016. P. 515-543.
11. McCrew W.C. Marchant L.F. Schiefenhoevel W. *Evolution of the human hand*. New York Academy of Sciences, 2013. 256 p.
12. Liu M.-J., Xiong C.-H., Hu D. Assessing the manipulative potentials of monkeys, apes and humans from hand proportions: implications for hand evolution. *Proc. Biol. Sci.* 2016. Vol. 283. № 1843. P.1-9.
13. Panchal-Kildar S., Malone K. Skeletal anatomy of the hand. *Hand Clin.* 2013. Vol. 9. № 4. P. 459-471.
14. Srivastava R.P. *Morphology of the Primates and Human Evolution*. New Delhi: PHI Learning, 2010. 208 p.
15. Maiolino S.A. Kingston A.K. *Morphological Diversity in the Digital Rays of Primate Hands. Evolution of the Primate Hand: Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence* New York: Springer-Verlag, 2016. P. 55-100.
16. Mittermeier R.A., Rylands A.B., Wilson D.E. *Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates*. Barcelona: Lynx Ediciones, 2013. 953 p.
17. Pazzaglia U.E., Sibilina V., Casati L., Salvi A.G., Minini A., Reguzzoni M. The missing segment of the autopod 1st ray: new insights from a morphometric study of the human hand. *J. Anat.* 2018. Vol. 233. № 6. P. 828-842.



18. Diogo R., Richmond B.G., Wood B. Evolution and homologies of primate and modern human hand and forearm muscles, with notes on thumb movements and tool use. *J. Hum. Evol.* 2012. Vol. 63. № 1. P. 64-78.
19. Smeets J.B., Kooi K., Brenner E. A review of grasping as the movements of digits in space. *J. Neurophysiol.* 2019. Vol. 122. № 4. P. 1578-1597.
20. Hu D., Xiong C., Liu M. Exploring the existence of better hands for manipulation than the human hand based on hand proportions. *J. Theor. Biol.* 2018. Vol. 7. № 440. P. 100-111.
21. Медников Д.Н. Филогенез верхней конечности: от плавника к пятипалой конечности // Вопросы реконструктивной и пластической хирургии. 2018. Т. 21. № 4. С. 55-60.
22. Maiolino S.A. Morphological Diversity in the Digital Rays of Primate Hands. *Evolution of the Primate Hand: Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence* New York: Springer-Verlag, 2016. P. 55-100.
23. Ecker A. Einige Bemercungen über einen schwankenden Charakter in der Hand des Menschen. *Arch. f. Anthropol.* 1875. Vol. 8. P. 67-74.
24. Синёва И.М., Бахолдина В.Ю. Остеологические данные к проблеме антропологического изучения кисти человека // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2012. № 2. С. 4-16.
25. Manning J.T., Fink B. Digit ratio. In book: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Cham: Springer, 2018. 10000 p.
26. Manning J.T. *The Finger Book*. London: Faber & Faber, 2008. 192 p.
27. Peters M., Mackenzie K., Bryden P. Finger length and distal finger extent patterns in human. *Am J. Phys. Anthropol.* 2002. Vol. 117. № 3. P. 209-217.
28. Заварухин В.И. Эмбриогенез верхней конечности: от бугорка до сложнейшего механизма // Вопросы реконструктивной и пластической хирургии. 2018. Т. 21. № 4. С. 61-67.
29. Abarca-Buis R.F., Cuervo R., Jesús A., Díaz-Hernández R.-F.M. *Topics in Animal and Plant Development: From Cell Differentiation to Morphogenesis*. Kerala: Transworld Research Network, 2011. P. 113-134.
30. Gilsanz V., Ratib O. *Hand Bone Age*. Berlin: Springer-Verlag, 2005. 95 p.
31. Ревзина М.Е. К вопросу об изменении роста скелетных элементов кисти на ранних стадиях эмбриогенеза у человека // Работы кафедры нормальной анатомии Астраханского мед. ин-та. 1961. Вып. 2. С. 31-38.
32. Хайруллина Т.П. Закономерности роста и созревания костей кисти в постнатальном онтогенезе: дис. ... канд. мед. наук. Ярославль, 1992. 203 с.

33. Khairullin R. Segmental 2:4 digit ratio. Unilateral, bilateral and hand-type differences in men. *HOMO*. 2011. Vol. 62. № 6. P. 478–486.
34. Karakostis F.A., Zorba E., Moraitis K. A study of sexual dimorphism in proximal hand phalanges // 3Rd Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution (Vienna, 19.09-21.09.2013). *Proceedings of the European Society for the study of Human Evolution 2*, 2013. P. 123.
35. Данилова Е.И. Эволюция руки. 2-е изд., испр. и доп. Киев: Вища школа, 1979. 367 с.
36. Manning J.T., Fink B. Sexual dimorphism in the ontogeny of second (2D) and fourth (4D) digit lengths, and digit ratio (2D:4D). *Am. J. Hum. Biol.* 2018. Vol. 30. № 4. e23138.
37. Al-Qattan N.M., Al-Kharashi S.K., Al-Hindi G.K., Dammas N.M., Kattan A.E., Al-Qattan M.M. Hand Pattern Based on Second-to-Fourth Digit Ratio: Its Relationship to Sex, Body Mass Index, and Physical Activity. *Plast. Reconstr. Surg. Glob. Open* 2019. Vol. 7. № 5. P. 1-4.
38. Перепелкин А.И., Мандриков В.Б., Краюшкин А.И., Сидоров Д.Н., Доронин А.Б., Матвеева О.В. Особенности пальцевых индексов кисти 1 d:3d и 2D:4d в зависимости от пола и типа телосложения // *Вестник ВолГМУ*. 2018. Вып. 1. № 65. С. 56-59.
39. Хайруллин Р.М., Филиппова Е.Н., Бутов А.А., Кастерина А.В., Хайруллин Ф.Р., Зеркалова Ю.Ф. Линейные зависимости значений пальцевого (2D:4d) индекса у лиц мужского пола // *Вестник Московского университета. Серия XXIII Антропология*. 2011. № 2. С. 16–24.
40. Paul S.N., Kato B.S., Cherkas L.F., Andrew T., Spector T.D. Heritability of the second to fourth digit ratio (2d:4d): A twin study. *Twin Res. Hum. Genet.* 2006. Vol. 9. № 2. P. 215-219.