



МОДУЛЬНОСТЬ ПАЛЬЦЕВ КАК ИСТОЧНИК МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ ФОРМЫ КИСТИ ЧЕЛОВЕКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛА

^{1,2}Ермоленко А.С.

¹Ульяновский областной клинический центр специализированных видов медицинской помощи имени Е.М. Чучкалова, Ульяновск; ²Университет РЕАВИЗ, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: osteon@yandex.ru

Для цитирования:

Ермоленко А.С. Модульность пальцев как источник морфологических вариаций формы кисти человека в зависимости от пола. Морфологические ведомости. 2023;31(2):788. [https://doi.org/10.20340/mv-mn.2023.31\(3\).788](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2023.31(3).788)

Резюме. Согласно последним достижениям морфологии животных и палеоморфологии явления модульности и интеграции являются достаточно тесно взаимосвязанными, при этом морфологическая интеграция описывает в какой степени различные структурные признаки связаны друг с другом в процессе морфогенеза, модульность же отражает темпы эволюционной трансформации, обуславливающую степень этой сопряженности. Одним из классических объектов изучения модульности и интеграции в морфологии стали регулярно сегментированные структуры скелета, в частности кисти. У человека кисть характеризуется главным образом соотношением длин указательного и безымянного пальцев, в то время как их положение и определяющее структуру кисти в целом значение в пространстве ее формы в настоящее время не изучено. В данной работе определено влияние модулей пальцев на форму кисти в рамках их морфологической интеграции, что стало основной целью исследования. Использован метод геометрической морфометрии цифровых изображений рентгенограмм правых кистей 100 человек, на которых определены координаты 16 ориентиров фаланг II-V пальцев с последующим исследованием формы, ковариации и модульности. Результаты показали, что изменения формы кисти обусловлены положением II-V пальцев в пространстве, при ульнарном типе кисти ($2d < 4d$) наблюдается смещение II-III пальцев в пространстве в дистальном направлении и IV-V пальцев в проксимальном направлении, при радиальном типе кисти ($2d > 4d$) наблюдаются обратные трансформации в пространстве. Положение II пальца в пространстве в большей степени влияет на форму кисти в целом. Анализ модульности пальцев указывает на значительную их интеграцию между собой, по сравнению с интеграцией других модулей кисти. Выявленные в результате исследования высокие значения ковариаций при попарном сравнении модулей пальцев и более низкие значения ковариаций при множественном сравнении между модулями кисти свидетельствуют о различной степени локального влияния морфогенетических факторов на структурные признаки и форму кисти у лиц разного пола.

Ключевые слова: пальцы кисти, форма кисти, геометрическая морфометрия, морфологическая интеграция, модульность

Статья поступила в редакцию 5 февраля 2023

Статья принята к публикации 17 июля 2023

THE MODULARITY OF THE FINGERS AS A SOURCE OF MORPHOLOGICAL VARIATIONS OF THE HUMAN HAND'S SHAPE DEPENDING ON SEX

^{1,2}Ermolenko AS

¹Chuchkalov Ulyanovsk Regional Clinical Center of Special Kinds of Medical Care, Ulyanovsk;

²Private University REAVIZ, Saint-Petersburg, Russia, e-mail: osteon@yandex.ru

For the citation:

Ermolenko AS. The modularity of the fingers as a source of morphological variations of the human hand's shape depending on sex. Morfologicheskie Vedomosti – Morphological newsletter. 2023;31(2):788. [https://doi.org/10.20340/mv-mn.2023.31\(3\).788](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2023.31(3).788)

Summary. According to the latest achievements in animal morphology and paleo-morphology, the phenomena of modularity and integration are quite closely interconnected, while morphological integration describes the extent to which various structural features are related to each other in the process of morphogenesis, while modularity reflects the rate of evolutionary transformation, which determines the degree of this conjugation. One of the classical objects of study of modularity and integration in morphology is regularly segmented skeletal structures, in particular, the hand. In humans, the hand is characterized mainly by the ratio of the lengths of the index and ring fingers, while their position and the value that determines the structure of the hand as a whole in the space of its shape has not yet been studied. In this paper, the influence of the modules of the fingers on the shape of the hand in the framework of their morphological integration was determined, which became the main goal of the study. The method of geometric morphometry of digital images of radiographs of the right hands of 100 people was used, on which the coordinates of 16 landmarks of the phalanges of the II-V fingers were determined, followed by a study of the shape, covariance and modularity. The results showed that changes in the shape of the hand are due to the position of the II-V fingers in space, with the ulnar type of the hand ($2d < 4d$) there is a displacement of the II-III fingers in space in the distal direction and IV-V fingers in the proximal direction, with the radial type of the hand ($2d > 4d$) reverse transformations in space are observed. The position of the second finger in space largely affects the shape of the hand as a whole. An analysis of the modularity of the fingers indicates a significant integration between them, compared with the integration of other modules of the hand. The high values of covariance revealed as a result of the study in pairwise comparison of the modules of the fingers and lower values of covariance in the multiple comparison between the modules of the hand indicate a different degree of local influence of morphogenetic factors on the structural features and shape of the hand in people of different sexes.

Keywords: hand's fingers, hand's shape, geometric morphometry, morphological integration, modularity

Article received 5 February 2023

Article accepted 17 July 2023

Введение. Развитие фенотипических структур биологических объектов протекает не изолированно, а организовано в модульные единицы, которые относительно независимы друг от друга [1]. Морфологические признаки, изменчивость которых обусловлена морфогенетическими или экологическими факторами, эволюцией или функцией, имеют большую степень интеграции и развиваются в некоторой степени как единое целое [2]. Таким образом, интеграция является результатом высоких уровней ковариации между морфологическими признаками, которые составляют единую структуру или модуль [3]. В свою очередь модульность является проявлением более низкого уровня ковариации морфологических признаков с относительно слабой взаимосвязью между отдельными модулями биологических структур [4-5]. Модульность и интеграция являются достаточно тесно связанными понятиями, при этом интеграция описывает в какой степени различные морфологические признаки имеют тенденцию сочетаться совместно, тем самым уменьшая общую морфологическую дисперсию, в то время как модульность связана с более высокими темпами эволюционной трансформации, обусловленной относительно слабой сопряженностью между модулями, не мешая последним изменяться относительно друг друга [6-7].

Дистальный отдел кисти у человека представлен пятью пальцами, каждый из которых можно рассматривать как модуль, поскольку ключевая роль в их развитии, сегментации и дифференцировке их морфологических образований принадлежит кластерным Нох-генам, кодирующим транскрипционные факторы [8]. В общей структуре кисти пальцы как отдельные модули организованы в преаксиальную (I палец) и постаксиальную (II-V пальцы) группы [9]. Эта генетическая модульность пальцев способствовала эволюции кисти, как реакция на давление отбора с учетом того, что каждый модуль может по-разному реагировать на различное селективное давление [10]. Пальцы характеризуются как сильно интегрированный билатерально симметричный набор ча-

стей кисти [11-13]. Однако, у млекопитающих дистальная часть кисти представлена разнообразием форм [14]. Отчасти это связано с локомоцией или адаптацией [15]. У приматов пальцы также высоко интегрированы, однако они демонстрируют высокую степень диспропорции [16]. Сравнительный анализ морфологии пальцев кисти гоминид демонстрирует умеренную интеграцию в пределах постаксиальной группы модулей несмотря на то, что они составляют единое целое [17]. Структура пальцев кисти, в том числе и у человека, унаследована от более древних животных и несмотря на все многообразие имеет единый план строения и состоит из следующих сегментов - проксимальных фаланг (I-V пальцы), средних фаланг (II-V пальцы) и дистальных фаланг (I-V пальцы) [18]. Неоднородность размеров пальцев вдоль продольной оси кисти характеризуется пальцевой формулой, которая у человека, имеет вид $III > IV > II > V > I$, что является общим и одним из древних признаков высших приматов [19]. Наибольший интерес среди пальцев постаксиальной группы в контексте формы кисти представляет соотношение длин II и IV пальцев, известное как пальцевой индекс (2D:4D ratio), которое определяет морфологический тип кисти [20]. Пальцевой индекс характеризуется половыми, унилатеральными и билатеральными различиями [21-24]. В зависимости от величины пальцевого индекса дистальный профиль кисти определяет анатомические типы последней: 1-й тип ($2D > 4D$) или радиальный (R-тип), 2-й тип ($2D = 4D$) или неопределенный (N-тип) и 3-й тип ($2D < 4D$) или ульнарный (U-тип) [25-26]. Морфогенетическими маркерами развития различных типов кисти могут служить дерматоглифические узоры пальцев [27]. Неизвестно при этом, являются ли пальцы постаксиальной группы отдельными модульными единицами и насколько выражена ковариация между ними, а также как модульность пальцев может влиять на форму кисти.

Цель исследования - изучить модульность II-V пальцев кисти человека в контексте вариаций типологии ее анатомической формы.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования явились цифровые изображения рентгенограмм кистей (прямая проекция, пальцы в положении приведения) 100 человек (50 мужчин и 50 женщин) из системы архивирования и передачи изображений PACS (Picture Archiving and Communication System) отделения лучевой диагностики Ульяновского областного клинического центра специализированных видов медицинской помощи имени Е.М. Чучалова (г. Ульяновск). Критериями включения в исследование являлись отсутствие нарушения целостности, аномалий развития, деформаций и костно-суставной патологии

кисти. Средний возраст мужчин составил $46,3 \pm 1,1$ года, женщин $49,2 \pm 0,9$ года. На каждом цифровом изображении рентгенограммы кисти с использованием программного обеспечения tpsDig2 было расположено 16 точек (ориентиров, маркеров, рис. 1). [28]. Описание ориентиров и соответствующих им модулей представлено в таблице 1. Результирующий файл с данными координат ориентиров (*.tps) был импортирован в компьютерную программу MorphoJ 1.07a для дальнейшего морфометрического и статистического анализа [29].

Таблица 1

Порядковый номер и положение ориентиров модулей пальцев кисти

Ориентир	Описание	Модуль
1	Пястно-фаланговый сустав II пальца	II палец
2	Проксимальный межфаланговый сустав II пальца	
3	Дистальный межфаланговый сустав II пальца	
4	Кончик дистальной фаланги II пальца	
5	Пястно-фаланговый сустав III пальца	III палец
6	Проксимальный межфаланговый сустав III пальца	
7	Дистальный межфаланговый сустав III пальца	
8	Кончик дистальной фаланги III пальца	
9	Пястно-фаланговый сустав IV пальца	IV палец
10	Проксимальный межфаланговый сустав IV пальца	
11	Дистальный межфаланговый сустав IV пальца	
12	Кончик дистальной фаланги IV пальца	
13	Пястно-фаланговый сустав V пальца	V палец
14	Проксимальный межфаланговый сустав V пальца	
15	Дистальный межфаланговый сустав V пальца	
16	Кончик дистальной фаланги V пальца	

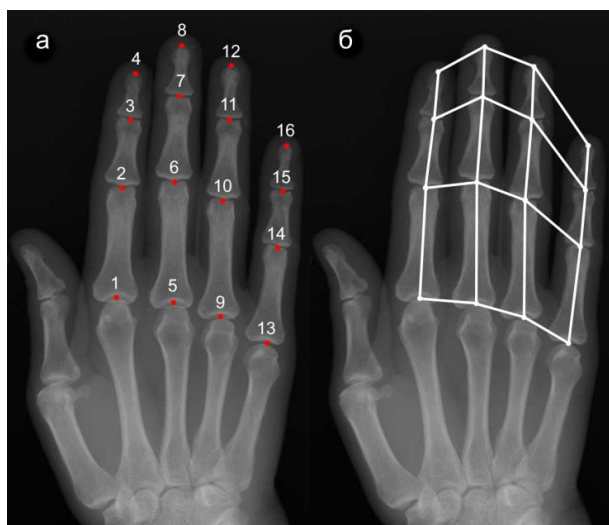


Рис. 1. Схема расположения (а) и каркасная схема ориентиров (б) на цифровой рентгенограмме кисти

Использован геометрический морфометрический анализ для изучения размера и формы кисти [30–32]. Конфигурации двумерных координат ($n=100$) были подвергнуты обобщенному Прокрстову анализу (Generalized Procrustes analysis, GPA) для устранения эффектов, не связанных с формой (положение, ориентация и масштаб) и оптимального выравнивания конфигурации ориентиров в общем пространстве форм [33–34]. В результате процедуры GPA происходит размещение и масштабирование координат ориентиров всех конфигураций на одной и той же декартовой сетке относительно друг друга с размещением их в максимальной близости друг к другу без изменения общего соот-

ношения ориентиров внутри каждой конфигурации. После GPA были получены прокрустовы расстояния (квадратный корень из суммы квадратов расстояний между ориентирами каждой конфигурации), которые являются мерой пространства форм и переменных размеров или центроидных размеров (centroid size, CS – квадратный корень из суммы квадратов расстояний между каждым ориентиром и центром тяжести или центроидом каждой конфигурации). Данные координат ориентиров преобразованы в ковариационную матрицу, которая является производной линейного преобразования, для создания набора ортогональных измерений (собственных векторов), используемых в последующих статистических анализах [29].

Для изучения общих различий формы дистального отдела кистей мужчин и женщин и для визуализации различий данных ковариационных матриц использован анализ главных компонентов (Principal Component Analysis, PCA), который описывает изменение или дисперсию каждого набора ориентиров вокруг среднего значения и позволяют исследовать взаимосвязи признаков формы между различными наборами ориентиров. Кроме того, PCA предоставляет информацию о том, какие изменения формы вносят наибольший или наименьший вклад в общую вариативность и какие ориентиры более подвержены вариациям.

Для определения влияния размера на форму (аллометрии) в наборе данных, используя CS в качестве независимой переменной и прокрустовы координаты в качестве зависимых переменных проведена многомерная регрессия [35]. Кроме того, был проведен тест на перестановку с использованием 10000 итераций для оценки значимости влияния CS на форму.

Для оценки силы ковариации между ориентирами каждого отдельного пальца и между пальцами и проверки структурной модульности использован частичный анализ наименьших квадратов (Partial Least Squares, PLS). Этот метод позволяет изучить модели интеграции частей в рамках отдельных конфигураций ориентиров, что позволяет оценить анатомическую или

структурную модульность. Этот подход оценивает ковариацию при одновременной подгонке масштаба для всех ориентиров совместно, он учитывает относительные размеры и положения подмножеств, а также ковариацию модулей структуры в целом [1]. PLS основан на разложении по сингулярным значениям ковариационной матрицы между блоками с последующей идентификацией пары осей между двумя конфигурациями ориентиров на которые приходится максимальное количество ковариаций для каждой оси [36]. Для оценки ковариации между наборами ориентиров использован RV-коэффициент, являющийся скалярной мерой силы связи между двумя наборами переменных, который демонстрирует общую величину ассоциации между наборами переменных относительно ковариации внутри наборов переменных. Значения RV близкие к нулю свидетельствуют о низкой ковариации между наборами ориентиров, а значения RV близкие к 1 указывают на большую ковариацию между ними [37].

Результаты исследования и обсуждение. Степень и направление отличий индивидуальных форм дистальных частей кисти, обусловленных II-V пальцами, от усредненной ее конфигурации для каждого из 16 ориентиров после GPA представлены в виде дисперсии (рис. 2).

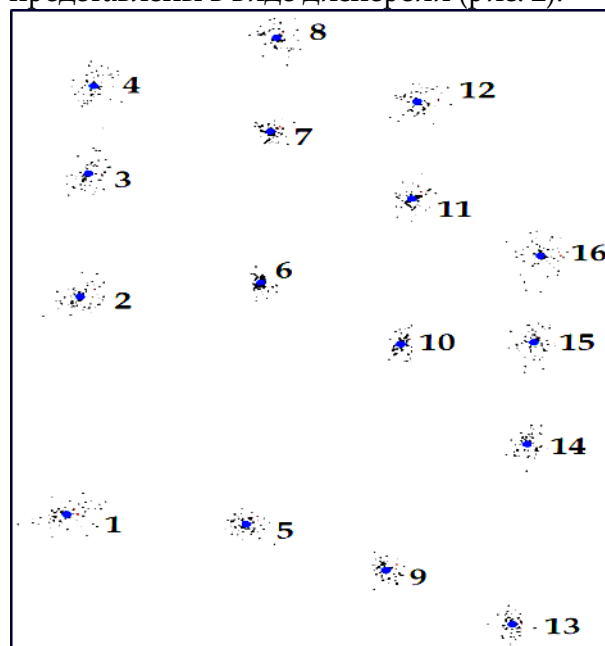


Рис. 2. Дисперсия наложенных конфигураций ориентиров в пространстве вокруг усредненной конфигурации кисти

Вариации формы дистальной части кисти в многомерном пространстве обусловленные II-V пальцами характеризуются 28 главными компонентами (общая прокрустовая дисперсия равна 0,0029704), из которых первые две объясняют 62,5% вариаций форм ($PC1=42,4\%$, прокрустовая дисперсия 0,00126060; $PC2=20,1\%$, прокрустовая дисперсия 0,00059774, рис. 3-а). Значения последующих главных компонент были проигнорированы, поскольку они находятся ниже порога случайной вариации, они мало способствовали общей вариации и их соответствующие особенности формы трудны для интерпретации с точки зрения морфологии.

Основные закономерности изменения формы связаны с $PC1$ и $PC2$ (рис. 3-в). $PC1$ описывает радио-ульнарный паттерн, который характеризуется растяжением формы в проксимальном направлении, сопряженным с фалангами II-III пальцев (ориентиры 1-5, 7-8) и в дистальном направлении с фалангами IV-V пальцев (ориентиры 9-16) в случае положительных значений ($PC1+$); растяжением формы в дистальном направлении, сопряженным с фалангами II-III пальцев (ориентиры 1-5, 7-8); сжатием формы в проксимальном направлении сопряженным с фалангами II-V пальцев (ориентиры 9-13) в случае отрицательных значений ($PC1-$).

Кисти, распределенные в направлении более низких значений $PC1$, демонстрируют радиальный (R) тип кисти с более вытянутым контуром II-III пальцев и укороченным контуром IV-V пальцев. Кисти с более высокими значениями $PC1$ демонстрируют ульнарный (U) тип кисти с более вытянутым контуром IV-V пальцев и укороченным контуром II-III пальцев. $PC2$ описывает паттерн «брахиheyрия – долихоheyрия», который характеризуется изменениями формы, связанными с поперечными и продольными пропорциями кисти.

В случае более низких значений ($PC2-$) наблюдается одновременное сжатие формы, сопряженное с фалангами II-го (ориентиры 1-4) и V-го (ориентиры 13-16) пальцев, растяжение в дистальном направлении, сопряженное с проксимальными и средними фалангами (ориентиры 1-3, 5-7, 9-11, 13-15), и в дистальном направлении,

сопряженное с дистальными фалангами (ориентиры 4, 8, 12, 16) пальцев. Эти кисти характеризуются как вытянутые и узкие. В случае более высоких значений ($PC2+$) наблюдается одновременное растяжение формы, сопряженное с фалангами II-го (ориентиры 1-4) и V-го (ориентиры 13-16) пальцев, сжатие в дистальном и проксимальном направлении, сопряженное с проксимальными и средними фалангами (ориентиры), и проксимальном направлении, сопряженное с дистальными фалангами пальцев (ориентиры 4, 8, 12, 16). Такие кисти характеризуются как укороченные и широкие.

CS объясняет 7,76 % изменений всей формы дистальной части кисти у мужчин ($p \leq 0,0087$) и 6,57 % у женщин ($p \leq 0,0014$) соответственно (рис. 4-а). Изменения формы дистальной части кисти, описываемой $PC1$, объяснено 6,4% случаев кисти мужчин ($p \leq 0,046$) и 13,3% случаев кисти у женщин ($p \leq 0,0085$) (рис. 4-б). Влияние CS на форму, описываемую $PC2$, не зависимо от пола статистически недостоверно ($p > 0,05$).

Результаты PLS при парном сравнении блоков ориентиров демонстрируют высокую степень корреляции ними (табл. 2). Для всего набора данных первые две оси PLS ($PLS 1$ и $PLS 2$) описывают 88,4% и 3,38% от общего квадрата ковариации кисти у мужчин и 73,41% и 22,91% кисти у женщин, соответственно (рис. 5). Не зависимо от пола изменения формы дистального отдела кисти в большей степени обусловлены положением II-х пальцев (рис. 5-а), в то время как изменения формы, обусловленные положением III-V пальцев (рис. 5, б-г), напротив, оказались более консервативными.

Результаты тестов на модульность для одного подмножества ориентиров демонстрируют более низкие значения коэффициентов RV, которые составили 0,52 для кистей мужчин и 0,49 для кистей женщин, что подтверждает гипотезу о модульности пальцев. Анализ пространственной смежности с наименьшим коэффициентом RV демонстрируют в зависимости от силы ковариации различные разделение подмножества ориентиров конфигураций форм кисти мужчин (подмножество I – ориентиры 1-4; подмножество II – 5, 14-16;

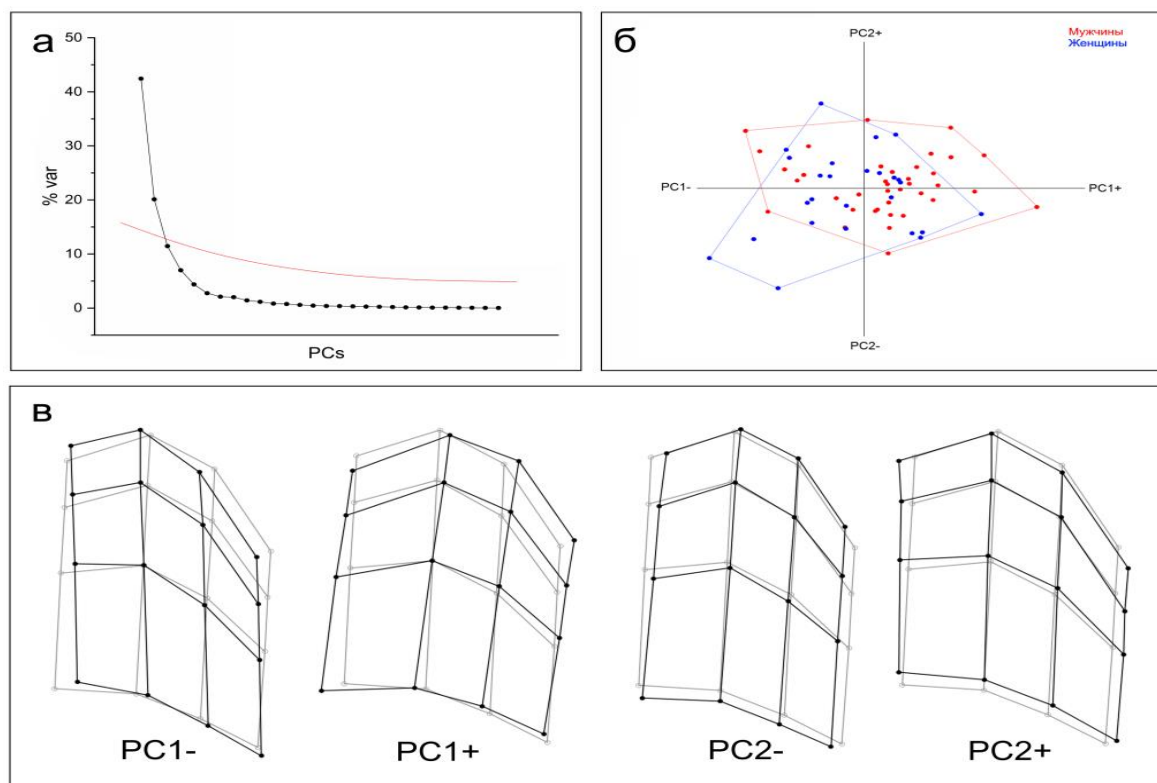


Рис. 3. Диаграммы результатов исследования главных компонент (РС) изменчивости формы кисти. Обозначения: А - диаграмма доли РС объясняющих общую вариацию формы; Б - распределение конфигураций ориентиров вдоль первых двух РС; В - изменение формы в направлении отрицательного (слева) и положительного (справа) экстремумов каждого РС

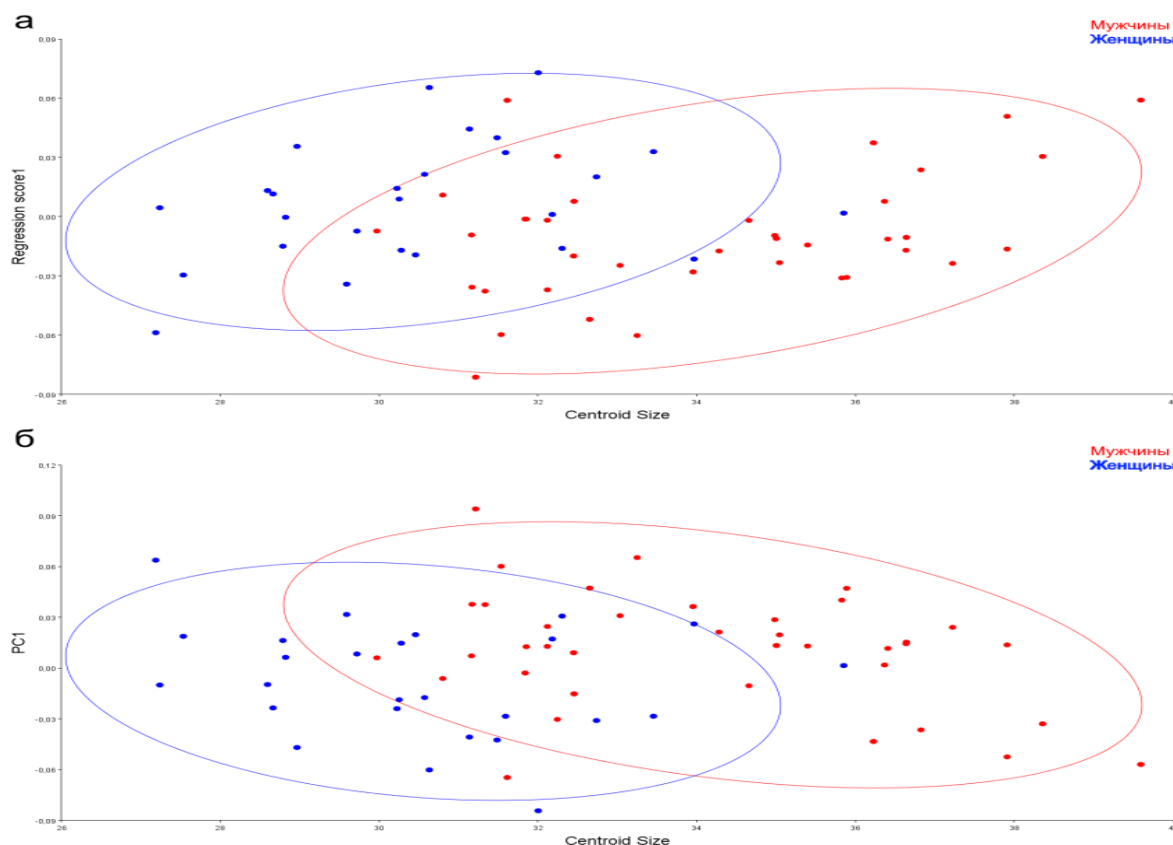


Рис. 4. Диаграммы регрессии формы дистальной части кисти в целом по отношению к центру CS (а) и формы дистальной части кисти описываемой PC1 (б)

Таблица 2

Попарные ковариации и корреляции между наборами ориентиров для различных пальцев кисти у мужчин и женщин

	Пальцы	RV- коэффициент	Ось	Уникальный размер	Ковариация, %	Корреляция	p=
Мужчины	II	0,77	PLS1	0,00070312	93,52	0,96	0,012
	III	0,6	PLS1	0,00042579	81,35	0,97	< 0,001
			PLS2	0,00014983	10,072	0,77	< 0,001
	IV	0,66	PLS1	0,00052026	89,23	0,91	< 0,001
			PLS2	0,00014643	7,08	0,75	0,004
	V	0,66	PLS1	0,00057336	89,5	0,89	< 0,001
			PLS2	0,00017062	8	0,85	< 0,001
Женщины	II	0,66	PLS1	0,00055941	69,23	0,92	< 0,001
			PLS2	0,00034775	26,76	0,85	0,012
	III	0,64	PLS1	0,00039598	76,83	0,9	< 0,001
			PLS2	0,00019237	18,14	0,78	< 0,001
	IV	0,58	PLS1	0,00042569	69,36	0,86	< 0,001
			PLS2	0,0002344	21,03	0,85	< 0,001
	V	0,56	PLS1	0,00051087	70,29	0,86	< 0,001
			PLS2	0,00030882	25,69	0,83	< 0,001

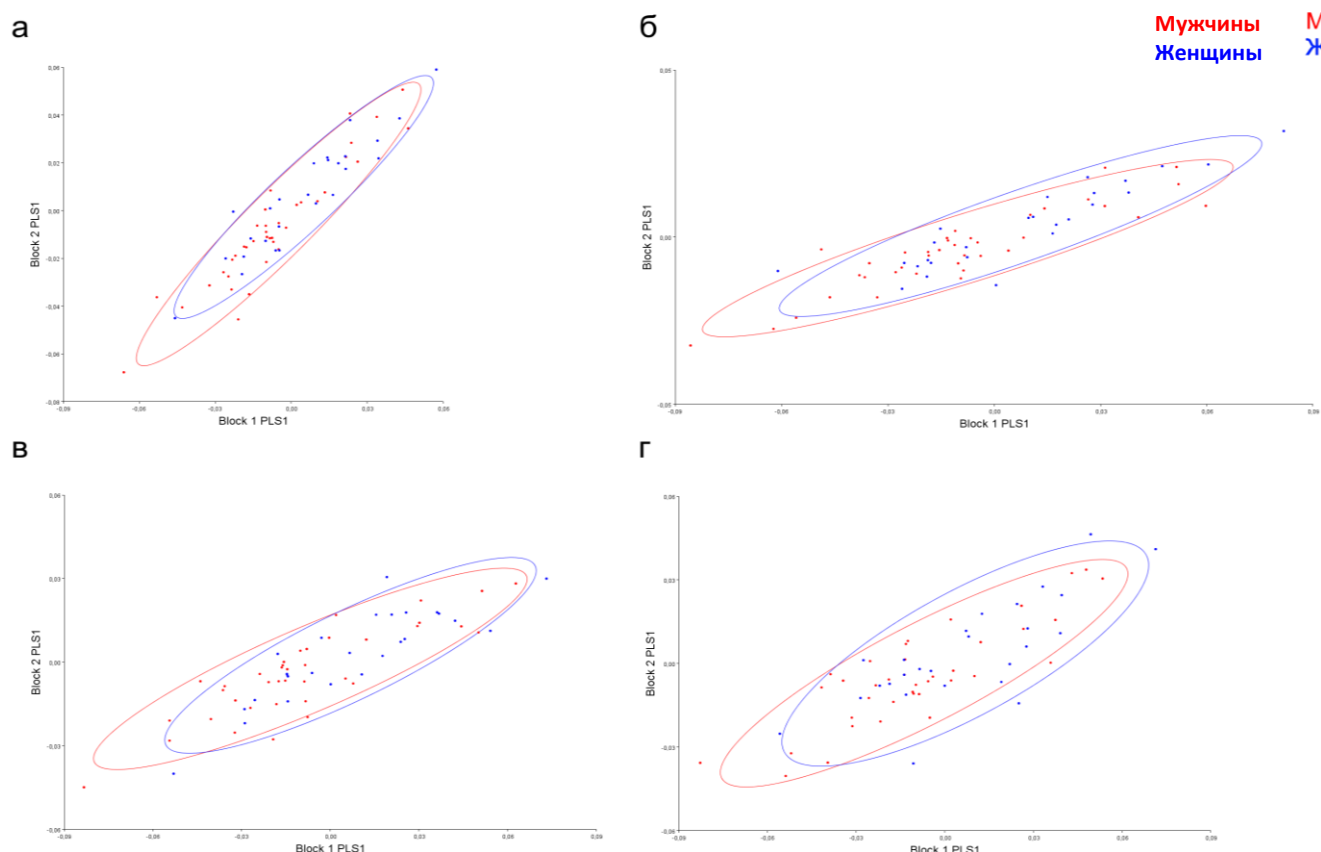


Рис. 5. Диаграммы результатов исследования методом частичного анализа наименьших квадратов (PLS) для пары наборов ориентиров (Block 1 и Block 2). Обозначения: Block 1 на рис. 5-а - II палец, на рис. 5-б - III палец, на рис. 5-в - IV палец, на рис. 5-г - V палец; Block 2 - остальные пальцы

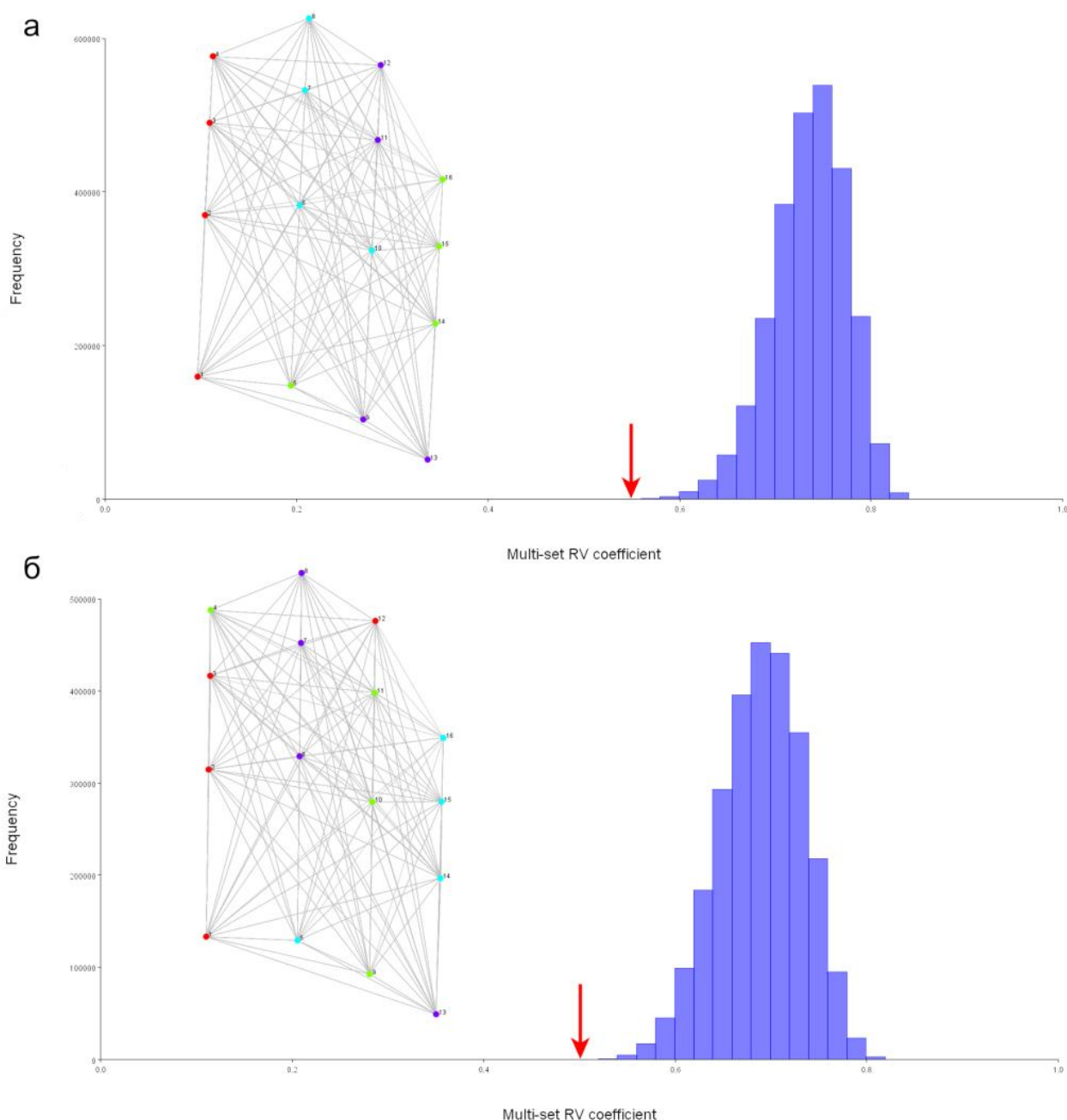


Рис. 6. Диаграмма распределения коэффициентов RV (красные стрелки) для смежных разделов ориентиров (верхние панели) пальцев кистей мужчин (6-а) и кистей женщин (6-б)

подмножество III – 6-8, 10; подмножество IV – 9, 11-13) и кисти женщин (подмножество I – ориентиры 1-3, 12; подмножество II – 4, 9-11; подмножество III – 5, 14-16; подмножество IV – 6-8, 13) по сравнению с предполагаемым гипотетическим подмножеством (рис. 6).

Заключение. В настоящем исследовании изучены модульность в интеграция II-V пальцев и их влияние на форму кисти по данным рентгенографии с ис-

пользованием метода геометрической морфометрии. Результаты исследования показывают, что пальцы постаксиальной группы являются отдельными модулями с сильной морфологической интеграций, которая вместе с общим сходством пальцев свидетельствуют об общем механизме, лежащим в основе их вариаций в пространстве, который может возникнуть в результате генетического дрейфа, влияющего на форму кисти в целом [38]. Вари-

ции формы кисти, обусловленные модульностью пальцев можно рассматривать как результат диссоциированных локальных процессов развития [1]. Одним из ключевых факторов интеграции и модульности пальцев является аллометрия, в которой изменение формы связано с изменением размера. Однако слабые аллометрические эффекты выявленные в результате настоящего исследования свидетельствуют о изменениях формы кисти обусловленной пространственной ориен-

тации пальцев в одном измерении пространства [39]. Выявленные в результате исследования высокие значения корреляций при попарном сравнении модулей и более низкие значения корреляций при множественном сравнении между группой модулей свидетельствуют о различном локальном влиянии морфогенетических факторов в процессе развития на морфологические признаки относительно вариаций эффекта всех факторов на форму кисти у мужчин и женщин [40].

Литература References

- Klingenberg CP, Marugán-Lobón J. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Syst Biol.* 2013;62(4):591-610. DOI: 10.1093/sysbio/syt025
- Olson EC, Miller RL. *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press, 1958.- 376 pp
- Adams DC, Felice RN. Assessing trait covariation and morphological integration on phylogenies using evolutionary covariance matrices. *PLoS One.* 2014;9(4):e94335. DOI: 10.1371/journal.pone.0094335
- Esteve-Altava B. Challenges in identifying and interpreting organizational modules in morphology. *J Morphol.* 2017;278(7):960-974. DOI: 10.1002/jmor.20690
- Zelditch ML, Goswami A. What does modularity mean? *Evol Dev.* 2021;23(5):377-403. DOI: 10.1111/ede.12390
- Claverie T, Patek SN. Modularity and rates of evolutionary change in a power-amplified prey capture system. *Evolution.* 2013;67(11):3191-207. DOI: 10.1111/evo.12185
- Klingenberg CP. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2014;369(1649):20130249. DOI: 10.1098/rstb.2013.0249
- Glimm T, Bhat R, Newman SA. Multiscale modeling of vertebrate limb development. *Wiley Interdiscip Rev Syst Biol Med.* 2020;12(4):e1485. DOI: 10.1002/wsbm.1485
- Woltering JM, Meyer A. The phantoms of a high-seven - or - why do our thumbs stick out? *Front Zool.* 2015;12:23. DOI: 10.1186/s12983-015-0117-x
- Chavez TJ, Morrell NT. The Evolution of the Human Hand From an Anthropologic Perspective. *J Hand Surg Am.* 2022;47(2):181-185. DOI: 10.1016/j.jhsa.2021.07.006
- Molnar J, Esteve-Altava B, Rolian C, Diogo R. Comparison of musculoskeletal networks of the primate forelimb. *Sci Rep.* 2017;7(1):10520. DOI: 10.1038/s41598-017-09566-7
- Rothier PS, Simon MN, Marroig G et al. Development and function explain the modular evolution of phalanges in gecko lizards. *Proc Biol Sci.* 2022;289(1966):20212300. DOI: 10.1098/rspb.2021.2300
- Khayrullin RM. Effektivnost' indeksov fluktuiruyushchey asimmetrii dlya otsenki morfologicheskikh priznakov cheloveka. *Morfologicheskie vedomosti.* 2002;1-2:52-54 In Russian
- McGrew WC, Schiefelhövel W, Marchant LF. Introduction to the evolution of human handedness. *Ann N Y Acad Sci.* 2013;1288:252. DOI: 10.1111/nyas.12111
- Putz RV, Tuppek A. Evolution der Hand [Evolution of the hand]. *Handchir Mikrochir Plast Chir.* 1999;31(6):357-361. DOI: 10.1055/s-1999-13552
- Patel BA, Maiolino SA. Morphological Diversity in the Digital Rays of Primate Hands. In book: *The Evolution of the Primate Hand. Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence.* Ed. by T. Kivell, P. Lemelin, B. Richmond, D. Schmitt. New York: Springer, 2016.- P. 55-100. DOI: 10.1007/978-1-4939-3646-5_4
- Preuschoft H, Chivers DJ. *Hands of Primates*. Vienna: Springer-Verlag, 1993.- 430 pp
- Panchal-Kildare S, Malone K. Skeletal anatomy of the hand. *Hand Clin.* 2013;29(4):459-471. DOI: 10.1016/j.hcl.2013.08.001
- Napier JR, Napier PH. A handbook of living primates. London: Academic Press, 1967.- 456 pp
- Manning JT, Fink B. Digit Ratio. In book: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science.* Ed. by T.K. Shackelford, V.A. Weekes-Shackelford. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 2021.- P. 4300-4302. DOI: 10.1007/978-3-319-19650-3_3829
- Khayrullin R. Segmental 2:4 digit ratio. Unilateral, bilateral and hand-type differences in men. *Homo.* 2011;62(6):478-486. DOI: 10.1016/j.jchb.2011.09.001
- Khayrullin RM, Fomina AV, Aynullova NK. Variabel'nost' znacheniy 2d:4d pal'tsevoogo indeksa u dikikh i laboratornykh zhivotnykh. *Fundamental'nye issledovaniya.* 2013;6-3:611-618. In Russian
- Khayrullin RM, Filippova EN, Butov AA. i dr. Lineynye zavisimosti znacheniy pal'tsevoogo (2d:4d) indeksa u lits muzhskogo pola. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya.* 2011;2:16-24. In Russian
- Khayrullin RM. Morfologicheskie tipy kisti v yunosheskom periode individual'nogo razvoiya. *Morfologicheskie vedomosti.* 200 1;1-2:103-105. In Russian
- Robertson J, Zhang W, Liu JJ, Muir KR, Maciewicz RA, Doherty M. Radiographic assessment of the index to ring finger ratio (2D:4D) in adults. *J Anat.* 2008;212(1):42-48. DOI: 10.1111/j.1469-7580.2007.00830.x
- Sineva IM, Baholdina VYu. Osteologicheskie dannye k probleme antropologicheskogo izucheniya kisti cheloveka. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Antropologia.* 2012(2):4-16. URL: http://bulletin.antropos.msu.ru/files/ver%202012%2002%20page%20%20004_016.pdf In Russian
- Filippova EN, Khayrullin RM. Individual'naya izmenchivost' morfometricheskikh parametrov pal'tsevykh dermatoglifov kisti. *Morfologiya.* 2001;120(4):87-88. In Russian
- Rohlf FJ. The tps series of software. *Hystrix, It J Mamm.* 2015;26:9-12. DOI: 10.4404/hystrix-26.1-11264

29. Klingenberg CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.* 2011;11(2):353-357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
30. Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, It J Mamm.* 2013;24(1):7-14. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-6283
31. Mitteroecker P, Gunz P. Advances in Geometric Morphometrics. *Evol Biol.* 2009;36:235-247. DOI: 10.1007/s11692-009-9055-x
32. Cooke SB, Terhune CE. Form, function, and geometric morphometrics. *Anat Rec (Hoboken).* 2015;298(1):5-28. DOI: 10.1002/ar.23065
33. Bookstein FL. Combining the Tools of Geometric Morphometrics. In book: *Advances in Morphometrics (NATO ASI Series, Series A: Life Sciences)*. Ed. by L.F Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor, D.E. Vol. 284.- Boston: Springer, 1996.- P. 131-135. DOI: 10.1007/978-1-4757-9083-2_12
34. Pavlinov IJa, Mikesheina NG. Principy i metody geometricheskoj morfometrii. *Zh Obshch Biol.* 2002;63(6):473-493. In Russian
35. Klingenberg CP. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev Genes Evol.* 2016;226(3):113-137. DOI: 10.1007/s00427-016-0539-2
36. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD. Geometric morphometrics for biologists: A primer. San Diego: Elsevier Academic Press, 2012.- 488 pp
37. Abdi H, Williams LJ. Partial least squares methods: partial least squares correlation and partial least square regression. *Methods Mol Biol.* 2013;930:549-579. DOI: 10.1007/978-1-62703-059-5_23
38. von Cramon-Taubadel N. Patterns of integration and modularity in the primate skeleton: a review. *J Anthropol Sci.* 2022;100. DOI: 10.4436/JASS.10012
39. Klingenberg CP. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev.* 2009;11(4):405-421. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2009.00347.x
40. Mitteroecker P, Bookstein F. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst Biol.* 2007;56(5):818-836. DOI: 10.1080/10635150701648029

Автор заявляет об отсутствии каких-либо конфликтов интересов при планировании, выполнении, финансировании и использовании результатов настоящего исследования

The author declare that he has no conflicts of interest in the planning, implementation, financing and use of the results of this study

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Ермоленко Александр Сергеевич, кандидат медицинских наук, врач травматолог-ортопед Ульяновского областного клинического центра специализированных видов медицинской помощи имени Е.М. Чучкалова, Ульяновск; соискатель кафедры морфологии и патологии Университета РЕАВИЗ, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: osteon@yandex.ru

INFORMATION ABOUT AUTHORS

Aleksandr S. Ermolenko, Candidate of Medical Sciences, Traumatologist-Orthopedist of the Chuchkalov Ulyanovsk Regional Clinical Center for Special Kinds of Medical Care, Ulyanovsk; Applicant of the Department of Morphology and Pathology of the Private University REAVIZ, Saint-Petersburg, Russia;
e-mail: osteon@yandex.ru