

УДК 591.471.374 + 591.498

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЗНАЧЕНИЙ 2D:4D ПАЛЬЦЕВОГО ИНДЕКСА У ДИКИХ И ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Хайруллин Р.М., Фомина А.В., Айнуллова Н.К.

ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет»

Министерства образования и науки РФ, Ульяновск, e-mail: khayrullin@list.ru

В обзоре обобщены и проанализированы результаты лабораторных и полевых исследований 2D:4D пальцевого индекса у 62 видов позвоночных животных разных таксономических групп. Значения пальцевого индекса, определяемого по соотношению длины второго и четвертого пальцев конечностей, модулируются уровнем андрогенов в крови в период пренатального развития животного. Необходимость исследования его у животных диктуется поиском соответствующих аналогов и разработкой адекватных лабораторных моделей для доказательства возможности использования в качестве достоверного морфологического маркера феномена пренатальной андрогенизации и предиктора особенностей поведения, ряда физиологических и психологических признаков, плодовитости, риска развития заболеваний. Наибольшее число исследований было проведено на птицах, лабораторных и диких мышах, приматах. Продемонстрирована зависимость различий в значениях индекса не только от биологических, но и поведенческих факторов. Несмотря на разные способы определения значений пальцевого индекса, полученные исследователями на далеко отстоящих друг от друга по уровню организации и экологической нише позвоночных, они находятся в узко ограниченном диапазоне 0,8-1,0. У многих видов отсутствуют установленные для человека относительные половые и билатеральные различия или их направленность противоположна. Результаты исследований свидетельствуют об универсальности и консервативности фундаментальных механизмов морфогенеза конечностей позвоночных. Как у животных, так и у человека весь спектр тонких специализаций кисти в онтогенезе определяется дифференциальной чувствительностью её тканевых зачатков к факторам роста и стероидным гормонам.

Ключевые слова: пальцевой индекс, пальцы, скелет конечностей

THE VARIABILITY OF VALUES 2D:4D DIGIT RATIOS OF WILD AND LABORATORY ANIMALS

Khayrullin R.M., Fomina A.V., Aynullova N.K.

Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, e-mail: khayrullin@list.ru

This review summarizes and analyzes the results of laboratory and field studies 2D:4D digit ratio on 62 vertebrate species of different taxonomic groups. The values of the digit ratios measured as the ratio of the lengths of the second to fourth toes of limbs and it determined by the level of androgens in the blood during the prenatal development of the animal. The need of such study on animals is determined in search and the corresponding analogues development of adequate laboratory models to prove the possibility of using as a reliable morphological marker of phenomena of prenatal androgenization and a predictor of the behavior, physiological and psychological symptoms, fertility and risk of diseases. The largest numbers of studies have been conducted on birds, laboratory and wild mice, primates. It was demonstrated that, differences in the values of the digit ratio, determined not only from biological, but also from behavioral factors. Despite the different methods of determining the value of the digit ratio obtained by researchers at widely separated from each other by the level of organization and the ecological niche of vertebrates, they are in a narrowly limited range of 0.8-1.0. The inherent for human relative sexual and bilateral differences are absent for many species or are the opposite direction. Analyzed studies show the universality and the conservatism of the fundamental mechanisms of vertebrate limb morphogenesis. In both animals and humans whole range of thin specializations of hand in ontogeny defined by differential sensitivity of its tissue primordia for growth factors and steroid hormones.

Keywords: 2D:4D digit ratio, fingers, skeleton of limbs

Термин «пальцевой индекс или отношение» (2D:4D Digit Ratio, далее «2D:4D DR») впервые был употреблён английским психологом Д.Т. Мэннингом с соавт. в 1998 г. для обозначения простого в измерении морфометрического показателя кисти человека, рассчитываемого путём деления значения длины второго пальца на значение длины четвертого пальца [26]. Авторы сообщили о возможных (но до сих пор не доказанных) корреляциях значения этого индекса с уровнем тестостерона (далее – ТСТ) в крови в период пренатального развития, влияющего на рост и развитие костей кисти и скелет в целом. Уровень воздействия пренатального ТСТ на открытый для гормональной модуляции морфогенез определяет целый ряд

показателей постнатальной жизни, включая поведение, физиологические и психологические признаки, плодовитость, риски развития заболеваний, в том числе онкологических. Отсюда следовало, что значения пальцевого индекса можно считать достоверным морфологическим предиктором указанных структурно-функциональных и психологических особенностей человека. Быстро возникший ажиотажный интерес к определению 2D:4D DR, вызвал огромное число публикаций не только в научных журналах (за десятилетие более 300 статей!), но и в массовых изданиях. В результате был получен массив данных, общий вывод из которого в конечном итоге можно свести к тому, что в дополнение к существующим

в морфологии признакам, позволяющим различать людей и животных разного пола, можно было добавить ещё один, известный с середины XIX века пальцевый индекс, доказывающий их биологические и гендерные различия. Гипотеза Мэннинга проделала беспрецедентный путь от знаменитого журнала «Nature» [23] до скандальной публикации в журнале невероятных открытий [18]. Феномен 2D:4DDR стали справедливо подвергать сомнению и началось его экспериментальное изучение в лабораторных и полевых условиях на самых разных видах животных. Но это также не дало результатов, которые бы однозначно доказывали связь уровня пренатальной андрогенизации с постнатальным поведением и морфологическими особенностями и возможность использования пальцевого индекса как критерия их оценки.

Вопреки распространённым как в зарубежной, так и в российской литературе ошибочным представлениям следует особо подчеркнуть, что Мэннингу никогда не принадлежал приоритет в открытии пальцевого 2D:4DDR как интегрального анатомического признака различия мужской и женской кисти, равно как и в открытии постнатальных поведенческих эффектов пренатальной андрогенизации. Как это часто бывает в среде неспециалистов, вторгающихся в не свойственную им область исследования, обычно опускаются или сознательно замалчиваются общеизвестные научные факты. Количественные различия длины пальцев мужского и женского типов кисти, в том числе и для антропоморфных приматов были описаны в научной литературе ещё в 1875 году [13]. Нейрофизиологические и поведенческие эффекты пренатальной андрогенизации подробно исследованы и описаны российскими и зарубежными исследователями в 70–80 гг. прошлого века [1, 12]. Эти факты в совокупности с тривиальностью выводов многочисленных исследований и породили соответствующую публикацию о Мэннинге в журнале «Анналы невероятных открытий» и прохладное или настороженное отношение к этому вопросу [18]. Но при этом следует отметить косвенное значение работ Мэннинга в том, что они активизировали интерес в области целого ряда «старых» научных проблем морфологии, в том числе и сравнительной. В первую очередь это проблемы молекулярно-генетической и гормональной регуляции морфогенеза конечностей. Именно с этих позиций в настоящем обзоре мы попытались представить анализ существующих лабораторных и полевых моделей для изучения 2D:4D DR, осветить проблему интер-

претации и адекватности использования их результатов.

Для большинства представителей мужской части населения присуще низкое значение 2D:4D DR, а для женщин – более высокое [15; 26]. Низкое значение пальцевого индекса является результатом высокого уровня андрогенного влияния или повышенной чувствительности ряда тканей к андрогенам в эмбриональном развитии [22, 24]. Пренатальное влияние мужских половых гормонов на плод имеет свое отражение в дальнейшем поведении в течение всей жизни как у человека, так и у лабораторных животных [10, 34]. Люди, которые во время своей внутриутробной жизни подвергались воздействию высокого уровня андрогенов, бывают более агрессивны [4, 31]. У мышей, кроме того, отличия в поведении наблюдаются в зависимости от внутриутробного положения плода в матке. Самки потомства, находящиеся в период внутриутробного развития среди плодов мужского пола, по мнению исследователей, подвергаются повышенному андрогенному влиянию и в постнатальной жизни демонстрируют мужское сексуальное поведение и агрессивность по сравнению с самками, находящимися среди плодов женского пола [9, 35–37].

Сведения о маскулинизирующем и дефеминизирующем эффекте андрогенов, участвующих в соматической дифференцировке пола, появились в научной литературе в 70–80 гг. прошлого века [1, 12]. Половой диморфизм пальцевого индекса был обнаружен у человекообразных обезьян [27, 30], лабораторных мышей [6, 24], но не в исследовании Bailey et al. [2], у лесных мышей [19], зебровых зябликов [7], но не в исследовании Forstmeier [14], у фазанов [37]. У человека наблюдается выраженный половой диморфизм 2D:4D DR [3, 13, 15], его половые различия стабилизируются в возрасте около двух лет [26]. Значения пальцевого индекса тесно взаимосвязаны не только с половым поведением, но и соотношением числа представителей разного пола в потомстве как у людей, так и у животных.

В поисках наиболее адекватной универсальной лабораторной модели 2D:4D индекса были исследованы конечности животных разных таксономических групп. В таблице перечислены источники, охватывающие исследования значений 2D:4D пальцевых индексов на конечностях 62-х видов животных всех классов, имеющих сегментированные многолучевые дистальные отделы конечностей, за исключением класса рыб. Исследования различаются не только видами животных, но и широким спектром

способов определения значений 2D:4D пальцевых индексов, от измерений длины пальцев на фотографических изображениях музейных препаратов до измерений на специально полученных отпечатках лап диких животных. Так, Rubolini с соавт. (2006) впервые исследовали пальцевые соотношения 2D:3D, 3D:4D и 2D:4D на передних конечностях яйцекладущих ящериц [33]. Авторы использовали музейные препараты видов *Podarcis muralis* Laurenti образцов 1768 года [18♂ и 18♀] и *Mabuya planifrons* Peters 1878 года [17♂ и 11♀], зафиксированные в 75% спиртовом растворе. У вида *Podarcis muralis* Laurenti статистически значимые половые различия обнаружили в соотношении 2D:4D на обеих конечностях, а также в соотношениях 2D:3D на левой конечности. Пальцевые индексы были исследованы у 4-х видов птиц из трёх различных порядков (таблица), при этом статистически значимых половых и билатеральных различий исследователи не обнаружили. У вида *Tachycineta bicolor* при объединении значений 2D:4D самцов и самок показатель левой конечности оказался значительно выше, чем на правой конечности. Аналогичная ситуация относительно длины 4-го пальца и пальцевого соотношения 2D:4D наблюдается у вида *Melospittacus undulates*. Показано, что у некоторых видов птиц, уровень андрогенов в желтке изменяется в зависимости от положения в кладке [38]. Это позволяет выявить взаимосвязь уровня ТСТ эмбриона и окружающих тканей с ростом и дефинитивной длиной пальцев конечностей. Лабораторные манипуляции с уровнем ТСТ у отдельных эмбрионов птиц вполне осуществимы, поскольку они изолированы от возможного влияния стероидов, продуцируемых другими зародышами [7]. Метод анализа желтка на стероиды используется для исследования выживаемости зародыша [38], концентрация стероидов в разных слоях желтка существенно различается [20]. Известно, что у птиц уровень ТСТ в желтке уменьшается с каждым последующим яйцом в кладке [16], поэтому авторами было решено исследовать взаимоотношения между пальцевым соотношением и порядком яйца в кладке [38]. Отпечатки правой ноги были получены от 103-х птиц на 110 день после вылупления. Правую ногу авторы выбрали потому, что по предварительным данным наибольшие половые различия в соотношении 2D:4D обнаруживаются на правой ноге, что согласуется с данными, полученными на человеке [25, 28]. Пальцевое соотношение увеличивалось параллельно очередности яйца в кладке как у самок, так и у самцов. В среднем пальцевое соот-

ношение у самок ($0,84 \pm 0,01$) было ниже, чем у самцов ($0,89 \pm 0,01$). У самцов длина 2-го пальца не изменялась в зависимости от очередности яйца в кладке ($6,13 \pm 0,04$ мм). У самок длина 2-го пальца ($5,98 \pm 0,05$ мм) увеличивалась в зависимости от очередности яйца в кладке. Длина 4-го пальца у животных обоего пола уменьшалась в зависимости от очередности яйца в кладке. Безымянный палец был длиннее у животных, которые были первыми по очереди в кладке, т.е. у тех, которые имели наиболее высокий уровень андрогенов в желтке, что соответствует данным о чувствительности 4-го пальца человека к андрогенам [42]. Пальцевое соотношение в этом исследовании было ниже у самок, чем у самцов, что не согласуется с данными, установленными для кисти [25], но согласуется с данными, полученными для пальцев ног человека [28]. Возможно, самки демонстрируют существенные индивидуальные различия в распределении стероидов желтка, что сообщается в других данных по птицам вида *Agelaius phoeniceus* [20].

Целая серия работ посвящена изучению 2D:4D у мышей (таблица). Был исследован половой диморфизм соотношения длин всех лучей и сегментов у европейской мыши *Apodemus sylvaticus* [19]. Авторы использовали задние конечности с удаленными мягкими тканями от 16 самцов и 26 самок половозрелых лесных мышей. Выбор именно задних конечностей авторы объясняли их большими размерами в сравнении с передними. Длина каждого луча представляла собой сумму длин плюсневой, проксимальной и средней фаланг, дистальные фаланги не включались. Был обнаружен половой диморфизм в соотношении длин фаланг. Отдельные соотношения длин лучей также имели половые различия. Половой диморфизм в соотношениях длин чаще проявлялся с вовлечением 2-го луча. При сравнении соотношений длин 2-го и 4-го лучей на правой конечности у самцов индекс соотношения был равен $0,957$, у самок – $0,963$, на левой конечности у самцов $0,956$, у самок – $0,963$. Brown с соавт. [5] исследовали половой диморфизм длины пальцев задних лап у беспородных мышей. Было обнаружено, что у самок 2D:4D индекс на правой задней лапе был значительно больше, чем у самцов ($0,98 > 0,92$, $p < 0,03$). Yan с соавт. [40] изучили половой диморфизм пальцев 20 пород линейных мышей. Авторы получили неоднозначные, разнонаправленные данные. На левой передней и правой задней конечности у 10 линий мышей из 20-ти самцы имели большее значение индекса 2D:4D, чем самки. На правой передней конечности у 8-ми из 20 пород самцы

также имели большее значение 2D:4D индекса по сравнению с самками. На задней левой конечности самцы 5-ти пород имеют большее значение 2D:4D индекса, а из

9-ти других линий большее значение 2D:4D индекса было обнаружено у самок. У 6-ти пород мышей значения индекса не имели половых различий.

Значения 2D:4D пальцевого индекса передних конечностей у животных разных видов

№ п/п	Таксономические единицы			Самки ♀		Самцы ♂		Ссылки		
	Класс	Семейство	Вид (линия, подвид)	справа	слева	справа	слева			
1	2	3	4	5	6	7	8	9		
1	Земно-водные	Древолазы	<i>Oophaga pumilio</i>	1,050	1,032	1,100	1,095	[8, 11]		
2			<i>Craugastor bransfordii</i>	1,072	1,014	1,059	1,102			
3	Пре-смыкающиеся	Настоящие ящерицы	<i>Anolis humilis</i>	0,602	0,614	0,571	0,571	[33]		
4			<i>Anolis limifrons</i>	0,500	0,489	0,483	0,476			
5			<i>Podarcis muralis</i>	0,605	0,598	0,639	0,635			
6		Сцинковые	<i>Mabuya planifrons</i>	0,725	0,721	0,713	0,713			
7	Птицы	Воробьиные	<i>Passer domesticus</i>	0,897	0,895	0,924	0,919	[21]		
8		Ласточковые	<i>Tachycineta bicolor</i>	0,902	0,961	0,944	0,965			
9		Попугаи	<i>Melopsittacus undulatus</i>	0,710	0,685	0,705	0,761			
10		Фазановые	<i>Gallus domesticus</i>	0,874	0,853	0,881	0,869			
11			<i>Phasianus colchicus</i>	0,815	0,830	0,860	0,840			
12		Вьюрковые ткачики	<i>Taeniopygia guttata c.</i>	0,840	-	0,890	-	[7]		
13	Млекопитающие	Мышиные	<i>Apodemus sylvaticus</i>	0,963	0,963	0,956	0,957	[19]		
14			<i>Mus musculus Linnaeus</i>	0,994	0,985	0,973	0,978	[6]		
15			<i>Mus musculus Linnaeus (D2)</i>	1,08	1,07	1,10	1,07	[2]		
16			<i>Mus musculus Linnaeus (B6)</i>	1,06	1,04	1,07	1,06			
17			<i>Mus musculus Linnaeus (A)</i>	1,05	1,04	1,03	1,05			
18			<i>Mus musculus Linnaeus (FVB)</i>	1,03	1,06	1,04	1,04			
19			<i>Mus musculus Linnaeus (BALB)</i>	1,03	1,03	1,02	1,03			
20			<i>Mus musculus Linnaeus (129)</i>	1,02	1,04	1,045	1,01			
21			<i>Mus musculus Linnaeus (BTBR)</i>	1,02	1,03	1,01	1,015			
22			<i>Mus musculus Linnaeus (C3H)</i>	1,02	1,02	0,99	1,04			
23			<i>Rattus norvegicus</i>	1,040	1,080	1,090	1,130		[39]	
24		Беличьи	<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	0,990	0,970	0,960	0,980		[17]	
25		Гоминиды	<i>Hylobates lar</i>	1,067		1,064		[29]		
26			<i>Nomascus leucogenys</i>	1,020		1,008				
27			<i>Hylobates pileatus</i>	1,113		1,068				
28			<i>Symphalangus syndactylus</i>	1,051		1,021				
29			<i>Gorilla gorilla</i>	0,907		0,928				
30			<i>Pan paniscus</i>	0,930		0,924				
31			<i>Pan troglodytes</i>	0,917		0,898				
32			<i>Pongo pygmaeus</i>	0,889		0,869				
33			Маргышко-вые		<i>Cercopithecus aethiops</i>	0,829			0,824	
34					<i>Cercopithecus diana</i>	0,899			0,884	
35	<i>Cercopithecus lhoesti</i>	0,886				0,853				
36	<i>Cercopithecus mona</i>	0,893				0,841				
37	<i>Cercopithecus neglectus</i>	0,854				0,821				
38	<i>Colobus guereza</i>	0,790				0,781				
39	<i>Macaca fascicularis</i>	0,832				0,839				
40	<i>Macaca fuscata</i>	0,822				0,850				
41	<i>Macaca mulatta</i>	0,822				0,813				
42	<i>Macaca nigra</i>	0,820				0,848				
43	<i>Mandrillus leucophaeus</i>	0,820				0,875				
44			<i>Mandrillus sphinx</i>	0,856		0,823				

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
45			Papio hamadrylas	0,862		0,854		
46			Presbytis melalophos	0,758		0,799		
47			Trachypithecus francoisi	0,791		0,776		
48			Trachypithecus obscura	0,792		0,798		
49			Alouatta caraya	0,897		0,914		
50			Ateles geoffroyi	0,913		0,902		
51			Callicebus donacophilus	0,852		0,845		
52			Callicebus moloch	0,858		0,852		
53			Callithrix geoffroyi	0,903		0,950		
54			Callithrix jacchus	0,928		0,912		
55			Leontopithecus chrysomelas	0,994		0,984		
56			Leontopithecus rosalia	0,981		0,989		
57			Pithecia pithecia	0,756		0,740		
58			Saimiri sciureus	0,902		0,893		
59			Saguinus imperator	0,993		1,012		
60			Saguinus midas	1,007		1,013		
61			Saguinus oedipus	1,007		1,029		
62			Guinea baboons Papio papio	0,830		0,880		[32]

Обилие противоречивых данных по соотношению длин 2-го и 4-го лучей дистальных отделов конечностей привели исследователей к заключению о необходимости проверки реальной зависимости дефинитивных значений 2D:4D индекса от уровня пренатальной андрогенизации в эксперименте. В настоящее время, к сожалению, имеются только два такого рода исследования. Впервые на лабораторной модели это было проделано А. Talarovičová с соавт. [2009] из университета г. Братиславы (Словакия). В исследовании использовали крыс линии Вистар [39]. Введение животным в пренатальном периоде развития ТСТ привело к пониженному 2D:4D соотношению на обеих конечностях, а также к увеличению длины 4-го пальца на передних конечностях как у самцов, так и у самок. Это позволило предположить, что пренатальное введение ТСТ оказывает влияние на развитие половых различий в длине 4-го пальца. Пренатальная андрогенизация оказывала также полозависимые эффекты на двигательную активность животных. Эффекты пренатальной андрогенизации на развитие пальцев лабораторных мышей линии CD-1 исследовали Z. Zheng и M.J. Cohn [2011]. Для выявления контрольных значений пальцевого индекса 2D:4D был произведена морфометрия скелетов конечностей 58 животных (♂ = 30 и ♀ = 28) в возрасте 21-х суток постнатального развития [41]. Беременным самкам мышей вводили стероидные и нестероидные гормонально активные препараты с разнонаправленными фармакологически-

ми эффектами в разные сроки пренатального и раннего неонатального развития. Авторы определяли наличие и процент активации рецепторов к андрогенам (АР) и α-рецепторов к эстрогенам (α-ЭР) в тканях 2 и 4 пальцев, а также степень экспрессии генов в ответ на введение препаратов. В костных зачатках 2-го и 4-го пальцев авторы обнаружили различия в транскрипционной активности 19 генов из 90 исследованных. Авторы сообщили, что 2D:4D индекс у мышей контролируется балансом андрогенов и эстрогенов, взаимодействующих с соответствующими рецепторами в узкий временной промежуток морфогенеза пальцев [41]. Рецепторы АР и α-ЭР были более активны в тканях 4-го пальца, чем 2-го. Инактивация АР уменьшала рост 4-го пальца, что является причиной высокого значения 2D:4D пальцевого индекса, тогда как инактивация α-ЭР, наоборот, увеличивала его рост, что является причиной низкого значения 2D:4D пальцевого индекса. Установлено, что андрогены и эстрогены по-разному модулируют активность генов, контролирующую пролиферацию хондроцитов и ведущую к дифференцированному росту 4-го пальца у самцов и самок. К существенным недостаткам работы следует отнести то, что авторы ограничились оценкой значений длины пальцев и пальцевого индекса только на задних конечностях и лишь на ранних этапах постнатального развития, однозначность эффектов эндокринной регуляции на дефинитивную длину пальцев и пальцевой 2D:4D индекс осталась невыясненной.

Из видов, наиболее близких к человеку, 2D:4D пальцевый индекс был исследован у антропоморфных и не антропоморфных приматов. Nelson и Shultz [2010] протести- ровали взаимосвязь пальцевого 2D:4D от- ношения и полового поведения у обезьян [29]. Они обнаружили, что полигамные виды имеют более низкий пальцевый ин- декс 2D:4D, чем виды, состоящие в паре. Исследования половых различий в значе- ниях 2D:4D пальцевого индекса у гвиней- ских бабуинов показали, что пальцевое соотношение 2D:4D у самцов было выше, чем у самок, а пальцы самок в целом длин- нее, чем у самцов [32]. Корреляции уров- ня ТСТ в крови со значениями пальцевого отношения оказались незначительными [32]. Основное внимание исследований на приматах сосредоточено на демонстрации внутривидовых половых различий 2D:4D индекса или соотношения костных фа- ланг, но полученные результаты не всегда соответствуют ожидаемым, то есть особи мужского пола обезьян имеют более высо- кое значение 2D:4D индекса по сравнению с самками в отличие от человека [29, 32].

Таким образом, несмотря на разные способы определения значений 2D:4D ин- декса, полученные исследователями на да- леко отстоящих друг от друга по уровню организации и экологической нише позво- ночных, они находятся в узко ограничен- ном диапазоне $\approx 0,8-1,0$. У многих видов отсутствуют установленные для человека относительные половые и билатеральные различия или их направленность противо- положна. Более чётко выражены различия в кранио-каудальный градиенте, исследо- ванные в ограниченном числе работ. Все эти факты свидетельствуют об универсаль- ности фундаментальных механизмов мор- фогенеза конечностей позвоночных. Их молекулярно-генетической в эволюцион- ном плане весьма консервативной основой являются четыре кластера гомеозисных генов, а также общесоматические гены би- латеральности и метамерной организации тела в кранио-каудальной оси. Что каса- ется соотношения длин пальцев, то вари- абельность значений 2D:4D пальцевого индекса подтверждает высказанную нами ранее точку зрения о том, что 2 и 4 лучи сегментированной и многолучевой конеч- ности всех позвоночных являются глав- ными центрами организации морфогенеза и индивидуальной анатомической измен- чивости всей кисти, включая её рельеф. Дифференциальная чувствительность их тканевых зачатков к факторам роста и стероидным гормонам в онтогенезе, воз- можно, определяет весь спектр её тонких

специализаций у животных и человека как функциональных, так и опосредованных поведенческих.

Список литературы

1. Науменко Е.В. Онтогенетические и генетико-эволю- ционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса / Е.В. Науменко, М. Вигаши, А.Л. Поленов. – Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1990. – 230 с.
2. Bailey A.A. Digit ratio (2D:4D) and behavioral differences between inbred mouse strains / A.A. Bailey, D. Wahlsten, P.L. Hurd // *Genes. Brain Behav.* – 2005. – Vol. 4. – P. 318–323.
3. Baker F. Anthropological notes on the human hand // *Am Anthropol.* – 1888. – Vol. 1. – P. 51–76.
4. Berenbaum S.A. Early androgen effects on aggression in children and adults with congenital adrenal hyperplasia / S.A. Berenbaum, J.M. Reinisch // *Psychoneuroendocrinol.* – 1997. – Vol. 22. – P. 505–515.
5. Differences in finger length ratios between self-identified «butch» and «femme» lesbians / W.M. Brown, C.J. Finn, B.M. Cooke, M.J. Breedlove // *Arch. Sex. Behav.* – 2002. – Vol. 31. – P. 123–127.
6. Brown W.M. Sexual dimorphism in digit-length ratios of laboratory mice / W.M. Brown, C.J. Finn, S.M. Breedlove // *Anat. Rec.* – 2002. – Vol. 267. – P. 231–234.
7. Burley N.T. Digit ratio varies with sex, egg order and strength of mate preference in zebra finches / N.T. Burley, V.S. Foster // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 2004. – Vol. 271. – P. 239–244.
8. Chang J.L. Sexual dimorphism in the second-to-fourth digit length ratio in Green Anoles, *Anolis carolinensis* (Squamata: Polychrotidae) from the southeastern United States / J.L. Chang, S. Doughty, J. Wade, M.B. Lovern // *Can. J. Zool.* – 2006. – Vol. 84. – P. 1489–1494.
9. Clark M.M. Prenatal influences on reproductive life history strategies / M.M. Clark, B.G.J. Galef // *Trends in Ecol. and Evol.* – 1995. – Vol. 10. – P. 151–153.
10. Cohen-Bendahan C. Prenatal sex hormone effects on child and adult sex-typed behavior: Methods and findings / C. Cohen-Bendahan, C. van de Beek, S.A. Berenbaum // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2005. – Vol. 29. – P. 353–384.
11. Drenzo G.V. Patterns of second-to-fourth digit length ratios (2D:4D) in two species of frogs and two species of lizards at La Selva, Costa Rica / G.V. Drenzo, J.L. Stynoski // *Anat. Rec.* – 2012. – Vol. 295. – № 4. – P. 597–603.
12. Dörner G. Hormones and Brain Differentiation // Amsterdam, Elsevier. – 176. – P. 272.
13. Ecker A. Some remarks about a varying character in the hands of humans // *Arch. Anthropol.* – 1875. – Vol. 8. – P. 68–74.
14. Forstmeier W. Quantitative genetics and behavioural correlates of digit ratio in the zebra finch. *Proc. Biol. Sci* // *The Royal Society.* – 2005. – Vol. 272. – P. 2641–2649.
15. George R. Human finger types // *Anat. Rec.* – 1930. – Vol. 46. – P. 199–204.
16. Gil D. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs / D. Gil, J. Graves, N. Hazon, A. Wells // *Science.* – 1999. – Vol. 286. – P. 126–128.
17. Gooderham K.L. Does 2D:4D predict fitness in a wild mammal? / K.L. Gooderham, A.I. Schulte-Hostedde // *Can. J. Zool.* – 2012. – Vol. 90. – № 1. – P. 93–100.
18. Kaswell A.S. The Meaning of the finger s/ / A.S. Kaswell, S. Drew // *Ann. Improbable Res.* – 2007. – Vol. 13. – P. 6–28.
19. Leoni B. Sexual dimorphism in metapodial and phalanges length ratios in the wood mouse / B. Leoni, L. Canova, N. Saino // *Anat. Rec.* – 2005. – Vol. 286. – P. 955–961.
20. Lipar J.L. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species / J.L. Lipar, E.D. Ketterson,

- Jr.V. Nolan, J.M. Castro // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 1999. – Vol. 115. – P. 220–227.
21. Lombardo M.P. Digit Ratio in Birds/ M.P. Lombardo, P.A. Thorpe, B.M. Brown, K. Sian// *Anat. Rec.* – 2008. – Vol. 291. – P. 1611–1618.
22. Lutchmaya S. 2nd to 4th digit ratios, fetal testosterone and estradiol/ S. Lutchmaya, S. Baron-Cohen, P. Raggatt, R. Knickmeyer, J.T. Manning // *Early Hum Dev.* – 2004. – Vol. 77. – P. 23–28.
23. Manning J.D. The mystery of female beauty / J.D. Manning, R.S. Trivers, D. Sigh, R. Rhornhill // *Nature.* – 1999. – № 399. – P. 214–215.
24. Manning J.T. Finger and toe ratios in humans and mice: implications for the aetiology of diseases influenced by Hox genes / J.T. Manning, M. Callow, P.E. Bundred // *Med. Hypotheses.* – 2003. – Vol. 60. – P. 340–343.
25. Manning J.T. The ratio of 2nd to 4th digit length and performance in skiing/ J.T. Manning // *J. of sports med. phys. fitness.* – 2002. – Vol. 42. – P. 446–450.
26. Manning J.T. The ratio of 2nd to 4th digit length: A predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen / J.T. Manning, D. Scott, J. Wilson, D.I. Lewis-Jones // *Hum. Reprod.* – 1998. – Vol. 13. – P. 3000–3004.
27. McFadden D. Sex differences in the relative lengths of metacarpals and metatarsals in gorillas and chimpanzees / D. McFadden, M.S. Bracht // *Horm. Behav.* – 2005. – Vol. 47. – P. 99–111.
28. McFadden D. Relative lengths of fingers and toes in human males and females / D. McFadden, E. Shubel // *Horm. Behav.* – 2002. – Vol. 42. – P. 492–500.
29. Nelson E. Finger length ratios (2D:4D) in anthropoids implicate reduced prenatal androgens in social bonding / E. Nelson, S. Shultz // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2010. – Vol. 141. – № 3. – P. 395–405.
30. Peters M. Sex-specific finger-length patterns linked to behavioral variables: Consistency across various human populations/ M. Peters, U. Tan, Y. Kang, L. Teixeira, M. Mandal // *Perc. Mot. Skills.* – 2002. – Vol. 94. – P. 171–181.
31. Reinisch J.M. Prenatal exposure to synthetic progestins increases potential for aggression in humans / J.M. Reinisch // *Science.* – 1981. – Vol. 211. – P. 1171–1173.
32. Roney J.R. Digit lengths and testosterone levels in Guinea baboons/ J.R. Roney, J.C. Whitham, M. Leoni, A. Bellem, N. Wielebnowski, D. Maestripieri// *Rel. Horm. Behav.* – 2004. – Vol. 45. – P. 285–290.
33. Rubolini D. Sexual dimorphism in digit length ratios in two lizard species/ D. Rubolini, F. Pupin, R. Sacchi, A. Gentilli, M. Zuffi, P. Galeotti, N. Saino // *Anat. Rec.* – 2006. – Vol. 288. – Part A. – № 5. – P. 491–497.
34. Ryan B.C. Intrauterine position effects / B.C. Ryan, J.G. Vandenberg // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2002. – Vol. 26. – P. 665–678.
35. Saal F.S. Sexual differentiation in litter bearing animals: Influence of sex of adjacent fetuses in utero / F.S. Vom Saal // *J. Anim. Sci.* – 1989. – Vol. 67. – P. 1824–840.
36. Saal F.S. The intrauterine position phenomenon: Effects on physiology, aggressive behavior and population dynamics in house mice / F.S. Vom Saal, I.K. Flannelly, R. Blanchard, D. Blanchard // *Biological perspectives on aggression.* – New York: Alan R. Liss, 1984. – P. 135–179.
37. Saino N. Increased egg estradiol concentration feminizes digit ratios of male pheasants (*Phasianus colchicus*) / N. Saino, D. Rubolini, M. Romano, G. Boncoraglio // *Naturwissenschaften.* – 2007. – Vol. 94. – № 3. – P. 207–212.
38. Schwabl H. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds / H. Schwabl // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1993. – Vol. 90. – P. 11446–11450.
39. Talarovicová A. Testosterone enhancement during pregnancy influences the 2D:4D ratio and open field motor activity of rat siblings in adulthood / A. Talarovicová, L. Krsková, J. Blazeková // *J. Horm. Behav.* – 2009. – Vol. 55. – P. 235–239.
40. Yan R.H.Y. Digit ratio (2D:4D) differences between 20 strains of inbred mice / R.H.Y. Yan, M. Bunning, D. Wahlsten, P.L. Hurd // *PLoS one.* – 2009. – Vol. 4. – № 6. – P. 5801.
41. Zheng Z. Developmental basis of sexually dimorphic digit ratios / Z. Zheng, M.J. Cohn // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108. – № 39. – P. 16289–16294.
42. Zhuang Y.H. Subcellular location of androgen receptor in rat prostate, seminal vesicle and human osteosarcoma MG-63 cells / Y.H. Zhuang, M. Blauer, A. Pekki, P. Tuohimaa // *J. Ster. Biochem. Mol. Biol.* – 1992. – № 41. – P. 693–696.

References

1. Naumenko E.V. Ontogeneticheskie i genetiko-evolyutsionnyye aspektyi neyroendokrinnoy regulyatsii stressa / E.V. Naumenko, M. Vigash, A.L. Polenov.– Novosibirsk: Nauka Sib. otd-nie, 1990. 230 p.
2. Bailey A.A. Digit ratio (2D:4D) and behavioral differences between inbred mouse strains / A.A. Bailey, D. Wahlsten, P.L. Hurd // *Genes. Brain Behav.* 2005. Vol. 4. pp. 318–323.
3. Baker F. Anthropological notes on the human hand / F. Baker // *Am Anthropol.* 1888. Vol. 1. pp. 51–76.
4. Berenbaum S.A. Early androgen effects on aggression in children and adults with congenital adrenal hyperplasia / S.A. Berenbaum, J.M. Reinisch // *Psychoneuroendocrinol.* 1997. Vol. 22. pp. 505–515.
5. Brown W.M. Differences in finger length ratios between self-identified «butch» and «femme» lesbians / W.M. Brown, C.J. Finn, B.M. Cooke, M.J. Breedlove // *Arch. Sex. Behav.* 2002. Vol. 31. pp. 123–127.
6. Brown W.M. Sexual dimorphism in digit-length ratios of laboratory mice / W.M. Brown, C.J. Finn, S.M. Breedlove // *Anat. Rec.* 2002. Vol. 267. pp. 231–234.
7. Burley N.T. Digit ratio varies with sex, egg order and strength of mate preference in zebra finches / N.T. Burley, V.S. Foster // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2004. Vol. 271. pp. 239–244.
8. Chang J.L. Sexual dimorphism in the second-to-fourth digit length ratio in Green Anoles, *Anolis carolinensis* (Squamata: Polychrotidae) from the southeastern United States / J.L. Chang, S. Doughty, J. Wade, M.B. Lovern // *Can. J. Zool.* 2006. Vol. 84. pp. 1489–1494.
9. Clark M.M. Prenatal influences on reproductive life history strategies / M.M. Clark, B.G.J. Galef // *Trends in Ecol. and Evol.* 1995. Vol. 10. pp. 151–153.
10. Cohen-Bendahan C. Prenatal sex hormone effects on child and adult sex-typed behavior: Methods and findings / C. Cohen-Bendahan, C. van de Beek, S.A. Berenbaum // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2005. Vol. 29. pp. 353–384.
11. Drenzo G.V. Patterns of second-to-fourth digit length ratios (2D:4D) in two species of frogs and two species of lizards at La Selva, Costa Rica / G.V. Drenzo, J.L. Stynoski // *Anat. Rec.* – 2012. Vol. 295. no. 4. pp. 597–603.
12. Dörner G. Hormones and Brain Differentiation / G. Dörner // Amsterdam, Elsevier. 176. pp. 272.
13. Ecker A. Some remarks about a varying character in the hands of humans / A. Ecker // *Arch. Anthropol.* 1875. Vol. 8. pp. 68–74.
14. Forstmeier W. Quantitative genetics and behavioural correlates of digit ratio in the zebra finch. *Proc. Biol. Sci. / W. Forstmeier // The Royal Society.* 2005. Vol. 272. pp. 2641–2649.
15. George R. Human finger types / R. George // *Anat. Rec.* 1930. Vol. 46. pp. 199–204.
16. Gil D. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs / D. Gil, J. Graves, N. Hazon, A. Wells // *Science.* 1999. Vol. 286. pp. 126–128.
17. Gooderham K.L. Does 2D:4D predict fitness in a wild mammal? / K.L. Gooderham, A.I. Schulte-Hostedde // *Can. J. Zool.* 2012. Vol. 90. no. 1. pp. 93–100.

18. Kaswell A.S. The Meaning of the fingers / A.S. Kaswell, S. Drew // *Ann. Improbable Res.*—2007. Vol.13. pp. 6–28.
19. Leoni B. Sexual dimorphism in metapodial and phalanges length ratios in the wood mouse / B. Leoni, L. Canova, N. Saino // *Anat. Rec.* 2005. Vol. 286. pp. 955–961.
20. Lipar J.L. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species / J.L. Lipar, E.D. Kettererson, Jr.V. Nolan, J.M. Castro // *Gen. Comp. Endocrinol.* 1999. Vol.115. pp. 220–227.
21. Lombardo M.P. Digit Ratio in Birds / M.P. Lombardo, P.A. Thorpe, B.M. Brown, K. Sian // *Anat. Rec.* 2008. Vol. 291. pp. 1611–1618.
22. Lutchmaya S. 2nd to 4th digit ratios, fetal testosterone and estradiol / S. Lutchmaya, S. Baron-Cohen, P. Raggatt, R. Knickmeyer, J.T.Manning // *Early Hum Dev.* 2004. Vol.77. pp. 23–28.
23. Manning J.D. The mystery of female beauty / J.D. Manning, R.S. Trivers, D. Sigh, R. Rhornhill // *Nature.* 1999. № 399. pp. 214–215.
24. Manning J.T. Finger and toe ratios in humans and mice: implications for the aetiology of diseases influenced by Hox genes / J.T. Manning, M. Callow, P.E. Bundred // *Med. Hypotheses.*—2003.— Vol. 60. pp. 340–343.
25. Manning J.T. The ratio of 2nd to 4th digit length and performance in skiing / J.T. Manning // *J. of sports med. phys. fitness.* 2002. Vol. 42. pp. 446–450.
26. Manning J.T. The ratio of 2nd to 4th digit length: A predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen / J.T. Manning, D. Scott, J. Wilson, D.I. Lewis-Jones // *Hum. Reprod.* 1998. Vol. 13. pp. 3000–3004.
27. McFadden D. Sex differences in the relative lengths of metacarpals and metatarsals in gorillas and chimpanzees / D. McFadden, M.S. Bracht // *Horm. Behav.* 2005. Vol. 47. pp. 99–111.
28. McFadden D. Relative lengths of fingers and toes in human males and females / D. McFadden, E. Shubel // *Horm. Behav.* 2002. Vol. 42. pp. 492–500.
29. Nelson E. Finger length ratios (2D:4D) in anthropoids implicate reduced prenatal androgens in social bonding / E. Nelson, S. Shultz // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2010. Vol. 141. no. 3. pp. 395–405.
30. Peters M. Sex-specific finger-length patterns linked to behavioral variables: Consistency across various human populations / M. Peters, U. Tan, Y. Kang, L. Teixeira, M. Mandal // *Perc. Mot. Skills.* 2002. Vol. 94. pp. 171–181.
31. Reinisch J.M. Prenatal exposure to synthetic progestins increases potential for aggression in humans / J.M. Reinisch // *Science.* 1981. Vol. 211. pp. 1171–1173.
32. Roney J.R. Digit lengths and testosterone levels in Guinea baboons / J.R. Roney, J.C. Whitham, M. Leoni, A. Bellem, N. Wielebnowski, D. Maestripieri // *Rel. Horm. Behav.* 2004. Vol.45. pp. 285–290.
33. Rubolini D. Sexual dimorphism in digit length ratios in two lizard species / D. Rubolini, F. Pupin, R. Sacchi, A. Gentilli, M. Zuffi, P. Galeotti, N. Saino // *Anat. Rec.* 2006. Vol. 288. Part A. no. 5. pp. 491–497.
34. Ryan B.C. Intrauterine position effects / B.C. Ryan, J.G. Vandenberg // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2002. Vol. 26. pp. 665–678.
35. Saal F.S. Sexual differentiation in litter bearing animals: Influence of sex of adjacent fetuses in utero / F.S. Vom Saal // *J. Anim. Sci.* 1989. Vol.67. pp. 1824–840.
36. Saal F.S. The intrauterine position phenomenon: Effects on physiology, aggressive behavior and population dynamics in house mice / F.S. Vom Saal, I.K. Flannelly, R. Blanchard, D. Blanchard // *Biological perspectives on aggression* New York: Alan R. Liss. 1984. pp. 135–179.
37. Saino N. Increased egg estradiol concentration feminizes digit ratios of male pheasants (*Phasianus colchicus*) / N. Saino, D. Rubolini, M. Romano, G. Boncoraglio // *Naturwissenschaften.* 2007. Vol. 94. no. 3. pp. 207–212.
38. Schwabl H. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds / H. Schwabl // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1993. Vol. 90. pp. 11446–11450.
39. Talarovicová A. Testosterone enhancement during pregnancy influences the 2D:4D ratio and open field motor activity of rat siblings in adulthood / A. Talarovicová, L. Krsková, J. Blazeková // *J. Horm. Behav.* 2009. Vol. 55. P. 235–239.
40. Yan R.H.Y. Digit ratio (2Dratio4D) differences between 20 strains of inbred mice / R.H.Y. Yan, M. Bunning, D. Wahlsten, P.L. Hurd // *PloS one.* 2009. Vol. 4. no. 6. pp. 5801.
41. Zheng Z. Developmental basis of sexually dimorphic digit ratios / Z. Zheng, M.J. Cohn // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2011. Vol. 108. no. 39. pp. 16289–16294.
42. Zhuang Y.H. Subcellular location of androgen receptor in rat prostate, seminal vesicle and human osteosarcoma MG-63 cells / Y.H. Zhuang, M. Blauer, A Pekki, P. Tuohimaa // *J. Ster. Biochem. Mol. Biol.* 1992. no. 41. pp. 693–696.

Рецензенты:

Слесарев С.М., д.б.н., профессор, заведующий кафедрой биологии и биоэкологии Ульяновского государственного университета, г. Ульяновск;

Терентюк Г.С., д.б.н., профессор кафедры анатомии человека Ульяновского государственного университета, г. Ульяновск.

Работа поступила в редакцию 16.04.2013.