

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Биологический факультет

на правах рукописи

Новикова Мэлли Александровна

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПРЕДПЛЕЧЬЯ И КИСТИ
ШИРОКОНОСЫХ ОБЕЗЬЯН И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ
ХВАТАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ**

03.02.04 – зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук
А.Н. Кузнецов

Москва – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	4
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ.....	5
ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ.....	6
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	8
Выбор объектов исследования	9
Видеоанализ	11
Сгибательные складки на ладони	14
Номенклатура сгибательных линий	16
Исследование мускулатуры.....	18
Виды, выбранные для анализа	18
Список исследованных мышц.....	19
Графический метод анализа ветвления сухожилий.....	20
Морфометрический анализ скелета.....	21
Виды, выбранные для анализа	21
Измерение длинных костей передних конечностей приматов.....	24
Характеристика объектов исследования	28
РЕЗУЛЬТАТЫ	35
Глава 1.1 Внешние характеристики кисти	35
Сравнительный анализ сгибательных линий ладони	41
Глава 1.2 Строение мускулатуры предплечья и кисти	46
1.2.1 Мышцы разгибательной поверхности предплечья.....	46
1.2.1.1 Дорсальные сгибатели локтевого сустава.....	47
Аномалия ревуна.....	50
1.2.1.2 Разгибатели запястья	51
1.2.1.3 Разгибатели пальцев	55
1.2.1.3.1 Поверхностный разгибатель пальцев.....	55
1.2.1.3.2 Глубокие разгибатели пальцев.....	59
1.2.2 Мышцы сгибательной поверхности предплечья	75
1.2.2.1 Вентральные сгибатели локтевого сустава.....	75
1.2.2.2 Сгибатели запястья	76
1.2.2.3 Сгибатели пальцев	80
1.2.2.3.1 Глубокий сгибатель пальцев	80
1.2.2.3.2 Поверхностный сгибатель пальцев	87
1.2.2.4 Межкостная мускулатура предплечья.....	95
1.2.3 Мускулатура кисти.....	95
Глава 1.3 Морфометрические характеристики скелета передних конечностей	108
1.3.1 Общие пропорции отделов свободной передней конечности	108
1.3.2 Пропорции кисти.....	117
1.3.3 Размер большого пальца.....	119

ОБСУЖДЕНИЕ	123
Глава 2.1 Сгибательные линии ладони как индикаторы функциональных специализаций кисти	123
Эволюционный сценарий формирования сочетаний сгибательных линий.....	137
Глава 2.2 Морфо-функциональный анализ строения мускулатуры.....	140
2.2.1 Особенности разгибательной мускулатуры	140
2.2.1.1 Сравнение вариантов дифференцировки разгибателей.....	140
2.2.1.2 Функциональный и эволюционный анализ дифференцировки разгибателей	144
2.2.2 Особенности строения сгибательной мускулатуры	149
2.2.2.1 Взаимосвязи <i>m. flexor digitorum profundus</i> и <i>m. flexor digitorum superficialis</i>	149
2.2.3 Итог анализа мускулатуры	154
2.2.4 <i>M. contrahens cubiti</i> ревуна и другие аномалии в строении разгибателей предплечья	159
Глава 2.3 Морфометрический анализ строения скелета передней конечности.....	172
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	180
ВЫВОДЫ	195
БЛАГОДАРНОСТИ	196
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	197
ПРИЛОЖЕНИЕ	212
Приложение 1. Рисунки мускулатуры исследованных животных	212
Приложение 2. Использованные значения длин костей передней конечности.....	306
Приложение 3. Сводка вариантов строения <i>extensor digitorum profundus complex</i>	309

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение хватательной функции передней конечности приматов является актуальной проблемой примато- и антропогенеза. Однако основной акцент при изучении хватательной функции обычно делается на изучение узконосых или даже только высших человекообразных, поскольку именно кисть человека считается эволюционной вершиной в развитии манипуляторных способностей. Широконосые обезьяны в этом плане значительно менее изучены. Тем не менее, представители этой группы демонстрируют большое разнообразие способов захвата передними конечностями: "ложное" противопоставление большого пальца, захват с одновременным отведением большого и указательного пальцев (схизодактилия), несколько вариантов захвата без противопоставления (в том числе при редукции большого пальца). Все это многообразие способов захвата находит отражение в особенностях морфологии скелетно-мышечной системы и кожных покровов. Тем самым ширококоносые обезьяны являются прекрасным объектом для изучения различных направлений эволюции хватательной функции у приматов.

Настоящее исследование призвано не только пополнить знания об анатомии передних конечностей приматов, но и реконструировать возможные пути преобразования их морфологии в связи с различными хватательными адаптациями. Представленные эволюционно-морфологические выкладки должны помочь в будущем в реконструкции хватательных специализаций вымерших приматов и тем самым позволить соотнести функциональные специализации с филогенетическим деревом.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Несмотря на то, что эпоха расцвета описательной морфологии и сравнительно-анатомических исследований закончилась еще в начале XX века, до сих пор остается достаточно много животных, которые по тем или иным причинам недостаточно подробно описаны и изучены, или не описаны вовсе. В ряд "малоизученных" как раз и попадают многие виды широконосых обезьян. Они обычно ускользают от внимания антропологов, взгляд которых неизменно прикован к гоминидам и, реже, к низшим узконосым обезьянам как к более близким родственникам предков человека. Зоологи же редко обращаются к проблематике хватательной функции передних конечностей приматов, поскольку эта тема традиционно считается краеугольным камнем и прерогативой антропологов. Кроме того, многие широконосые обезьяны трудно поддаются содержанию в неволе, поэтому являются редкостью в зоопарках. Многие из них имеют охранный статус в природе и запрещены к отлову. Поэтому остеологический и миологический материал (влажные препараты) по этим обезьянам плохо представлен в музейных коллекциях не только нашей страны, но и всего мира, что сильно затрудняет проведение анатомических исследований. Не удивительно, что информация о строении скелетно-мышечной системы и дерматоглифике этих обезьян до сих пор остается востребованной, а многие современные ученые вынуждены ссылаться на работы анатомов XIX века. Большинство исследований направлено на изучение поведения и экологии широконосых обезьян, сравнительно-морфологические работы и даже просто анатомические работы встречаются редко, и в большинстве своем достаточно отрывочны. Последняя и наиболее полная сводка по мускулатуре разных представителей отряда приматов была составлена Diogo и Wood (2012) и является единственным современным достаточно полным источником справочной информации по этой теме. Но и в ней отсутствует информация о многих видах широконосых обезьян, которую мы постарались восполнить в нашей работе.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ

Цель работы – у широконосовых обезьян установить взаимосвязь хватательных приемов передней конечности с морфологией ее скелетно-мышечной системы и с рельефом ладони, охарактеризовать ее специфику и определить пути морфологической эволюции хватательного аппарата в этой группе.

Для достижения цели исследования, были поставлены следующие задачи.

1. Изучить с функциональной позиции внешние характеристики кисти:
 - а) описать варианты расположения основных сгибательных линий ладони у широкого круга широконосовых обезьян и характерных представителей других групп приматов;
 - б) установить функциональные связи сгибательных линий со способами захвата объектов передней конечностью, чтобы использовать линии как маркеры типов захвата.
2. Изучить особенности строения мускулатуры предплечья и кисти:
 - а) описать строение всех мышц предплечья и кисти у всех доступных для исследования широконосовых обезьян и одного представителя узконосовых обезьян, выбранного в качестве внешней группы;
 - б) выявить наиболее вариабельные элементы мышечной системы предплечья и кисти, выстроить для них морфологические ряды и выдвинуть предварительные гипотезы об их полярности;
 - в) предложить функциональную интерпретацию морфологических рядов как возможную адаптивную подоплеку соответствующих эволюционных изменений.
3. Изучить особенности пропорций скелета передних конечностей широконосовых обезьян в сравнении с другими приматами. Определить

пропорции длинных костей конечности в целом и пропорции длинных костей кисти, выявить наиболее вариабельные по длине элементы.

4. На основе выявленных морфофункциональных связей и морфологических рядов предложить сценарий основных направлений эволюции руки широконосых обезьян как хватательного аппарата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В приматологии обычно доминирует корреляционно-статистический подход, при котором главное – выяснить наличие коррелятивных связей между особенностями костей и особенностями локомоции. Для этого на возможных выборках, с одной стороны, собираются стандартные количественные параметры скелета (промеры и индексы их отношений), с другой – прямыми наблюдениями или по видеосъемке измеряется "бюджет локомоторного времени", то есть относительные длительности различных локомоторных актов (по стандартной классификации) во время активности животного. Конечно, существует и множество работ, полноценно описывающих анатомию локомоторного аппарата, и работы, анализирующие функциональные связи между структурами костно-мышечной системы. Однако таких работ немного, в сравнении с массивом морфометрических исследований.

В настоящей работе мы сделали акцент на изучении мускулатуры и внешних характеристик кисти. Поскольку скелет не может функционировать без мускулатуры, без ее детального исследования и понимания функционального значения различий мы не можем содержательно интерпретировать и особенности скелета. Внешние же признаки кисти, как удалось показать, тоже могут дать основу для функциональных интерпретаций, причем этот материал тем более ценен, что его значительно проще получить, чем препараты для анатомирования. Поэтому набор методов в нашей работе значительно отличается от классического для приматологии, и мы даже вводим принципиально новый тип исследования – изучение поверхности ладони как индикатора типа ее подвижности и захвата.

Выбор объектов исследования

Систематика всегда находится в зависимости от главенствующей в науке парадигмы (аристотелевские "сущности", понятие о виде или о "филогенетическом паттерне" и т.п.) и от развивающихся методов исследования биологического многообразия. Несмотря на это, отряд приматов, выделенный еще К. Линнеем, претерпел мало изменений, менялись лишь его отношения с другими отрядами и внутреннее подразделение на более мелкие таксоны.

Невозможно привести точное число видов и таксонов более высокого ранга из-за традиционных разногласий между "дробителями" и "объединителями" (Хрисанфова, Перевозчиков, 2005). Чаще всего меняется число признаваемых таксонов видового ранга и их положение внутри отряда. В классификации 1993 года Groves признавал 233 вида современных приматов, в дальнейшем это число постоянно увеличивалось, и в 2001 году составляло уже 354, а к 2005 году дошло до 376 видов. По оценке на 2013 год в отряде приматов выделяют около 480 видов (Handbook of Mammals of the World, 2013). При этом число родов широконосых обезьян всего в полтора раза меньше (20), чем узконосых (31), а по числу видов широконосые (156) узконосым (185) практически не уступают. Существенное преобразование системы приматов на сегодняшний день, в первую очередь, связано с появлением новых молекулярных данных.

Согласно современным представлениям, отряд приматов (Primates) вместе с отрядами тупай (Scandentia) и шерстокрылов (Dermoptera) входит в состав когорты Euarchonta, которую в последнее время сближают с когортой Glires (Rodentia + Lagomorpha) (Bininda-Emonds, 2007; Janecka et al., 2007).

Большинство систематиков разбивают отряд приматов на два подотряда: Strepsirrhini и Haplorrhini. В последний, в качестве инфраотряда Platyrrhini, входят выбранные нами для исследования широконосые обезьяны. Данный инфраотряд считается монофилетическим таксоном

(Springer et al., 2012) и некоторыми исследователями объединяется с узконосыми обезьянами Catarrhini в группу Anthropoidea (=Simiiformes). Поскольку в русском языке под словом "антропоид" часто понимают высших человекообразных обезьян, мы постараемся в нашей работе избегать употребления термина Anthropoidea, чтобы не внести путаницу и не вызвать ложных ассоциаций. Число семейств в таксоне Platyrrhini варьирует от 2 до 5, что зависит от подхода (классический, кладистический, молекулярно-генетический). В случае укрупнения таксонов либо объединяют в один капуциновых и коатовых – Cebidae (Hershkovitz, 1977), либо сближают капуциновых и игрунковых (Horovitz et al., 1998). В случае более дробного подхода из состава Cebidae выделяют Aotidae и Callitrichidae (Rylands, Mittermeier, 2012), а коатовых подразделяют на Pitheciidae и Atelidae (Schneider, 2000; Groves, 2001).

В различных частях нашего исследования мы уделили внимание представителям всех семейств широконосых обезьян, признаваемых на сегодняшний день. В нашей работе мы не стали отдавать предпочтение какой-либо из существующих классификаций, поскольку это выходит за рамки нашего исследования и не требуется для выполнения поставленных задач. При перечислении материала мы пользуемся общепринятой не дробной системой, при которой широконосых обезьян подразделяют на три семейства: капуциновые, саковые и коатовые (Kay, 2015; Schneider, Sampaio, 2015).

Хотя основным объектом нашего исследования были широконосые обезьяны, мы много внимания в работе уделяем другим представителям приматов, поскольку без такого сравнения считаем невозможным выявить и описать не только специфику широконосых, но и полноценно проанализировать пути эволюции кисти в пределах этой группы.

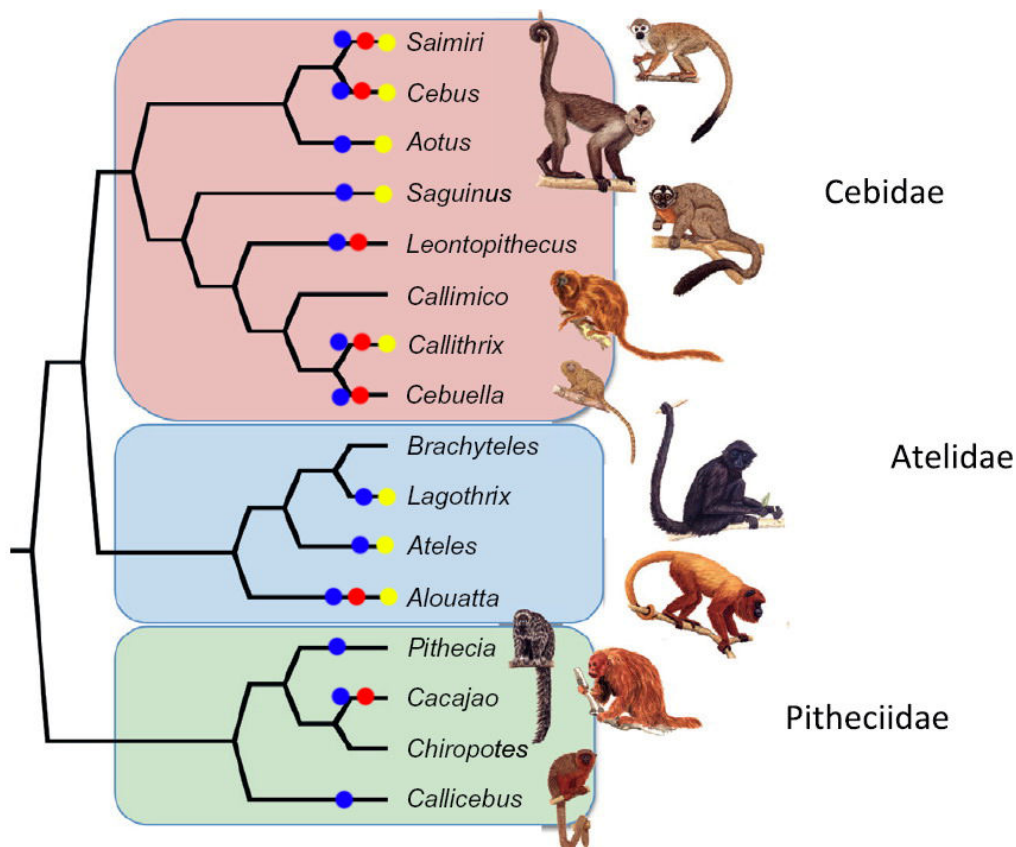


Рисунок 1. Кладограмма рецентных видов широконосых обезьян, построенная по молекулярным данным (Кау, 2015). Желтыми точками отмечены роды, по которым изучался костный материал, красными – мускулатура, синими – кожные покровы.

Видеоанализ

Нами был собран обширный видео- и фотоматериал по локомоторной активности и способам захвата объектов ряда видов приматов. Съёмки были выполнены в Московском зоопарке, зоопарке г. Ростов на Дону, Сингапурском зоопарке, зоопарке г. Букитинги (Индонезия), зоопарке г. Баньос (Эквадор) и в Парке птиц "Воробьи" Московской области. По нашей просьбе также был собран фото- и видеоматериал нашей коллегой, сотрудницей МГУ Каплун Е.В. в зоопарке г. Прага, и сотрудником Московского зоопарка Карповым Николаем в зоопарках Ахен (Германия), Амстердам, Апельдорн, Керкраде (Нидерланды) и Антверпен (Бельгия).

Нами проведены личные наблюдения и сбор фото- и видеоматериала в природе для следующих видов: лангуруы (о. Суматра), яванские и

свинохвостые макаки, белорукий гиббон (Таиланд, Камбоджа), шерстистые обезьяны, саймири, прыгуны, ревуны и саки (Эквадор, Южная Америка). Всего охвачено около 20 видов приматов. Кроме того, собрана фотобаза захватов передней конечностью различных опор и пищевых объектов в открытых источниках. По результатам составлена сравнительная таблица захватов для исследуемых видов широконосовых обезьян.

Для описания способов захвата мы пользовались понятиями из различных разработанных классификаций (Napier, 1956; Bishop, 1962; Frugaszy, 2016). Здесь мы приводим обобщенный вариант классификации в том виде, в котором мы использовали ее при анализе материала.

В захвате опоры или объекта манипулирования важно различать две стадии: "подготовительный жест" и "собственно захват".

1. **Подготовительный жест** преимущественно зависит от особенностей строения кисти и поэтому особенно интересен нам в связи с функциональным анализом мышц, отдельно управляющих пальцами. В свою очередь, подготовительный жест следует подразделять на:
 - 1.1. **"тонко-контрольный"** – независимая "подстройка" нужных для захвата пальцев;
 - 1.2. **"обще-контрольный"** – все пальцы разгибаются совместно.
2. **Собственно захват** во многом определяется свойствами захватываемого объекта, и, после формирования нужной формы кисти, осуществляется глубоким сгибанием пальцев. Его тоже следует разделять на две подгруппы:
 - 2.1. **"Силовой захват"** самый типичный для приматов, когда объект прижимается пальцами к ладони.
 - 2.2. **"Точный захват"** осуществляется путем зажимания объекта тем или иным способом между пальцами:

2.2.1. между пальцевыми подушечками и основаниями пальцев (что обезьянам, в силу особенностей анатомии кисти, удастся лучше, чем человеку);

2.2.2. между боковыми поверхностями пальцев (наподобие пинцета), чаще всего для этого используются I и II пальцы, но также и II и III;

2.2.3. захват с противопоставлением большого пальца – это самый важный в эволюции приматов способ захвата, поэтому его еще более тщательно рассматривают и подразделяют на подтипы:

а) противопоставление большого пальца другому пальцу, или всем пальцам (подушечка к подушечке), Napier (1956) предложил называть его *pad-to-pad*;

б) характерная разновидность точного захвата у приматов, так называемый *pad-to-side* захват (Napier (1956), когда предмет прижимается подушечкой большого пальца к боковой поверхности указательного пальца. Этот захват гораздо чаще используется приматами.

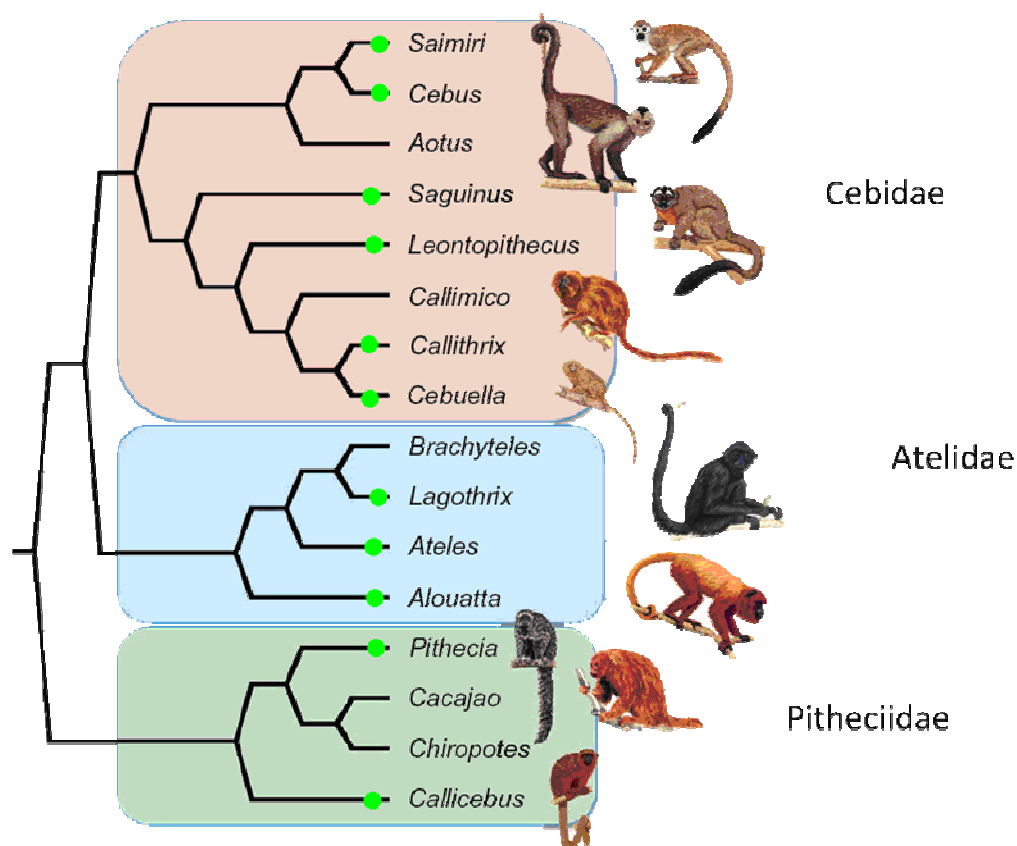


Рисунок 2. Кладограмма рецентных видов широконосых обезьян, построенная по молекулярным данным (Кау, 2015). Зелеными точками отмечены роды, по которым мы собрали различный фото- и видеоматериал.

Сгибательные складки на ладони

В начале нашей работы мы выдвинули предположение, что огромное разнообразие способов захвата приматов не могло не отразиться на внешней морфологии передней конечности. Лишенная волосяного покрова часть ладони у обезьян, как и у человека, покрыта сгибательными и папиллярными (тактильными) линиями. Антропологов, хирургов, криминалистов и других специалистов, использующих в своей работе дерматоглифику, обычно интересуют только папиллярные узоры на подушечках пальцев и ладони. Сгибательные линии (flexion creases), по большей части, остаются лишь в сфере интересов хиромантов. Вместе с тем мы считаем, что сгибательные линии отражают функциональную специфику ладони не меньше, а иногда и больше, чем остальные ее характеристики, такие как общие пропорции, ладонные подушечки, папиллярные узоры, ногти/когти. Поэтому мы решили

восполнить пробел в изучении сгибабельных линий приматов и выяснить их связь с локомоторной и манипуляторной специализацией.

В качестве источника материала для анализа сгибабельных линий мы использовали фотографии, которые были сделаны нами с влажных препаратов, и фотографии с живых особей в зоопарках. Кроме того, была использована подборка фотографий ладони обезьян из различных открытых источников. Всего сгибабельные линии были исследованы у 13 видов широконосых обезьян и 14 видов приматов, относящихся к другим группам.

Множество второстепенных линий на ладони, которые видны на препаратах и фотографиях, рассеивают внимание и мешают сравнивать рисунок основных линий между разными объектами. Поэтому со всех фотографий мы сделали рисунки, на которых отразили основные сгибабельные линии. Мы описывали и зарисовывали только наиболее четкие, глубокие сгибабельные складки ладони, опуская более мелкие складочки.

Такой метод применяют и на человеке (Park, 2010), у которого на основании морфологического различия линии относят к одному из двух "сортов": главные и второстепенные. Также они известны как первичные и вторичные, поскольку степень их морфологического развития, как выяснено, коррелирует со временем закладки в эмбриогенезе. На примере человека показано, что наиболее глубокие, четкие и постоянные линии в эмбриогенезе закладываются первыми, еще до начала спонтанных движений кисти, а менее глубокие, нечеткие и переменные закладываются позднее или даже формируются уже после рождения. Хотя для обезьян неизвестны сроки закладки различных линий, мы посчитали, что критерии развитости здесь применимы, и ориентировались при выделении главных линий на их глубину и четкость.

Нами были рассмотрены представители разных групп приматов, включая полуобезьян и человека. Однако основное внимание мы уделили широконосым обезьянам, как основным объектам исследования.

Номенклатура сгибательных линий

Названия сгибательным линиям человека давались неоднократно специалистами в разных областях науки, поэтому существуют синонимичные названия одной и той же линии, отражающие топографию, связь со сгибаемыми пальцами или образные, заимствованные из хиромантии. В таблице 1 приводится различная номенклатура сгибательных линий, наиболее часто встречающихся у человека.

Топографические	Медицинские	Хиромантические	Используемые
запястные	<i>plicae flexoriae carpales</i>	браслеты	запястные
гипотенарная или поперечная гипотенарная	<i>sulcus transversa hypothenaris</i>	линия путешествий или чувственности	гипотенарная
тенарная или радиальная продольная	<i>plica flexoria pollicis</i>	линия жизни	тенарная или складка большого пальца
проксимальная поперечная	<i>plica flexoria transversa proximalis</i>	линия головы	показательная ¹
единая поперечная (дистальная + проксимальная)	"simian line"	обезьянья линия	четырепальцевая ²
дистальная поперечная	<i>plica flexoria transversa distalis</i>	линия сердца	трехпальцевая
срединная продольная или ульнарная продольная	<i>sulcus longitudinalis medianus</i>	линия судьбы	продольная
пястно-фаланговые	<i>plicae flexoriae metacarpo-phalangeales</i>	базальные кольца	пястно-фаланговые
межфаланговые или поперечные пальцев	<i>sulci interphalangei proximales et distales primi et secundi</i>	пальцевые кольца	межфаланговые

Таблица 1. Синонимика наиболее часто встречающихся сгибательных линий человека по работам Kachlik et al., 2015; Park, 2010; Вильямовская, 1955; Данилова, 1979.

В качестве рабочих названий мы выбрали наиболее ёмкие, и в тоже время позволяющие быстро сориентироваться и безошибочно найти описываемую линию на ладони, пользуясь исключительно ее названием.

¹ Это название мы вводим впервые. У обезьян эта линия отсутствует. Ее существующие названия, разработанные для человека, вносили путаницу при обсуждении линий, имеющихся у обезьян. Чтобы сохранить ясность, мы предлагаем название, которое отражает топографию линии, но не создает никаких ложных намеков на преемственность с другими линиями.

² Для описания обезьян нам в дальнейшем еще потребуется термин "пятипальцевая линия".

При описании топографии линий мы вынуждены отступить от принятых в морфологии правил, и будем придерживаться следующей логики: началом линии будем считать не преаксиальный край или центр ладони, а ту часть, где линия всегда четко видна; окончанием, соответственно, мы будем считать противоположный конец, который может быть нечетким или разветвленным.

Для анализа мы выбрали пять сгибательных линий. Из них 3 у человека считаются главными, одна – второстепенной, а одна встречается как аномалия, но в случае наличия считается главной. Главные: тенарная, подуказательная и трехпальцевая; второстепенная – продольная; аномальная (главная) – четырехпальцевая (Рисунок 3).

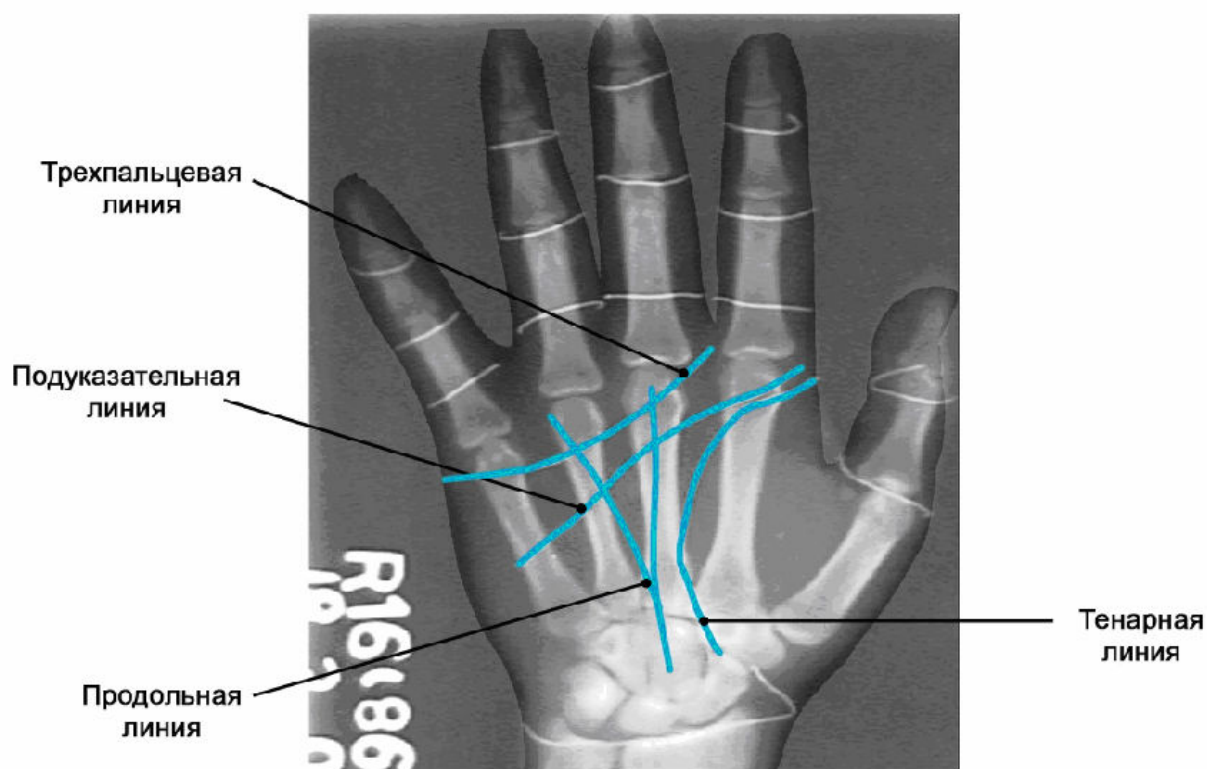


Рисунок 3. Расположение исследуемых сгибательных линий на кисти человека (по рентгеновскому снимку кисти человека, Chauhan (2011)).

Исследование мускулатуры

Виды, выбранные для анализа

При исследовании мускулатуры, поскольку это самая трудоемкая часть работы, мы сосредоточились на препарировании именно широконосовых обезьян. Хотя по литературным данным мы сравнивали их строение со всеми представителями приматов. Самостоятельно, помимо препаровки широконосовых, мы изучили только один вид узконосовых обезьян – зеленую мартышку. Выбор пал на зеленую мартышку в связи с хорошей изученностью биологии этого вида (что позволяет делать обоснованные предположения о ее локомоции и манипуляторных способностях), доступностью материала; и, что наиболее важно, по классификации локомоторной активности зеленую мартышку относят к "универсалам" (видам, ведущим древесный-наземный образ жизни, и наименее специализированным к какому-то конкретному способу локомоции). Таким образом, мы рассчитывали увидеть в зеленой мартышке репрезентативного представителя специфики узконосовых обезьян, а не проявление конкретной локомоторной специализации. Помимо собственных результатов, при описании мускулатуры мы постарались обобщить максимальное количество литературных данных, чтобы дать возможно полные описания разнообразия в строении мышц у представителей отряда приматов.

Материал для описания мускулатуры (фиксированный в формалине и спирту) был предоставлен кафедрой Зоологии Позвоночных и Зоологическим музеем МГУ им. М.В.Ломоносова и Зоологическим Институтом РАН Санкт-Петербурга. Мы провели препаровку передних конечностей всех широконосовых обезьян, имеющих в коллекции (за исключением экземпляров на самых ранних стадиях эмбриогенеза) и одного представителя узконосовых, всего 11 экземпляров, относящихся к 10 видам:

Platyrrhini

Сем. Cebidae: обыкновенная игрунка *Callithrix jacchus* (1, ad), черноухая игрунка *Callithrix penicillata* (1, ad), карликовая игрунка *Cebuella pygmaea* (1, ad) и львиная игрунка *Leontopithecus rosalia* (1, ad); буроголовый капуцин *Sapajus apella* (1, ad), обыкновенный капуцин *Cebus capucinus* (1, ad), беличий саймири *Saimiri sciureus* (1 juv., 1 ad);

Сем. Atelidae: рыжий ревуна *Alouatta seniculus* (1, новорожденный)

Сем. Pitheciidae: лысый уакари *Cacajao calvus* (1, новорожденный)

Catarrhini

Сем. Cercopithecidae: зеленая мартышка *Chlorocebus sabaeus* (1 juv)

Препаровка выполнена с использованием стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi SV 11. Все стадии препаровки были сняты на цифровую фотокамеру Canon PC1562. Для каждого вида составлено подробное описание топографии мышц, включая расположение волокон и сухожилий, и детальные анатомические рисунки. На основе готовых фотографий и рисунков были сделаны схематические изображения мышц, позволяющие упорядочить их расположение и роль в управлении элементами кисти.

Список исследованных мышц

Мышцы, задействованные в движениях кисти, расположены как на самой кисти, так и на предплечье, поэтому мы провели препаровку всех мышц, расположенных в этой части передних конечностей, начиная от локтевого сустава (всего 30 мускулов, не учитывая, что червеобразные и межкостные мышцы кисти представлены несколькими самостоятельными короткими мышцами).

m. epitrochleoanconeus lateralis
m. brachioradialis

*m. brachioradialis accessorius (m. contrahens cubiti)*³
m. extensor carpi radialis longus
m. extensor carpi radialis brevis
m. extensor digitorum communis
m. extensor digitorum lateralis
m. extensor carpi ulnaris
m. supinator
m. abductor pollicis longus
m. extensor pollicis longus
m. extensor digiti secundi
m. epitrochleoanconeus medialis
m. flexor carpi ulnaris
m. palmaris longus
m. flexor carpi radialis
m. pronator teres
m. flexor digitorum superficialis
m. flexor digitorum profundus
m. pronator quadratus
m. palmaris brevis
m. abductor digiti minimi
m. flexor digiti minimi brevis
m. abductor pollicis brevis
mm. lumbricales
m. flexor pollicis brevis
m. adductor pollicis
m. opponens pollicis brevis
m. opponens digiti minimi
mm. contrahentes
mm. interossei palmares
mm. interossei dorsales

Подробное описание перечисленных выше мышц (топография, морфология и функция) для всех исследованных нами видов приведено в главе "Результаты". Рисунки всех стадий препаровки даны в Приложении 1.

Графический метод анализа ветвления сухожилий

Традиционные методы описания сравнительно-анатомического материала, безусловно, самые информативные и полные. Однако для межвидового сравнительного анализа отдельных мышц такой материал

³ Добавочная anomальная мышца, обнаруженная нами у ревуна, и у других, исследованных нами обезьян, как и у других видов млекопитающих, не встречающаяся (см. гл. Обсуждение).

зачастую оказывается избыточен, поскольку затрудняет сравнение и обобщение.

Однако вариативность крепления сухожилий длинных мышц, управляющих кистью – один из ключевых источников разнообразия в строении мускулатуры.

Для графической характеристики вариантов прикрепления конечных сухожилий мы разработали метод "табличного сравнения" (Рисунок 4). Исследуемые мышцы расположили в отдельных строках таблицы. Столбцов в таблице пять – по числу пальцев, считая слева направо: I-II-III-IV-V. Закрашенные ячейки обозначают прикрепление сухожилия к соответствующему пальцу, если к какому-то пальцу прикрепляется два или больше сухожилий, в ячейку вписывается соответствующая цифра (Новикова, 2014).

	I	II	III	IV	V
<i>m. extensor digitorum communis</i>					
<i>m. extensor pollicis longus</i>					
<i>m. extensor digiti secundi</i>					
<i>m. extensor digitorum lateralis</i>					

Рисунок 4. Пример таблицы для графического отображения прикрепления сухожилий мышц разгибателей, на примере строения ревуна (*Alouatta*).

Морфометрический анализ скелета

Виды, выбранные для анализа

Для морфометрического анализа скелета был выбран максимально широкий, с учетом доступного материала, спектр видов, отличающихся различными способами передвижения и захвата. Для проведения статистического анализа, кроме широконосых обезьян, мы измеряли скелет передних конечностей полуобезьян, узконосых обезьян, а также тупай. Это было необходимо для того, чтобы выявить в строении скелета общую специфику широконосых обезьян на фоне различных групп приматов, а затем уже проанализировать разнообразие собственно широконосых.

Для того чтобы охватить все разнообразие локомоторных специализаций исследуемых видов (а без этого мы не могли бы говорить о характеристиках групп в целом), мы классифицировали исследуемые объекты в соответствии с предпочитаемыми ими типами локомоции. Тип локомоции определяли с использованием классификации, предложенной предшественниками (Боруцкая, 1996; *Ankel-Simmons*, 2007). Универсальный тип локомоции подразумевает примерно равное использование древолазания и четвероногого хождения по земле. Брахиация – перебрасывание с ветки на ветку исключительно с помощью передних конечностей, и полубрахиация – это медленная брахиация с использованием цепкого хвоста.

Материал для проведения остеологических измерений был предоставлен кафедрой Антропологии, Зоологическим музеем и музеем антропологии МГУ им. М.В.Ломоносова, Государственным Дарвиновским Музеем и Зоологическим Институтом РАН Санкт-Петербурга.

Число экземп ляров	Вид	Номер	Источник материала	Тип локомоции
2	<i>Tupaia</i>	S-113113, s-169721	ЗММУ	универсальная
Полубезьяны – 6 родов (11 экз.)				
2	<i>Lemur catta</i>	4113, б/н	ГДМ, КА	универсальная
1	<i>Lemur sp.</i>	189/1	НИИМА	универсальная
1	<i>Propithecus verreauxi</i>	4116	ГДМ	прыжковая
1	<i>Propithecus sp.</i>	179/1	НИИМА	прыжковая
3	<i>Nycticebus sp.</i>	s-150398, П/62, 26559	ЗММУ, НИИМА, ЗИН	древолазанье
1	<i>Loris tardigradus</i>	s-164725	ЗММУ	древолазанье
1	<i>Daubentonia madagascariensis</i>	21816	ЗИН	древолазанье
1	<i>Tarsius</i>	557	ГДМ	прыжковая
Широконосые – 9 родов (24 экз.)				
1	<i>Saguinus mystax</i>	s-158578	ЗММУ	древолазанье
2	<i>Callithrix jacchus</i>	4112, 27302	ГДМ, ЗИН	древолазанье
3	<i>Callithrix sp.</i>	184/1, 27301, 27325	НИИМА, ЗИН	древолазанье
1	<i>Aotus</i>	S-135739	ЗММУ	древолазанье
2	<i>Cebus capucinus</i>	б/н, П/63	Каф, НИИМА	древолазанье
2	<i>Cebus sp.</i>	190/1 191/2	НИИМА	древолазанье
2	<i>Aloatta sp.</i>	S-102041, 180/3	ЗММУ,	полубрахиация

			НИИМА	
2	<i>Lagothrix lagotricha</i>	s-78477, s-78476	ЗММУ	полубрахиация
1	<i>Lagothrix sp.</i>	193/1	НИИМА	полубрахиация
1	<i>Brachyteles sp.</i>	191/1	НИИМА	полубрахиация
2	<i>Ateles sp.</i>	4110, 184/3	ГДМ, НИИМА	полубрахиация
1	<i>Ateles coita</i>	32	ЗИН	полубрахиация
1	<i>Ateles eviv</i>	3854	ЗИН	полубрахиация
1	<i>Ateles paniscus</i>	22405	ЗИН	полубрахиация
2	<i>Saimiri sciureus</i>	27304, 33111	ЗИН	древолазанье
Узконосые – 10 родов (73 экз.)				
11	<i>Macaca mulatta</i>	S-4492, КП ОФ 1114, 188/1, 189/4, 181/6, 183/3, 181/4, 1 (б/н), 2 (б/н), 3 (б/н), 4 (б/н)	ЗММУ, ГДМ, НИИМА, КА	универсальная
2	<i>Macaca nemestrina</i>	179/2 181/5	НИИМА	универсальная
1	<i>Macaca sp.</i>	186/2	НИИМА	универсальная
1	<i>Lophocebus aterrimus</i>	II/123	НИИМА	
1	<i>Lophocebus</i>	191/3	НИИМА	универсальная
1	<i>Cercopithecus mona</i>	S-105150	ЗММУ	универсальная
40	<i>Chlorocebus sabaeus</i>	8 (б/н), 613, 653, 1018, 1074, 1098, 1151, 1174, 1175, 1189, 1181, 1204, 1218, 1219, 1228, 1252, 1350, 1391, 1445, 1453, 1463, 1531, 1537, 1594, 1613, 1631, 1742, 1817, 1843, 1895, 2068, 60 (2); 198/1	КА, НИИМА	универсальная
1	<i>Semnopithecus entellus</i>	179/3	НИИМА	наземная четвероногая
1	<i>Pygathrix nigripes</i>	184/5	НИИМА	древолазанье
3	<i>Theropithecus gelada</i>	S-80331, S-80324; 195/1	ЗММУ, НИИМА	наземная четвероногая
4	<i>Mandrillus sphinx</i>	КА39; 1667; 80/6, 180/5	КА, ЗММУ, НИИМА	наземная четвероногая
1	<i>Papio hamadryas</i>	б/н	КА	наземная четвероногая
8	<i>Papio sp.</i>	КП ОФ 1666; 81/3, 190/2, 212/1, 180/10, 180/9, 180/8, 182/3	ГДМ, НИИМА	наземная четвероногая
Человекообразные – 5 родов (32 экз.)				
2	<i>Hylobates lar</i>	179/5, S-102003	НИИМА, ЗММУ	брахиация
3	<i>Hylobates sp.</i>	1672; 179/4; КП	ЗММУ,	брахиация

		ОФ 1674	НИИМА, ГДМ	
14	<i>Pan sp.</i>	б/н, S-85946; 1668; КП ОФ 4107, КП ОФ 4108, КП ОФ 1670, КП ОФ 1406; 195/5, 179/10, 211/1 191/4, 195/4, II/424, II/482	Каф, ЗММУ, ГДМ, НИИМА	хождение на кулаках по земле
5	<i>Gorilla sp.</i>	КП ОФ 1660, КП ОФ 1673, КП ОФ 1656; КП ОФ 1669; А III/1	ГДМ, ЗММУ, НИИМА	хождение на кулаках по земле
6	<i>Pongo sp.</i>	S-88000; 195/2, 195/3, 178/1; КП ОФ 1664, КП ОФ 1662	Каф, НИИМА, ГДМ	медленная брахиация
2	<i>Homo sapiens</i>	КП ОФ 7749, КП ОФ 7713/7	ГДМ	прямохождение

Таблица 2. Список видов, использованных для измерения, с указанием источника материала и двигательной специализации

ЗММУ – Зоологический музей МГУ им. Ломоносова, ЗИН – Зоологический институт РАН, ГДМ – Дарвиновский музей, НИИМА – Музей антропологии, КА – Кафедра антропологии Биологического факультета МГУ.

Измерение длинных костей передних конечностей приматов

Всего было измерено 140 экземпляров, относящихся к 31 роду, в том числе 24 экземпляра широконосых обезьян, относящихся к 9 родам. Мы указываем число родов, а не видов, не только потому, что в большинстве случаев остеологический материал не имеет надежного видового определения, но и потому, что различиями в ладонных линиях, мускулатуре и способах захвата должна выявляться скорее родовая специфика, чем видовая. Поэтому и анализ длин костей мы проводили на двух уровнях – экземпляров и родов, но не видов. Использован материал из сухих остеологических коллекций Зоологического музея МГУ, Музея антропологии МГУ, Кафедры антропологии МГУ, Дарвиновского музея и Зоологического института РАН. Кроме того, после препаровки мускулатуры был измерен скелет *Leontopithecus rosalia*.

Остеологический материал по приматам, хранящийся в музеях, часто неполон. Посткраниальный скелет не всегда имеет хорошую сохранность для точных измерений всех нужных параметров. Многие мелкие кости бывают утеряны или частично разрушены – особенно мелкие косточки кисти. И совсем редко в музейных коллекциях евразийского континента можно обнаружить целый посткраниальный скелет широконосых обезьян. Поэтому полученные нами данные весьма неравномерны. По некоторым видам удалось собрать материал очень обильный (низшие узконосые), в то время как по другим – лишь единичные экземпляры; с одних не удастся взять одни промеры, с других – другие. Тем не менее, мы использовали весь доступный материал (за исключением нескольких скелетов отчетливо ювенильных особей – в музейных этикетках возраст часто не указан) и включили в таблицу измерений (см. Приложение 2) все надежные промеры длин костей, которые удалось взять.

Основная задача остеологического анализа в нашей работе состояла в том, чтобы изучить количественные соотношения длин плеча, предплечья, ладони и пальцев руки широконосых обезьян в сравнении с узконосыми (включая человека), полуобезьянами и тупайей (как моделью телосложения предка приматов). Это важный источник сведений, но в рамках наших общих целей и задач – лишь вспомогательный по отношению к миологии и изучению рельефа ладони.

Промеры проводили штангенциркулем. Мы использовали только самый главный промер, простой, удобный и надежный – наибольшую длину длинных костей. Он был взят для следующих элементов: плеча, обеих костей предплечья, пястных костей и фаланг I и III пальцев – в общей сложности 10 параметров.

Вопреки общепринятой у антропологов традиции, мы по возможности проводили измерения скелета не только левой, но и правой конечности. Посредством предварительного анализа полученных данных мы убедились, что коэффициент вариации скелетных промеров правой и левой стороны у

каждой особи не превышает 10%, т.е. конечности у приматов не имеют значимых для решения наших задач асимметрических различий (Таблица 2). Благодаря этому мы смогли увеличить выборку – использовать те коллекционные экземпляры, у которых сохранилась только одна конечность или от одной руки одни кости, а от другой – другие. При наличии соответствующих костей от обеих рук использовалось среднее значение. Кроме того, сравнение числовых значений по правой и левой сторонам одной и той же особи помогло нам проконтролировать "чистоту" первичных данных и выбраковать случайные ошибки, допущенные при измерениях. Предварительный анализ данных также включал поиск отклоняющихся значений (выбросов) для их удаления. Эти вычисления выполняли в среде R (R Core Team, 2016).

Индекс	Объем данных (кол-во пар)	Средняя разность, % от правого среднего	р-значение теста Стьюдента
M/H+R	10	0.26	0.565
M/H	11	0.27	0.727
M/R	11	0.38	0.558
M/d Mt (I-V)	3	1.92	0.634
MtIII+DIII/H+R	17	0.60	0.207
MtIII+DIII/H	18	0.61	0.199
MtIII+DIII/R	19	0.60	0.231

Таблица 2. Статистическая значимость различий индексов для правой и левой стороны. Если p больше 0.05 – различия незначимы. Видно, что правая и левая стороны не имеют значимых отличий и могут быть использованы в дальнейших исследованиях. *M* – длина кисти (*carpus*+*MtIII*+*DIII*), *Mt* – длина метакарпалии, *D* – суммарная длина фаланг соответствующего пальца, *H* – длина плечевой кости, *R* – длина лучевой кости.

Мы использовали три типа отношений: (1) отношения длин разных костей свободной передней конечности к длине лучевой, (2) отношения длин разных костей кисти к длине III-й пястной и (3) отношения длин сегментов I пальца (включая пястный) к их сумме. Этот выбор индексов объясняется общей функциональной подоплекой нашего исследования. Основная масса мускулатуры кисти заключена в предплечье, поэтому длина этого отдела служит удобным остеологическим мерилем степени развития хватательной функции. Длина лучевой кости представляется более подходящей в этом

смысле, чем длина локтевой, потому что последняя включает длину локтевого отростка, не связанного непосредственной функциональной связью с работой кисти. На этом основании мы относили к длине лучевой кости как более проксимальный отдел (плечевую кость), так и более дистальные (пясть и пальцы). Отношение локтевой кости к лучевой использовалось в качестве контроля, поскольку заведомо ясно, что их длины должны быть практически равны, с поправкой на длину олекранона.

Второй тип использованных индексов, еще более важный с точки зрения изучения морфологической основы хватательной функции – это размерные соотношения частей кисти между собой. В первую очередь нас интересуют пропорции ладони и пальцев. Длину третьей пястной кости можно считать достаточно адекватным мерилom длины ладони, даже если четвертая чуть длиннее ⁴. Для характеристики длины ладони лучше было бы прибавить к третьей пястной кости длину запястья, но ее адекватное измерение в большинстве случаев невозможно.

К длине ладони, измеряемой длиной третьей метакарпалии, мы относили длины фаланг третьего пальца, а также длины фаланг и пястного элемента большого пальца. В дополнение к этому три сегмента большого пальца были отнесены к их сумме, чтобы контрастировать размерные соотношения внутри большого пальца.

Порядок обработки материала был следующим:

1. Если имелась только левая или правая кость, в таблицу исходных данных вносилось значение ее максимальной длины, а если присутствовали обе – их среднее арифметическое.
2. Проводился по-экземплярный анализ соотношений длин сегментов конечности с длиной лучевой кости, длин частей I и III пальцев с длиной III пястной кости и длин частей I пальца с его суммарной длиной.

⁴ III палец обычно образует "вершину" кисти. Однако следует отметить, что у большинства полуобезьян и нередко у широконосых обезьян наиболее длинным пальцем является не III, а IV палец, т.е. их пальцы соотносятся следующим образом: $IV \geq III > II > V > I$ (Midlo, 1934, Boyer et al., 2013).

3. Значения исходных параметров для каждого экземпляра, полученных согласно пункту (1), усреднялись для каждого рода изученных приматов и проводился по-родовой анализ (аналогично пункту 2).
4. Применено два способа представления соотношений параметров: (а) индексы – например, отношение длины плечевой кости к лучевой; (б) зависимости – например, длина лучевой кости используется как аргумент, а длина плечевой – как его функция, предположительно линейная, с пересечением осей в точке (0,0).

Характеристика объектов исследования

Все широконосые обезьяны ведут преимущественно древесный образ жизни, и лишь некоторые из них спускаются на землю в поисках пищи. Поэтому всех представителей этого инфраотряда можно отнести к локомоторной группе "древозаходящие" по классификации Боруцкой (1996), *Ankel-Simmons* (2007) (Таблица 2). Многообразие захватов у американских обезьян является результатом длительной адаптивной радиации, связанной с освоением древесных ниш (Хрисанфова, Перевозчиков, 2005). В свою очередь, их почти исключительно древесный образ жизни связан с единообразием условий обитания – гилея (сезонно затопляемый тропический лес), часто с болотистыми почвами, что препятствует облигатно наземному образу жизни (Hill, 1960). Древесная локомоторная среда способствовала выработке целого комплекса приспособлений, способствующих быстрому и безопасному передвижению по деревьям, в частности, широконосые обезьяны – единственные в отряде приматов обладатели цепкого хвоста, который используют в качестве "пятой конечности": *Cebus*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Brachyteles*, *Ateles*. У представителей родов, не имеющих хватательного хвоста, за исключением уакари, хвост имеет большие пропорции в сравнении с телом, и используется как балансир. Всем цепкохвостым, за исключением капуцинов присуща тактильная функция

хвоста: нижняя поверхность оголена и имеет чувствительные кожные структуры – папиллярные линии (Hill, 1960, Фридман, 2009).

Игрунки, или мармозетки, самые мелкие представители широконосовых обезьян, имеют размеры тела от 11 см (карликовая игрунка) до 30 см (львиная игрунка). Как и все представители инфраотряда, игрунки ведут преимущественно древесный образ жизни, встречаются на всех ярусах деревьев, и даже спускаются и на землю (Фридман, 2009). Игрунки всеядны, способны легко изменять свою диету (Hershkovitz, 1977), в их рацион могут входить в равных пропорциях насекомые, фрукты и соки деревьев, бутоны, почки, листья, мягкие семена, яйца птиц, мелкие животные (Beattie, 1927; Hershkovitz, 1977; Фридман, 2009). По вертикальным стволам игрунки перемещаются, используя видоизмененные когтевидные ногти, которые мы для простоты в дальнейшем будем называть просто когтями (имея в виду, что это вторичное преобразование ногтевой пластинки). Hershkovitz (1977) считает, что по основному типу локомоции игрунки напоминают белок, и называет такой способ передвижения "springers". Карликовых игрунок он сравнивает по типу локомоции с мышами, и как более специализированных к передвижению по стволам деревьев, относит их к локомоторной группе vertical clinging and leaping (Hershkovitz, 1977). Большой палец игрунок расположен практически в одном ряду с остальными пальцами.

В подсемейство капуциновых входят: собственно капуцины – обезьяны средних размеров, длина их тела без хвоста 33 – 45 (57) см; саймири – гораздо меньшего размера – 28-37 см, а также тити (прыгуны) и ночные обезьяны (единственная ночная обезьяна). Обитают они преимущественно в нижнем ярусе до 10 м, часто спускаются на землю в поисках пищи. Как и большинство представителей широконосовых, часто передвигаются в поисках пищи вместе с представителями других видов. Большинство капуциновых являются по большей части вегетарианцами: едят фрукты, молодые побеги и листья, но иногда едят также насекомых и даже могут хищничать. Самые мелкие представители подсемейства (*Saimiri*, *Callicebus*, *Aotes*), подобно

игрункам, гораздо чаще включают в свой рацион животный белок: насекомых, пауков, ящериц, птичьи яйца (Hill, 1960). В отличие от других широконосых, капуцины способны противопоставлять большой палец остальным. Основным способом локомоции считается четвероногий бег и хождение по ветвям и по земле, прыжки (leapers and graspers); лазанье (climbers) (Hershkovitz, 1977).

Третье подсемейство включает в себя самых крупных (длина тела без хвоста в среднем около 50–60 см) и колоритных представителей широконосых обезьян: ревуны, уакари, саки, паукообразные обезьяны, шерстистые (многие из них получили свои научные названия "из сонма представителей нечистой силы" за "устрашающий" внешний вид (Фридман, 2009)). Практически все представители этого подсемейства имеют цепкий хвост, часто при кормлении подвешиваются либо только на хвосте, либо придерживаются еще и задними лапами. Представители отряда обитают в тропической зоне от Мексики до Аргентины, с различными по экологии лесами. В основном держатся в кронах деревьев, занимая в сезон дождей верхний ярус; некоторые в засушливый период спускаются на землю в поисках упавших семян (например, уакари). Преимущественно являются вегетарианцами; ревуны собирают плоды, насекомых, зелень, цветы, семена, корневища, улиток, пауков, мелких позвоночных. Уакари часто используют в пищу незрелые плоды и молодые листья (до 40%), поэтому для нейтрализации содержащихся в них токсинов чаще других обезьян поедают землю. При передвижении по стволам уакари, ревуны и другие пятипалые представители этого подотряда разводят широко в стороны II и III пальцы, и охватывают ветку, ставя два медиальных пальца с одной стороны, а три латеральных, с другой, что получило название "схизодактилия". Кроме того, многие представители сем. коатовые используют для передвижения полубрахацию (перебрасывание на передних конечностях): *Lagothrix*, *Ateles*, *Brachyteles*, при этом у наиболее специализированных в этом типе локомоции обезьян произошла редукция большого пальца (*Ateles*). *Lagothrix* больше

использует лазанье, чем брахиацию и прыжки, в сравнении с *Ateles* и *Brachyteles*, а уакари, напротив, чаще использует прыжки (Hershkovitz, 1977).

Зеленые мартышки относятся к инфраотряду узконосых обезьян, обитают в Африке, от южных пределов Сахары до самого юга континента (если рассматривать ареал всех подвигов вместе). Живут в лесах, вблизи открытых ландшафтов, и, таким образом, могут рассматриваться как промежуточная форма между строго лесными (древесными) приматами и наземными. Благодаря этому их передние конечности не несут следов серьезной специализации, и их способ передвижения можно отнести к "универсальному" типу локомоции (Боруцкая, 1996).

В разделе "Морфометрический анализ скелета" мы приводим краткую классификацию исследуемых обезьян по предпочитаемым способам передвижения, поскольку в дальнейшем эта информация использовалась в обсуждении механизмов захватов. Здесь считаем уместным привести и краткую информацию о возможном выделении групп широконосых обезьян на основании предпочтения пищевых объектов.

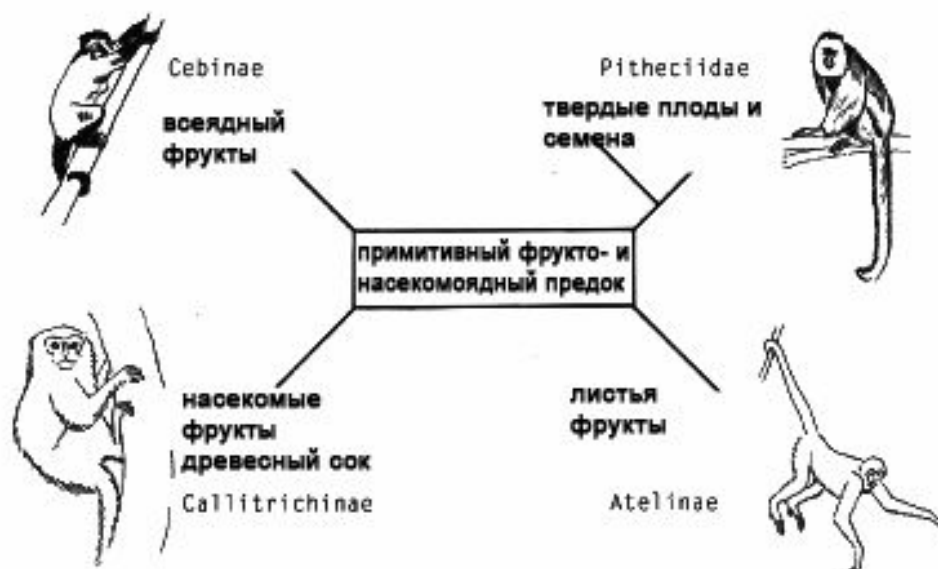


Рисунок 4. Модифицированная экофилогенетическая модель из работы Rosenberg (2011), иллюстрирующая пищевые специализации современных широконосых обезьян.

Специального внимания этому вопросу в настоящей работе мы не уделили, сконцентрировав наше внимание на локомоторных особенностях.

Однако в дальнейшем мы считаем перспективным рассматривать способы кормодобывания как еще один параметр в эволюции хватательной функции приматов. В настоящей работе мы рассматриваем этот вопрос только применительно к львиной игрунке (смотри главу 2.3).

Для наглядности некоторые описательные признаки объектов и другую информацию, которую мы считаем наиболее интересной и важной для решения поставленных задач, мы вынесли в таблицу 3.

Вид	Карликовая игрунка	Игрунка обыкновенная	Игрунка черноухая	Львиная игрунка	Саймири беличий	Капуцин белоплечий	Ревун рыжий	Уакари лысый	Мартышка зеленая
Масса, кг. ♀ \ ♂	0.11/0.15	0.24/0.26	0.30/0.45	0.5/0.6	0.65-1.25/ 0.55-1.15	3.9	4.2 -7/ 5.4 - 9	2.9/3.5	3.5/5
Внешний вид									
Длина тела без хвоста	■ 11 – 15 см	■ 15 – 20 см	■ 18 – 30 см	■ 20 – 34 см	■ 28 – 37 см	■ 33 – 45 см	■ 49 – 60 см	■ 54 – 57 см	■ 57 – 71 см
Основной тип локомоции	Четвероногое бегание и хождение по ветвям clinging to the bark; springers (Hershkovitz, 1977)	Четвероногое бегание и хождение по ветвям; clinging to the bark	Четвероногое бегание и хождение по ветвям; clinging to the bark	Четвероногое бегание и хождение по ветвям; clinging to the bark	Четвероногое бегание и хождение по ветвям; leapers and graspers; climbers (Hershkovitz, 1977)	Четвероногое бегание и хождение по ветвям и по земле; leapers and graspers; climbers (Hershkovitz, 1977)	Четвероногое хождение по ветвям, не brachiators (Hershkovitz, 1977)	Четвероногое хождение по ветвям, прыжки; climbers (Hershkovitz, 1977)	Четвероногое бегание и хождение по ветвям
Ареал									

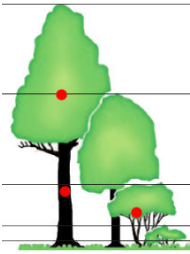
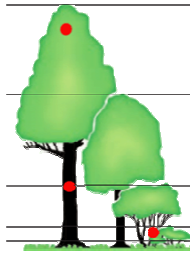
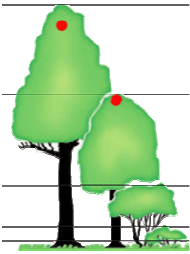
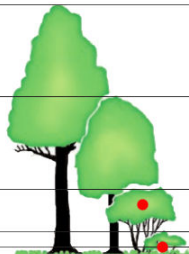
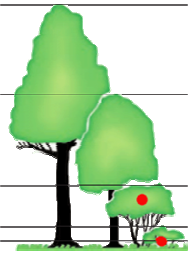
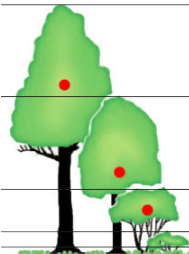
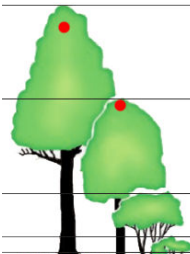
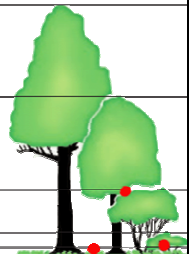
Ярус леса	Ночь в дуплах, днем может быть в поле	На всех ярусах деревьев, но часто спускается на землю	Высокоствольные прибрежные леса	В нижнем ярусе до 10 м	Нижний ярус, часто спускаются на землю в поисках пищи	В основном в кронах деревьев	В сезон дождей – верхний ярус, в засушливый – спускаются на землю	В саваннах и на лесных опушках, ночь на дереве, днем часто на земле
								
Диета	Насекомые, мягкая растительность: листья, ягоды, фрукты, соки деревьев, яйца птиц, мелкие животные	Насекомые, фрукты, экссудаты и смола деревьев, ягоды, мелкие животные, яйца птиц	Фрукты, цветы, почки деревьев, насекомые, мелкие позвоночные	Всеядные: плоды, насекомые, фрукты	Зрелые плоды, насекомые, зелень, цветы, семена, корневища, улитки, пауки, мелкие позвоночные	Плоды незрелые, молодые листья 40%, поедает землю чаще других	Семена 2/3, плоды, листья, цветы, иногда насекомые	Плоды, семена деревьев, листья, реже насекомые, мелкие птицы и их яйца
Хвост	Длинный не цепкий	Длинный не цепкий	Длинный не цепкий	Длинный не цепкий	Длинный цепкий	Длинный цепкий	Короткий не цепкий	Длинный не цепкий
Ногти\когти	Когти	Когти	Когти	Ногти	Ногти	Ногти	Ногти	Ногти

Таблица 3. Особенности внешнего строения, распространения и биологии некоторых исследованных видов обезьян.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Глава 1.1 Внешние характеристики кисти

Лишенная волосяного покрова часть ладони у обезьян, как и у человека, покрыта сгибательными и папиллярными (тактильными) линиями. В большинстве случаев внимание ученых останавливается на строении и разнообразии папиллярных узоров, а сгибательные линии, или складки (flexion creases), остаются лишь в сфере интересов хиромантов. Единственное, что привлекает к ним внимание хирургов, это их соответствие скелетным элементам. Так, например, сгибательные линии могут являться маркерами лежащих глубже суставов и мест прикрепления кожи к подстилающей ее ладонной фасции, что чрезвычайно важно в хирургических операциях (Chauhan, 2011). Главные линии, кроме того, могут маркировать мышцы: например, тенарная линия проходит по границе проксимального крепления *m. adductor pollicis brevis* (Тегако, 2008). В дерматоглифике сгибательные линии используют как ориентиры при описании направления папиллярных линий и местоположения таких важных дерматоглифических признаков, как трирадиусы (место схождения трёх групп параллельных папиллярных линий) (Данилова, 1979; Звягинцева, 1940; Midlo, Cummins, 1942).

Вместе с тем, внешняя морфология ладони, в частности общие пропорции, ладонные подушечки, папиллярные узоры, ногти/когти, и в наибольшей степени сгибательные линии, является зеркалом, отражающим хватательные способности кисти. Поэтому мы решили восполнить пробел в изучении сгибательных линий: описать основные сгибательные складки ладони и выяснить их связь с локомоторной и манипуляторной специализацией.

Основные сгибательные складки обычно располагаются между ладонными подушечками, огибая или разделяя их. Рельеф подушечек может

быть сглаженным или выпуклым, что связано с различными нагрузками на кисть при передвижении и с характером локомоторного субстрата. Формирование линий можно считать следующим, более продвинутым этапом в эволюции хватательной функции, о чем косвенно свидетельствует их более позднее развитие в эмбриогенезе по сравнению с подушечками (Bali, 1994; Kimura *et al.*, 2002; Swindler *et al.*, 1968). Мы не будем специально останавливаться на морфологии подушечек, они и так изучены достаточно подробно, а сосредоточимся на линиях.

Первичное описание сгибательных линий мы рассмотрим на примере линий кисти человека, поскольку (1) они были первоначально описаны именно для человека, и хорошо изучены, (2) у человека встречается их наиболее полный комплект, (3) они доступны каждому для наблюдения.

У человека выделяют три главных и несколько второстепенных сгибательных линий; число второстепенных непостоянно и очень вариабельно, поэтому первые также называют *regular*, а вторые *irregular*. Главные сгибательные линии формируются за счет вдавливания гребешкового слоя кожи, закладываются в эмбриогенезе первыми (Bali, 1994) и остаются неизменными в течение всей жизни. Поэтому их исследование можно проводить как на взрослых, так и на ювенильных особях (преобладавших в нашем материале). Главные сгибательные линии могут быть распознаны на ладони по большей выраженности (длина, ширина, глубина) и обязательному присутствию на кисти.

Второстепенные линии, которые возникают вследствие сгибательных движений при потере эластичности кожи, появляются на кисти позже, иногда даже после рождения, и могут изменяться с возрастом (Тегако, 2008). Эти линии, в свою очередь, тоже делятся на часто встречающиеся и более редкие, и сильно варьируют по положению и количеству (Martin, 1928). Вильямовская (1955) описала 11 типов таких линий у человека, которые имеют билатеральные, половые и территориальные различия (Вильямовская, 1955; Гладкова, 1966; Schlaginhaufen, 1905 цит. по Звягинцева, 1940).

Для анализа мы выбрали 5 линий, которые, по нашему мнению, могут пролить свет на эволюцию механизмов захвата кистью. Мы коснемся только основных тенденций, потому что для более детального анализа пока нет достаточного материала по индивидуальной изменчивости линий у различных обезьян.

В Таблице 1.1.1 приведены пиктограммы и описания обсуждаемых линий на примере кисти человека.

	Тенарная линия есть всегда. Полукругом огибает тенар и первую межпальцевую подушечку (которая у человека сливается с тенаром), начинается на радиальном крае ладони в первом межпальцевом промежутке, оканчивается в проксимальной части кисти, связана с противопоставлением и сгибанием большого пальца.
	Трехпальцевая линия в норме есть всегда, соответствует метакарпо-фаланговым суставам III-IV пальцев и расположена слегка проксимальнее самих суставов [Chauhan, 2011]. Начинается на ульнарном крае дистальной части ладони, лежит дистальнее линии головы и оканчивается в межпальцевом промежутке II-III пальцев, либо на соответствующей межпальцевой подушечке. Задействована в сгибании только этих трех пальцев.
	Подуказательная линия в норме есть всегда, в своем начале соответствует метакарпо-фаланговому суставу II. Начинается на радиальном крае ладони в первом межпальцевом промежутке (отдельно от тенарной линии или совместно с ней), оканчивается в середине ладони, не доходя до ее ульнарного края. Идет поперек ладони. На небольшом промежутке лежит более-менее параллельно трехпальцевой линии, поэтому она может быть задействована либо совместно с ней при сгибании четырех пальцев, либо самостоятельно при сгибании только указательного пальца.
	Четырехпальцевая линия у людей наблюдается крайне редко и считается отклонением от нормы. Как правило, наличие такой линии у человека коррелирует с хромосомным нарушением – синдромом Дауна. В случае наличия заменяет трехпальцевую и подуказательную линии полностью или частично (Сиднейский и Суонский варианты). Пересекает ладонь в поперечном направлении от радиального края до ульнарного. Задействована в совместном сгибании пальцев II-V.
Второстепенные линии	
	Продольная линия встречается у человека далеко не всегда и обычно рассматривается как второстепенная. Это срединная продольная борозда, которая начинается в основании ладони (или немного дистальнее), идёт вдоль средней ее линии, иногда сливается в своем начале с тенарной линией. Может быть задействована в противопоставлении большого пальца. Вероятно, возникает в связи с противопоставлением мизинца (meduniver.com).

Таблица 1.1.1. Основные линии ладони человека

На Рисунке 1.1.1 показано расположение обсуждаемых сгибательных линий. В качестве фона использован рентгеновский фотоснимок, чтобы показать взаиморасположение сгибательных линий, подушечек и элементов скелета.

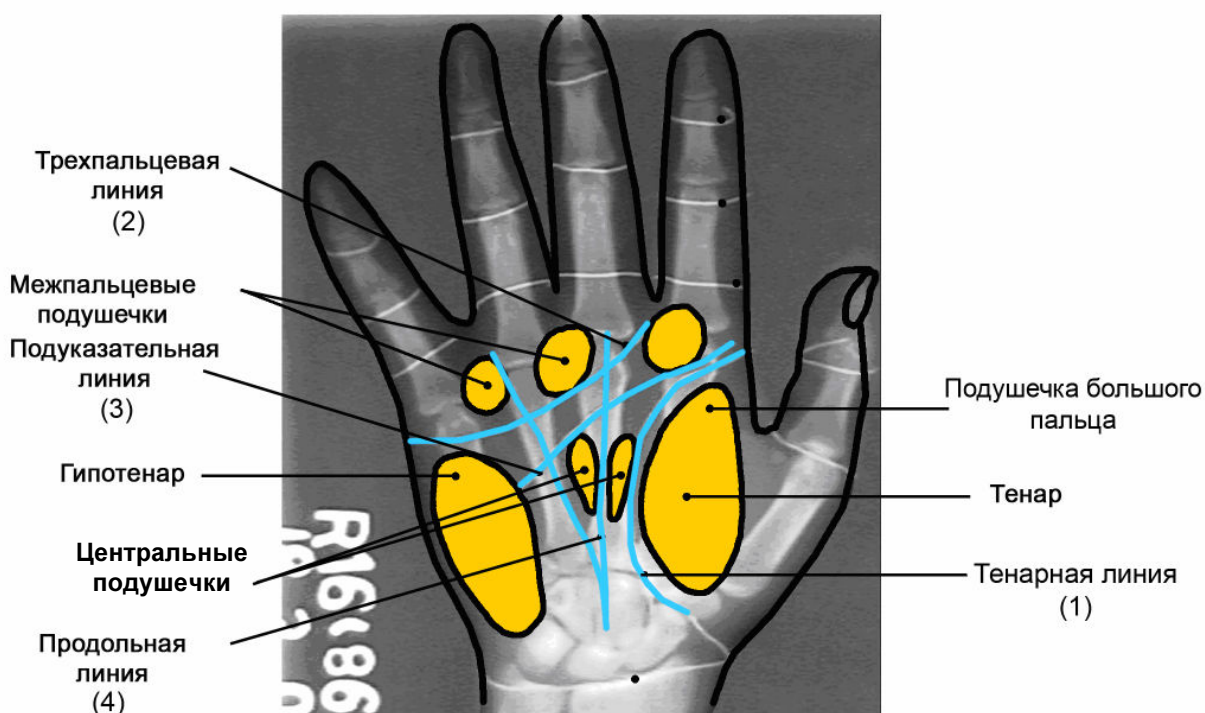


Рисунок 1.1.1. Взаиморасположение сгибательных линий и скелета кисти (по рентгеновскому снимку кисти человека, Chauhan (2011). Арабскими цифрами обозначен порядок закладки линии у человеческого эмбриона; желтым цветом покрашены подушечки, голубым – сгибательные линии.

Эмбриональное развитие рельефа ладони начинается с закладки ладонных подушечек, которые обнаруживаются как мезенхимные набухания у человека уже на 7-й неделе развития плода (Bali, 1994). Затем происходит формирование главных сгибательных линий, заметных уже со второго-третьего месяца (Wurth, 1937). Из-за различия в методиках оценки, точное время начала формирования основных складок немного варьирует у различных исследователей (Popich, Smith, 1970; Bali, 1994; Lacroix *et al.*, 1984; Kimura, Kitagawa, 1986; Stevens *et al.*, 1988). Однако последовательность закладки совпадает: тенарная линия формируется значительно раньше других (8-я неделя), затем трехпальцевая линия (11-я), потом подуказательная линия (13-я) (Kimura, 1991). Продольная линия

начинает формироваться лишь на 5-ом месяце развития плода (Asano (1985); Bali, 1994), в то время как остальные второстепенные линии начинают формироваться с 7-го месяца или уже после рождения. Существенно, что главные сгибательные складки закладываются до и, соответственно, независимо от сгибательных движений кисти (Kimura *et al.*, 2002; Wurth, 1937).

Отдельно следует рассмотреть закономерности формирования аномальной для человека четырехпальцевой (или обезьяньей) линии, которая, если присутствует, закладывается не позднее 15-й недели (Sherer, Abramowicz, 1991), но возможно и раньше. Впервые обезьянью линию человека упомянул в своей работе Langdon-Down, а Crookshank назвал ее "mongolian", или "orangoid" (цит. по Bali, 1994). Как показали дальнейшие исследования, наличие обезьяньей линии у человека, как правило, скоррелировано с несколькими хромосомными нарушениями: (1) чаще всего – при трисомии 21-й хромосомы (синдром Дауна); (2) реже (5% случаев наличия этой линии) – при отрыве дополнительной малой хромосомы и транслокации на 13-ю, 15-ю или 22-ю хромосому; (3) при "мозаицизме", когда часть клеток имеет нормальное число хромосом, а часть содержит 47 хромосом с трисомией по 21-й; (4) при патологических отклонениях хромосом 13, 15, 18. Наличие обезьяньей линии не является единственным и обязательным признаком указанных хромосомных нарушений, поэтому для диагностики всегда используется целый комплекс дерматоглифических признаков (более 30 признаков – Тегако, 2008).

Обезьянья линия может встречаться и у здоровых людей, при этом частота ее встречаемости колеблется по данным разных исследователей из разных регионов. Вильямовская (1955), обследовав свыше 2000 мужчин и женщин различных возрастных групп, оценивает эту частоту как 16%; Г.В. Юргенс, исследовав германских школьников, получил цифру 1,5-7% (Тевако, 2008). Обезьянья линия в норме у европеоидов встречается значительно реже (4%), чем у жителей Азии, например, у китайцев (13%), причем чаще эта

линия присутствует на правых руках мужчин, и реже на левых женщин (Bali, 1994), и вообще чаще на одной руке, чем на обеих сразу (Sharma, Sharma, 2011). Любопытно отметить, что у архаичных народностей (африканские и так называемые малазийские пигмеи) обезьянья линия в норме встречается, по крайней мере в два раза чаще, чем у представителей других народностей (Geipel, 1961; Kimura, 1968).

Внешне обезьянья (четырепальцевая) линия выглядит как продукт слияния нормальных трехпальцевой и подуказательной линий. В пользу этого говорит то, что все три никогда не встречаются вместе. Однако иногда наблюдаются аномальные варианты с двумя поперечными линиями ладони – так называемые Сиднейский и Суонский варианты (Рисунок 1.1.2, Sharma et al., 2011). В первом четырехпальцевая (обезьянья) линия сочетается с линией, похожей на трехпальцевую линию, во втором – с линией, похожей на подуказательную. Возможно, эти две последние линии (авторы называли их дополнительными) не настоящие, если и правда, что настоящие включены в обезьянью линию. Этот вопрос остается открыт.

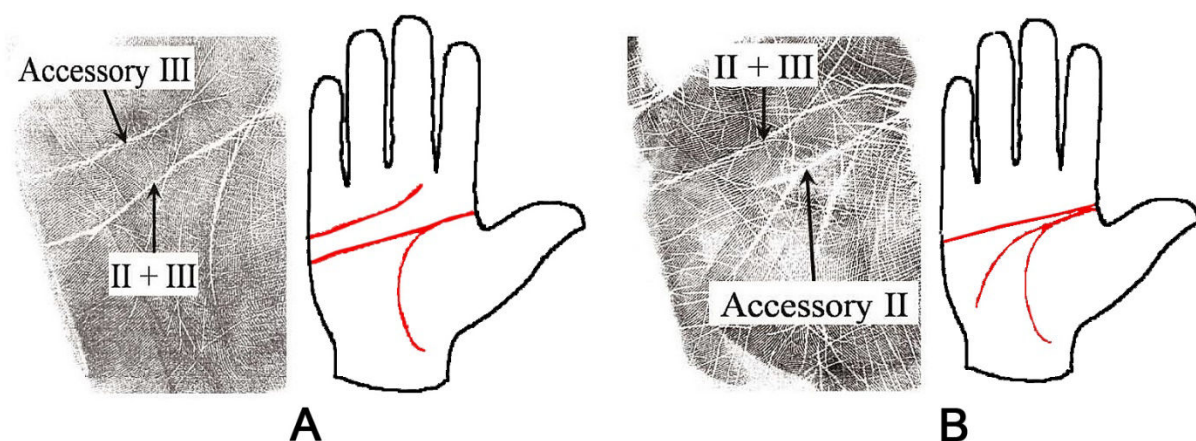


Рисунок 1.1.2. Суонский и Сиднейский тип.

Кроме того, описаны случаи, когда одновременно присутствовали два разных варианта линий: (1) на одной руке была только обезьянья линия, а на другой Суонский вариант, (2) на одной руке Суонский, на другой Сиднейский вариант (Sharma, Sharma, 2011).

Сравнительный анализ сгибательных линий ладони

По результатам наших исследований, мы можем заключить, что у большинства приматов на ладонной поверхности кисти можно выделить несколько основных сгибательных борозд, в той или иной степени соответствующих таковым человека. Однако у обезьян никогда не присутствуют одновременно все линии, которые являются "нормальным набором" человека. С другой стороны, некоторые линии, которые отсутствуют или слабо выражены у человека, у ряда обезьян, наоборот, выглядят как основные. Поскольку эмбриональные данные есть лишь для человека, и не известен порядок формирования линий у других приматов,

	Тенарная	Продольная	Четырехпальцевая	Трехпальцевая	Подуказательная
<i>Galago</i>	— ⁵	— (2) ⁵	— ⁵	— ⁵	— ⁵
<i>Lemur</i>	+	+(2)	— ⁶	—	—
<i>Callithrix</i>	+	+(2)	— ⁶	—	—
<i>Leontopithecus</i>	+	+(1)	— ⁶	—	—
<i>Saguinus</i>	+	+(1)	—	—	—
<i>Saimiri</i>	+	+(1-2)	+/-	—	—
<i>Cebus</i>	+	—	+	—	—
<i>Ateles</i>	+	—	+	—	—
<i>Alouatta</i>	+	—	—	+	—
<i>Cacajao</i>	+	—	—	+	—
<i>Lagothrix</i>	+	—	—	+	—
<i>Chlorocebus</i>	+	+/- (2)	+	—	—
<i>Macaca</i>	+	+/- (1)	+	—	—
<i>Pongo</i>	+	—	+	—	—
<i>Gorilla</i>	+	-? ⁷	+	? ⁸	—
<i>Pan</i>	+	-? ⁷	+	? ⁸	—
<i>Homo</i>	+	+/- (1)	+/-	+	+

Таблица 1.1.3. Сводка обнаруженных различий в наборе линий ладони у исследованных широконосых обезьян, гоминоидов, зеленой мартышки и двух родов полуобезьян.

"+" — линии, обязательно присутствующие в нормальном наборе, "—" — линии, которые всегда отсутствуют, "+/-" — необязательные линии, которые иногда встречаются в качестве индивидуальной вариации. В скобках приведены количества повторяющихся линий.

⁵ У галаго, как у туфайи, нет настоящих линий, но есть "желобки" между подушечками.

⁶ Поперечная складка игрунок и лемуров недоразвита по сравнению с типичной обезьяньей линией, и выглядит скорее как волнистая проксимальная огибающая межпальцевых подушечек.

⁷ У человекообразных обезьян имеется некий намек на продольную складку в виде индивидуальной вариации (как у человека).

⁸ Недоразвитая трехпальцевая линия на некоторых изображениях ладони человекообразных обезьян больше походит на ее "ложный" аналог.

мы вынуждены считать постоянно присутствующие у всех видов и хорошо выраженные линии условно главными.

Наборы линий у обезьян из разных систематических групп отличаются не только от набора, характерного для человека, но и друг от друга (Таблица 1.1.3). Из общих черт можно отметить, что у всех без исключения обезьян присутствует тенарная линия и отсутствует подуказательная. Наиболее полный набор линий среди обезьян можно встретить только у шимпанзе и гориллы.

Обезьяны с разным характером локомоторного субстрата используют разные способы захвата опоры при передвижении и, как следствие, по-разному при этом ставят пальцы. Обычно пальцы действуют группами – кооперирующие пальцы мы будем называть "группами сцепления пальцев". Характерные способы захвата у изученных нами широконосых обезьян в сравнении с некоторыми узконосыми приведены в Таблице 1.1.4. В качестве примера обезьяны с классическим противопоставлением большого пальца в эту таблицу включена зеленая мартышка; по характеру локомоции она относится к "универсалам", т.е. использует наиболее разнообразные способы передвижения как по деревьям, так и по земле, не будучи узко специализирована ни в одном из них. Последняя колонка в Таблице 1.1.4 с названием "группы сцепления пальцев" показывает, какие пальцы обычно действуют кооперативно.

Мы предположили, что сгибаемые линии ладони должны соответствовать "группам сцепления пальцев". Иллюстрации соотнесения групп сцепления с ладонными складками представлены в Таблице 1.1.5. Движения пальцев, доступные человеку, более разнообразны, чем можно судить по линиям. Способность сгибать и отводить пальцы как по отдельности, так и в разных взаимных комбинациях (как, например, при игре на музыкальных инструментах), не нашла отражения в основных сгибаемых линиях. Это объясняется исторической нетипичностью таких жестов – их материальное обеспечение еще не закрепилось естественным

Представители	Характерные положения	Морфологическое обеспечение	Локомоторное и манипуляторное применение	Группы сцепления пальцев
Пальцы равноценны				
Игрунки, например, <i>Callithrix</i>		Большой палец смещен дистально, почти в один ряд с остальными, так что может быть лишь несколько отведен от них, но не противопоставлен.	Бег по ветвям и лазанье по вертикальным стволам.	I-V
Синдактилия⁹				
<i>Leontopithecus</i> и некоторые тапиры		Кисть удлинена и напоминает стопу. Средние пальцы (II-IV) в своем основании сращены и охвачены общим кожным чехлом.	Бег по ветвям, лазанье по вертикальным стволам деревьев.	I, II-IV (сращены), V
Крюкообразный захват				
<i>Ateles</i> , <i>Lagothrix</i> , <i>Brachyteles</i> , <i>Hylobates</i> , <i>Pongo</i>		Большой палец укорочен, сдвинут проксимально или отсутствует.	Брахияция	I (если есть), II-V
Схизодактилия				
<i>Alouatta</i> , <i>Cacajao</i> , <i>Pithecia</i> , <i>Lagothrix</i>		II палец отделен от III более глубоким промежутком, что позволяет широко их разводить в стороны, совмещая охват ветви с постановкой ладони вдоль нее и опорой на тенар и гипотенар.	Бег и хождение по толстым горизонтальным и наклонным веткам.	I-II, III-V
Ложное противопоставление большого пальца				

⁹ Срастание нескольких пальцев

<i>Cebus, Sapajus</i>		Большой палец частично противопоставляется остальным, но трапециевидно-пястный сустав не имеет седловидной формы.	Лазанье, бег и хождение по относительно тонким веткам.	I, II-V
Истинное противопоставление большого пальца				
Catarrhini, например, <i>Chlorocebus sabaeus</i>		Большой палец противопоставляется остальным в трапециевидно-пястном суставе.	Лазанье, бег и хождение по относительно тонким веткам.	I, II-V
Указательный жест				
<i>Pan, Homo</i>		Сгибание большого и III-V пальцев в кулак, указательный разогнут.	Действия выпрямленным указательным пальцем отдельно от остальных.	I, II, III-V

Таблица 1.1.4. Взаимосвязь движений пальцев у обезьян.

Cebuella – фотография Robert Alan Shaw, *Leontopithecus* – фотография Сергея Чичагова из подборки zoogalaktika.ru, *Ateles* – фотография Tim Laman, *Pithecia* – фотография John White, *Sapajus* – фотография Barth Wright, *Chlorocebus* – фотография Atamari из подборки commons.wikimedia.org, *Pan* – фотография из подборки wallpapers-fenix.eu.

отбором. Профессиональная деятельность может приводить к формированию только второстепенных линий – показательно, что второстепенные линии у человека, как правило, на правой и левой руке неодинаковы. Обезьяны также в некоторых ситуациях используют нехарактерные жесты (например, указательный жест у шимпанзе и капуцина редки), и они не отражены в основном наборе линий ладони. Можно посмотреть на это и с обратной стороны: отсутствие тех или иных линий говорит о том, что соответствующие жесты используются нечасто.

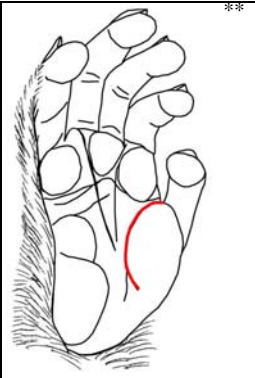
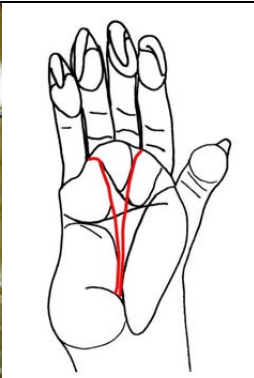
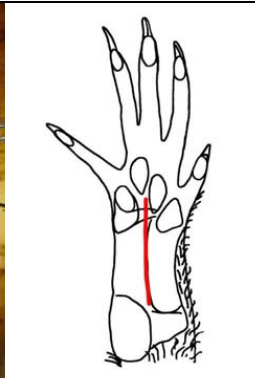
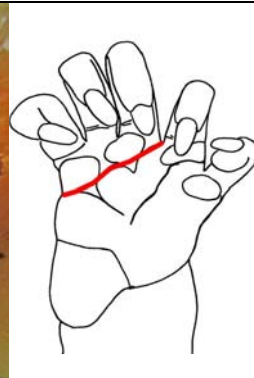
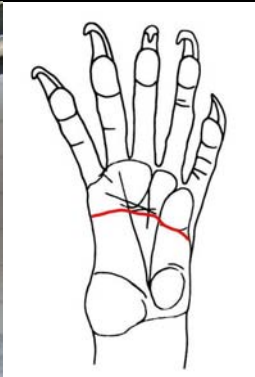
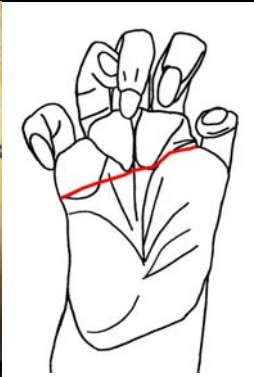
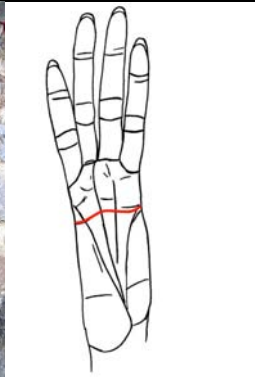
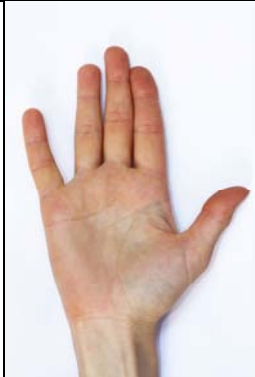
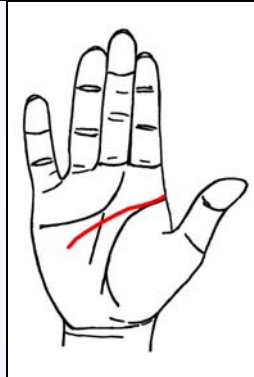
Тенарная линия для противопоставления I пальца	Две продольные линии окаймляют межпальцевые подушечки	Одна продольная линия для складывания ладони желобком	Трехпальцевая линия для совместного сгибания пальцев III-V
 	 	 	 
<i>Lemur catta</i>	<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>Leontopithecus rosalia</i>	<i>Alouatta seniculus</i>
Пятипальцевая линия для совместного сгибания пальцев I-V	Четырехпальцевая линия для совместного сгибания пальцев II-V	Четырехпальцевая линия для совместного сгибания пальцев II-V	Подуказательная и трехпальцевая линии разделены для "отцепления" пальца II от III-V
 	 	 	 
<i>Callithrix penicillata</i>	<i>Cebus capucinus</i>	<i>Ateles belzebuth</i> (нет I пальца)	<i>Homo sapiens</i>

Таблица 1.1.5. Типичные примеры сгибательных линий ладони и соответствующих групп сцепления пальцев.

¹⁰ Фотография *Lemur catta* – Alex Dunkel

** Здесь и далее рисунки выполнены по фотографиям

Глава 1.2 Строение мускулатуры предплечья и кисти

Обзор литературы показал, что морфология передних конечностей не обделена вниманием приматологов, однако анатомические описания некоторых видов являются редкостью. В частности, нам не удалось найти описания анатомии скелетно-мышечной системы уакари и львиной игрунки, а описания некоторых других видов широконосых приматов порой весьма отрывочны и не всегда сопровождаются детальными рисунками. Во второй половине прошлого века сравнительно-морфологические работы по передним конечностям приматов на основании собственных и литературных материалов проводились такими исследователями, как: Straus (1941), Lewis (1989), Dunlap et al. (1985), Kaneff (1980), Jouffroy (1975), Данилова (1979), Юровская (1973, 1974) и другие. На данный момент самый полный обзор литературных данных и результатов собственных анатомических исследований (22 вида) по мускулатуре приматов, включая человека и некоторых других млекопитающих (тупайя, шерстокрыл, утконос, серая крыса) изложен в форме сводных таблиц в книге Diogo Rui и Wood Bernard "Comparative Anatomy and Phylogeny of Primate Muscles and Human Evolution" (Diogo, Wood, 2012).

Общий план строения предплечья и кисти приматов выглядит весьма единообразным. Dunlap et al. (1985), проведя препаровку 18 видов обезьян, пришли к заключению, что мускулатура передних конечностей широконосых обезьян очень консервативна: в 35-ти из 54-х исследованных мышц они не обнаружили значительных вариаций.

1.2.1 Мышцы разгибательной поверхности предплечья

В дорсальную группу мышц предплечья у всех исследованных нами приматов всегда входят 10 мышц:

m. supinator,

m. brachioradialis,

m. extensor carpi radialis longus,

<i>m. extensor carpi radialis brevis,</i>	
<i>m. extensor digitorum communis,</i>	
<i>m. extensor pollicis longus</i>	} = <i>extensor digitorum profundus complex</i>
<i>m. extensor digiti secundi</i>	
<i>m. extensor digitorum lateralis</i>	
<i>m. abductor pollicis longus,</i>	
<i>m. extensor carpi ulnaris.</i>	

1.2.1.1 Дорсальные разгибатели локтевого сустава

Мы начнем описание этой группы мышц с локтевой или надмышцелково-локтевой мышцы, которую обычно рассматривают в более проксимальном отделе. Однако поскольку вся ее мышечная масса сосредоточена в области локтевого сустава, мы не обошли ее своим вниманием, и считаем нужным привести полное описание.

m. epitrochleoanconeus latralis (*anconeus*) не является самостоятельной мышцей, легко отделимой от *m. extensor carpi ulnaris* или от медиальной головки *m. triceps brachii* (Diogo, Wood, 2012; Beattie, 1927; Hill, 1957). В анатомическом атласе человека (Синельников, Синельников, 1996) описывается *m. anconeus* (по нашей терминологии *m. epitrochleoanconeus latralis*) как небольшая пирамидальная мышца, являющаяся как бы продолжением медиальной головки *m. triceps brachii*.

Как-либо отделить *m. epitrochleoanconeus latralis* от медиальной головки *m. triceps brachii* нам не удалось. Поэтому мы считаем, что у широконосых обезьян эта мышца отсутствует, зато *m. triceps brachii s. medialis* оканчивается на медиальной поверхности локтевого отростка вплоть до начала *m. flexor carpi ulnaris*, с которой в этом месте может иметь общий апоневроз.

m. supinator

Общая информация. Мускул полностью скрыт под другими мышцами, которые оказываются видны сразу под кожей на поверхности

предплечья (в порядке спереди назад): *m. brachioradialis*, *m. extensor carpi radialis longus*, *m. extensor carpi radialis brevis*.

Имеет две порции, не четко делимых друг от друга (между ними проходит веточка локтевого нерва).

Начало. Глубокая порция начинается широким и плотным апоневрозом от латерального надмыщелка плечевой кости и суставной капсулы плечелучевого сустава. Поверхностная и более длинная порция расположена симметрично *m. pronator teres* (с более продольным направлением волокон); начинается также на надмыщелке плечевой кости (на большей части плохо отделима от глубокой головки). Обе порции имеют короткие мышечные волокна.

Прикрепление. Мышечные волокна глубокой порции идут наискось по направлению к латеральному краю лучевой кости и прикрепляются к ней в ее проксимальной части. Волокна поверхностной головки прикрепляются также к латеральному краю лучевой кости рядом с *m. pronator teres*.

У обыкновенной, черноухой и львиной игрунок *m. supinator* – очень маленькая и осужоженная мышца: занимает чуть больше четверти длины лучевой кости;

у карликовой игрунки не разделена на две порции;

у саймири мышечные волокна глубокой порции в своей проксимальной части были направлены почти перпендикулярно к лучевой кости, в дистальной под углом.

m. brachioradialis

Общая информация. Плечелучевая мышца у приматов всегда хорошо развита (Hill, 1953), в то время как у других млекопитающих отсутствует (у всех насекомоядных, некоторых грызунов), или непостоянна, как у некоторых хищных (кошки, медведи) (Данилова, 1979). Не обнаружена плечелучевая мышца у красно-рыжей тупайи (Данилова, 1979) и крысы (Diogo, Wood, 2012), в то время как у малайской тупайи (Панютина, 2010) и обыкновенной летяги (Соловьева, 2013) она присутствует. Особенно сильно

развита у антропоидов, включая человека (Данилова, 1979), и капуцинов (Aversi-Ferreira, 2010). Этот факт особенно интересен, поскольку эти обезьяны способны поднимать тяжелые предметы при пронированном положении предплечья (Данилова, 1979). У *Sapajus apella* плечелучевая мышца является самым крупным разгибателем, его масса составляет 30,4% от общей массы разгибателей предплечья, в то время как у *Papio hamadryas* она составляет всего 24% (Aversi-Ferreira, 2010).

Начало. У всех исследованных нами видов плечелучевая мышца начинается на дистальном участке плечевой кости рядом с *m. extensor carpi radialis longus*. У саймири обнаружена дополнительная головка *m. extensor carpi ulnaris*, начинающаяся от пекторального гребня плечевой кости (Dunlap et al., 1985).

Прикрепление. У всех препарированных нами обезьян *m. brachioradialis* прикрепляется дистального концу лучевой кости. При этом во всех случаях с внутренней стороны (обращенной к кости) мышца имела широкий конечный апоневроз, впоследствии у большинства обезьян переходящий в очень короткое сухожилие.

У игрунок (*Callithrix* и *Cebuella*) *m. brachioradialis* прикреплялась к кости по средством длинного сухожилия. Длинное конечное сухожилие описали у обыкновенной игрушки Beattie (1927) и Гремяцкий (1933).

У игрунок и саймири плечелучевая мышца фиксировалась более вентрально и дистальнее, чем у остальных видов – на шиловидном отростке лучевой кости.

У капуцинов, ревуна, уакари и мартышки мышца прикреплялась к латеральной поверхности лучевой кости непосредственно над ее шиловидным отростком.

Встречается и более дистальное ее прикрепление. У сенегальского галаго (Stevens, 1977) и долгопята (Allen, 1912; Schultz, 1984 по Diogo et al.,

2012) она оканчивалась на *os trapezium*, попутно прочно прикрепляясь к дистальному концу лучевой кости. Однако поскольку Burmeister (1846), Woollard (1925) и Diogo (2012) не обнаружили подобного состояния, Diogo считает, что выше названные авторы могли находиться под влиянием того факта, что у других приматов *m. brachioradialis* оканчивалась исключительно на лучевой кости (Diogo, Wood, 2012). Более дистальное прикрепление *m. brachioradialis* наблюдал Straus (1941) у *Saguinus geoffroyi* и *Cebus albifrons* на шиловидном отростке, Senft (1907) и Beattie (1927) у *Callithrix jacchus* в карпальном регионе (Aversi-Ferreira, 2010).

Основная функция плечелучевой мышцы – сгибание предплечья; кроме того, в зависимости от прикрепления конечного сухожилия она может принимать участие в пронации и супинации (Aversi-Ferreira, 2010).

Аномалия ревуна

Кроме упомянутых выше мышц, мы обнаружили на обеих передних конечностях ревуна (*Alouatta seniculus*), которого мы препарировали, дополнительную локтевую мышцу.

Общая информация. Обнаруженная необычная мышца нисходила наискосок от плечевой кости к лучевой (Рисунок 2.2.1.). Подобно всем разгибателям на предплечье, эта мышца иннервируется *n. radialis r. profundus*. Эта дополнительная (пятая) преаксиальная мышца была скрыта под *mm. extensores carpi radiales*. Она короткая и тонкая, с параллельно направленными волокнами брюшка.

Начало. Мясо на гребне латерального надмыщелка сразу под началом *m. extensor carpi radialis longus*.

Прикрепление. Мясо прикрепляется к латеральной поверхности лучевой кости сразу перед местом прикрепления *m. supinator*.

Т.о., вместе с последним, дополнительная мышца формирует глубокий слой преаксиальных экстенсоров предплечья. Но, в противоположность *m. supinator*, эта мышца расположена так, что она скорее сгибает локоть, чем

вращает его, и проходит латеральнее *n. radialis* прежде, чем он начинает ветвиться. Дистальнее эта мышца проходит с медиальной стороны от *n. radialis r. superficialis*, в отличие от *m. brachioradialis* и *mm. extensores carpi radials*.

Мы не нашли никаких следов такой мышцы у других обезьян, которых мы препарировали. Также и в литературе, описание такой мышцы никогда не встречалось ни для ревуна, ни для других обезьян (Sirena, 1871; Dunlap et al., 1985; Youlatos, 1999, 2000).

1.2.1.2 Разгибатели запястья

m. extensor carpi radialis longus (ECRL) и *m. extensor carpi radialis brevis* (ECRB)

Общая информация. Лучевые разгибатели запястья у приматов, как и у большинства других млекопитающих (сумчатая крыса, кенгуру, большинство грызунов, некоторые хищные), представлены двумя отдельными мышцами. Напротив, у некоторых сумчатых (Aversi-Ferreira, 2010), быстро бегающих плацентарных млекопитающих (псовые, зайцы) (Данилова, 1979), а также роющих (крот) и полуводных (выхухоль), т.е. у животных, число степеней свободы движений (degrees of freedom) кисти которых сведено к минимуму, а движение запястья имеет однонаправленный характер (Манзий, 1978), лучевые разгибатели запястья имеют тенденцию сливаться друг с другом. Согласно Swindler и Wood (1973, цит. по Aversi-Ferreira, 2010), у некоторых обезьян Старого Света, ведущих наземный образ жизни и имеющих исключительно квадрупедальную локомоцию, таких, например, как бабуин, четкая дифференциация между *m. extensor carpi radialis longus* и *m. extensor carpi radialis brevis* также отсутствует.

Начало. Начинаются оба лучевых разгибателя запястья на плечевой кости: *m. extensor carpi radialis longus* на надмыщелковом гребне, *m. extensor carpi radialis brevis* – на латеральном надмыщелке. У одного из десяти саки, по материалам Ziemer, 1972, *m. extensor carpi radialis longus* начинался двумя

головками, расположенными одна над другой, которые потом сливались в общее сухожилие (Diogo, Wood, 2012).

Прикрепление. У всех исследованных нами обезьян, как и у большинства других представителей отряда, обе мышцы заканчиваются на проксимальных участках второй и третьей пястных костей: *m. extensor carpi radialis longus* на II, *m. extensor carpi radialis brevis* на III.

Гремяцкий (1933) сообщает, что у исследованной им обыкновенной игрунки *m. extensor carpi radialis longus* оканчивался на I пястной кости. Возможно, это опечатка, т.к. автор не дает пояснения этой особенности в обсуждении результатов (как необычному состоянию), зато описывает состояние материала как начальную степень разложения, что тоже могло привести к неправильной оценке места крепления мышцы. Окончание *m. extensor carpi radialis longus* на I пястной кости описано у обыкновенной игрунки (Beattie, 1927) и у шерстокрыла (Панютина, 2010). У шерстокрыла по Leche (1886) *m. extensor carpi radialis longus* оканчивается на II пястной и *os trapezium* (Diogo, Wood, 2012). У препарированных нами экземпляров и по данным других авторов, нормальным состоянием для игрунок является окончание *m. extensor carpi radialis longus* на II пястной кости (Diogo, Wood, 2012).

Короткий лучевой разгибатель тоже нередко имеет более преаксиальное прикрепление: у некоторых капуцинов на II и III пястной кости (Hill, 1960), у гиббона (*Hylobates*) (1 экземпляр) на II (Diogo, Wood, 2012), у игрунки на II (Hill, 1953).

Оба лучевых разгибателя заключены в одно синовиальное влагалище. *m. extensor carpi radialis longus* при сокращении разгибает предплечно-запястный сустав и сгибает предплечье, *m. extensor carpi radialis brevis* разгибает кисть (Воробьев, Синельников, 1946). Наибольшую активность лучевые разгибатели развивают при поднимании тяжелых предметов кистью, в пронированном положении (Данилова, 1979). У человека, по мнению Даниловой (1979), и капуцина (Hill, 1960) несколько преобладает в развитии

m. extensor carpi radialis longus. Как показали рентгенологические исследования Машкара (1955), у грузчиков происходит относительное увеличение II пястной кости, к которой фиксируется *m. extensor carpi radialis longus*, а иногда даже оба разгибателя (Данилова, 1979).

m. extensor carpi ulnaris

Начало. Локтевой разгибатель запястья может начинаться на разных костях конечности: 1) на латеральном надмыщелке плечевой кости; 2) на латеральном надмыщелке и проксимальных отделах локтевой кости; 3) на латеральном надмыщелке, проксимальных отделах локтевой и лучевой костей.

У всех исследованных нами широконосых обезьян локтевой разгибатель запястья начинался от латерального надмыщелка плечевой кости, за исключением одного экземпляра саймири, у которого на правой руке эта мышца дополнительно начиналась небольшим мышечным пучком от средней части диафиза локтевой кости (что, возможно, является следствием прижизненного повреждения мышечной ткани в этой области, например, занозы). Общий начальный апоневроз: у обыкновенной игрунки с *m. extensor digitorum lateralis* в дистальной четверти; у мартышки с *m. extensor digitorum communis*. Мышечные волокна не доходят до удерживателя разгибателей у карликовой и обыкновенной игрунок, капуцина обыкновенного, ревуна, уакари, зеленой мартышки; в то время как у черноухой и львиной игрунок; буроголового капуцина и саймири часть мышечных волокон доходит до удерживателя разгибателей.

У многих видов обезьян старого и нового света *m. extensor carpi ulnaris* начинается только от латерального надмыщелка: саки, саймири, игрунки, ночные обезьянки, макаки, мартышки, колобусы, павианы (Diogo, Wood, 2012), капуцин (Aversi-Ferreira, 2010). Такое же состояние наблюдается у летяги (Соловьева, 2013) и тупайи (Панютина, 2010), хотя некоторые исследователи нашли у последней и локтевое начало (Diogo, Wood, 2012). Beattie (1927) описывает для обыкновенной игрунки начало от латерального

надмышцелка плечевой кости и олекранона, однако, ни мы, ни другие авторы не обнаружили такого состояния у игрунок. Diogo предполагает, что за локтевое начало можно принять прочную фасцию, которой рассматриваемая мышца прикреплена к локтевой кости (Diogo, Wood, 2012). У рукокрылых, наоборот, локтевой разгибатель начинается только на локтевой кости и почти без участия апоневроза (Панютина, 2010).

Начало на обеих костях предплечья обнаружено у многих полуобезьян: лемуру, сифака, толстых и тонких лори (за одним исключением) и долгопята (Diogo, Wood, 2012). У шерстокрыла *m. extensor carpi ulnaris* также берет начало на проксимальной части локтевой кости, головке лучевой и на латеральном надмышцелке (Панютина, 2010).

У всех человекообразных обезьян, включая человека, *m. extensor carpi ulnaris* начинается от латерального надмышцелка плечевой кости и от локтевой кости (Diogo, Wood, 2012; Воробьев, Синельников, 1946). Такое же состояние наблюдается у крысы (Гуртовой, 1992).

Прикрепление. Выйдя из-под удерживателя разгибателей, конечное сухожилие огибает запястье с постаксиальной стороны, и оканчивается на основании пястной кости V. Принципиальных различий у наших экземпляров не было обнаружено.

По литературным данным, *m. extensor carpi ulnaris* приматов обычно прикрепляется к основанию V пястной кости. Иногда у современного человека и шимпанзе он доходит до проксимальной фаланги мизинца (Aversi-Ferreira, 2010), что Юровская рассматривает как тенденцию к образованию локтевой мышцы мизинца у понгид (Юровская, 1974). Дистальное прикрепление встречается у ехидны (Гремяцкий, 1933), а у жвачных и кролика локтевой разгибатель имеет дополнительную фиксацию на гороховидной кости (Данилова, 1979).

Разгибает, немного пронирует и латерально отводит кисть. Согласно терминологии, используемой в анатомии человека (Воробьев, Синельников,

1946), *m. extensor carpi ulnaris* совершает приведение кисти (Diogo, Wood, 2012).

1.2.1.3 Разгибатели пальцев

1.2.1.3.1 Поверхностный разгибатель пальцев

m. etensor digitorum communis

Общая информация. У всех исследованных нами обезьян мышца имеет четыре головки, каждая из которых дает собственное сухожилие. Однако при препаровке бывает затруднительно разделить мышцу на головки, отчего может казаться, что мышца не подразделяется на головки, или, что их меньше четырех (что важно учитывать при анализе литературных данных, поскольку с подобной проблемой могли столкнуться и другие исследователи и дать неверную интерпретацию материалу).

У большинства наших экземпляров широконосых обезьян (*Cebus*, *Saimiri*, *Alouatta*, *Cacajao*) и у мартышки (*Chlorocebus*) *m. etensor digitorum communis* имел слипшиеся мышечные головки, волокна которых в дистальной части предплечья переходили в четыре самостоятельных сухожилия. При этом у ревунов и капуцинов в средней части предплечья на очень коротком промежутке можно было различить, как общее брюшко начинает распадаться на четыре головки, которые тут же переходят в конечные сухожилия (это разделение не всегда заметно с поверхности). У игрунок в середине предплечья *m. etensor digitorum communis* отчетливо разделялся на отдельные головки: две (*Callithrix*), три (*Cebuella* и *Leontopithecus*), которые также почти сразу переходили в конечные сухожилия.

У примитивных млекопитающих обычно *m. etensor digitorum communis* имеет одно неразделенное брюшко (утконос, а опоссум), в то время как у большинства приматов, включая человека, он всегда разделяется на 4 головки (Sidebotham, 1885; Данилова, 1979). Подразделение на четыре головки наблюдается у всех грызунов (Kesner, 1986; Самсонов, 1953). Общее брюшко может давать начало одному общему сухожилию, которое затем

разделяется на четыре ветви; или общее брюшко дает начало сразу нескольким конечным сухожилиям. Например, у тупай общий разгибатель пальцев образует четыре дистальных сухожилия, у шерсткрыла одно, на пясти разделяющееся на четыре веточки (Панютин, 2010).

Начало. У всех исследованных нами обезьян *m. etensor digitorum communis* начинался на латеральном надмышцелке плечевой кости и общем апоневрозе соседних мышц (*m. extensor digitorum lateralis* и *m. extensor carpi radialis brevis*).

По литературным данным общий разгибатель пальцев у всех приматов, за исключением человекообразных, начинается на латеральном надмышцелке плечевой кости. У широконосых и узконосых обезьян при этом общий разгибатель может иметь общий апоневроз с *m. etensor digitorum lateralis* и *m. etensor carpi ulnaris*, но никогда не начинается от костей предплечья. У человекообразных обезьян, напротив, наблюдаются разные варианты начала этой мышцы. У гиббона и шимпанзе встречаются три комбинации: на надмышцелке; на надмышцелке и на обеих костях предплечья; на надмышцелке и локтевой кости (Diogo, Wood, 2012). У гориллы и орангутана всего два варианта: на надмышцелке; на надмышцелке и на обеих костях предплечья (Diogo, Wood, 2012). У человека *m. etensor digitorum communis* в норме начинается от латерального надмышцелка, *fascia antebrachii* и лучевой коллатеральной связки (Синельников, Синельников, 1996).

Прикрепление. По литературным данным, как и по нашим наблюдениям, *m. etensor digitorum communis* на тыльной стороне запястья у всех приматов образует апоневроз, препятствующий независимому разгибанию отдельных пальцев. Входящие в апоневроз сухожилия вели себя по-разному: одни прямым путем шли к пальцам; другие "растворялись" в ткани апоневроза, и тогда конечные сухожилия к пальцам формировались вновь из общей апоневротической пластины; иногда сухожилия раздваивались. Для удобства мы предлагаем описывать сухожилия, выходящие из апоневроза, формулой; например, для ревуна она будет выглядеть следующим образом:

II-II-III-IV-IV-V-V, это означает, что сухожилия идут ко II-V пальцам, причем ко II, IV и V двойные, а к III одиночное.

У всех исследованных нами видов сухожилия *m. etensor digitorum communis* снабжали четыре постаксиальных пальца (II-V) и доходили до основания когтевых фаланг. Hill (1957), ссылаясь на материалы Windle, сообщает, что *m. etensor digitorum communis* львиной игрушки дает только три сухожилия, из которых два медиальных оказываются двойными. По нашим данным, *m. etensor digitorum communis* львиной игрушки образует четыре хорошо выраженных сухожилия, сливающиеся в плотный апоневроз. Каждое из входящих в апоневроз сухожилий делает больший или меньший вклад в сухожилия к II-V пальцам (особенно мощные ко второму-четвертому). Кроме того, тончайший пучок, едва отличимый от окружающей ткани тыльного апоневроза достается и I пальцу. Тем не менее, мы не будем считать усиление апоневроза продольными волокнами, идущими в направлении I пальца, самостоятельным сухожилием, поэтому у львиной игрушки по нашим данным распределение сухожилий *m. etensor digitorum communis* остается II-V.

По литературным данным, у человека тыльный апоневроз не выражен, однако и у него между сухожилиями сохраняются связи в виде трех косо идущих тонких сухожильных пластин (*juncturae tendinum*) (Воробьев, Синельников, 1946). Kaneff считает, что эти анастомозы у человека не препятствуют манипулированию, поскольку идут проксимо-дистально от постаксиальных сухожилий к преаксиальным, и чаще встречаются между III и IV пальцами, чем между III и II (Данилова, 1979), т.е. не препятствуют независимости разгибания преаксиальных пальцев этой мышцей.

Сухожилия *m. etensor digitorum communis* обычно направляются к четырем постаксиальным пальцам. Четыре конечных сухожилия к II-V пальцам обычны для большинства сумчатых, хотя Sonntag, (1922) сообщает, что он сам и Young (цит. по Sonntag, 1922) обнаружили у коалы (*Phascolarctos*) сухожилия *m. etensor digitorum communis* ко всем пяти

пальцам. Тыльный апоневроз крысы распадается на пять сухожилий: четыре сухожилия подходят к II-V пальцам с преаксиальной стороны, и одно к III с постаксиальной (Гуртовой, 1992). У тупайи апоневроз обычно распадается на четыре сухожилия, доходящих до основания когтевых фаланг (Панютина, 2010), однако у одного экземпляра *m. etensor digitorum communis* разделялся на три длинных сухожилия, которые на запястье делились каждое на два: к II-III, III-IV и IV-V пальцам (Le Gros Clarc, 1924). Еще больше дробится на сухожилия тыльный апоневроз у летяги, образуя четыре пары сухожилий, которые идут по обеим боковым поверхностям фаланг четырёх постаксиальных пальцев и заканчиваются на дистальном конце первых фаланг, вливаясь в суставную сумку (от суставной сумки до основания когтя тянутся сухожильные тяжи) (Соловьева, 2013). У шерстокрыла четыре самостоятельных конечных сухожилия идут вдоль дорсальной поверхности II-V пальцев также до проксимальных оснований когтевых фаланг (Панютина, 2010). Как редкая аномалия в литературе описаны случаи потери сухожилия к V пальцу (т.е. состояние II-IV) для человекообразных обезьян и человека (но не для орангутана), и единственный случай у павиана (Diogo, Wood, 2012). У приматов сухожилия *m. etensor digitorum communis* обычно оканчиваются на дистальных фалангах II-V пальцев.

Каждое сухожилие общего разгибателя пальцев у обезьян доходит до концевых фаланг пальцев, где и прикрепляется. Однако в его дистальной части у приматов в него всегда вливаются сухожилия других мышц (глубоких разгибателей, червеобразных и межкостных мышц). Объединенные конечные сухожилия этих мышц образуют дорсальную часть пальцевого соединительнотканного чехла, охватывающего весь конец пальца целиком. Кроме того, в области метакарпо-фаланговых суставов от сухожилия общего разгибателя к суставной сумке отходит сухожильное растяжение, которое можно рассматривать как еще одно место прикрепления общего разгибателя. Это растяжение оставляет для сухожилия разгибателя достаточную подвижность, чтобы обеспечить свободное приложение силы

поверхностного разгибателя к концевой фаланге. Возможно, это растяжение препятствует чрезмерному боковому смещению сухожилия общего разгибателя при сокращении глубоких разгибателей, соединенных с ним своими сухожилиями.

В обзоре мускулатуры Diogo, Wood (2012) приводятся сведения, что у узконосых и человекообразных обезьян сухожилия *m. etensor digitorum communis* могут заканчиваться на средних и дистальных фалангах (*Papio*, *Colobus*, *Hylobates*, *Pongo*, *Gorilla*) и даже только на проксимальных (*Macaca*). Мы считаем, что это связано с тем, что многие исследователи игнорировали обязательную связь разгибателей с конечными фалангами посредством разгибательных чехлов.

1.2.1.3.2 Глубокие разгибатели пальцев

Одной из самых изменчивых групп мышц предплечья являются разгибатели пальцев, осуществляющие независимое управление отдельными пальцами, т.е. те мышцы, которые можно отнести к глубоким разгибателям предплечья в широком смысле. По мнению многих исследователей, (например, Aziz and Dunlap (1986); Youlatos (1999)) эволюционные изменения глубокого слоя длинных разгибателей пальцев имеют функциональную основу – т.е. связаны со способами локомоции и манипуляции, используемыми приматами. Это неудивительно, так как только мышцы этого комплекса могут обеспечивать независимое разгибание пальцев кисти.

Классификация мышц-разгибателей, которые могут быть отнесены к глубокому слою разгибательной мускулатуры предплечья, представляется несколько запутанной (Таблица 1.2.1). В самом типичном случае *m. extensor pollicis longus* снабжает сухожилием I палец, *m. exrensor digiti secundi* – II палец, а *m. extensor digitorum lateralis* – IV-V пальцы (названия согласно *Nomina anatomica veterinaria*, 2012). Однако у многих млекопитающих, разгибатели глубокого слоя посылают свои сухожилия к большему числу

пальцев, нередко перекрещиваясь между собой, что накладывает глубокий отпечаток на номенклатуру, используемую при их описании.

Для описания разгибателей глубокого слоя некоторые авторы используют обобщающее название *m. extensor digitorum profundus* (Dunlap et al.1985; Aziz and Dunlap, 1986; Hill, 1953) или *profundus complex* (Dunlap et al.1985, Aziz and Dunlap, 1986). К обобщающим вариантам также можно отнести название *m. extensor digitorum brevis* (Sullivan, Osgood, 1927) – в противовес *m. extensor digitorum communis*, идущему обычно до кончиков пальцев.

Если мышечные пучки этого слоя достаточно хорошо делимы на всем своем протяжении, нередко они получают специальные названия согласно номерам или именам пальцев, которыми они управляют.

В нашем понимании собственно *extensor digitorum profundus complex* включает все мышцы – разгибатели пальцев, идущие ко вторым фалангам (*m. extensor pollicis longus*, *m. extensor digiti secundi*), *m. extensor digitorum lateralis*)¹¹. Все его мышцы являются "глубокими" по своему окончанию и происхождению. В противоположность "глубоким", "поверхностным" мы считаем только общий разгибатель пальцев, который не только начинается поверхностно, но и тянется на кисть самым поверхностным сухожилием, и всегда доходит до кончиков пальцев. Отнесение *m. extensor pollicis longus* и *m. extensor digiti secundi* к глубокому слою не может вызывать никаких сомнений – эти мышцы начинаются на предплечье, и их брюшки полностью прикрыты кнаружилежащими мышцами. А вот *m. extensor digitorum lateralis* начинается рядом с *m. extensor digitorum communis* на надмыщелке плеча, поэтому при поверхностном рассмотрении его можно было бы ошибочно отнести к поверхностному слою. Однако, во-первых, он переходит на кисть под самой глубокой петлей *retinaculum extensorum*, а вовсе не вместе с *m. extensor digitorum communis*, который переходит на кисть под самой

¹¹ При рассмотрении человека возникает проблема: относить ли *m. extensor pollicis brevis* к этому комплексу или нет, поскольку он выплывает из *m. abductor pollicis*, который к рассматриваемому комплексу мы не относим и будем рассматривать вместе с абдуктором.

Авторы	Названия мышц, относящихся к глубокому слою разгибателей пальцев, у разных исследователей					
Dunlap et al.1985 (Aziz and Dunlap, 1986), Hill, 1953	m. extensor digitorum profundus complex				m. extensor digiti quinti et quarti proprius	
	m. abductor pollicis longus	m. extensor digitorum profundus (proprius)				
Youlatos, 1999, 2000	m. abductor pollicis longus	m. extensor indicis et pollicis longus	m. extensor digiti tertii proprius		m. extensor digiti IV et V proprius	
Schön, 1968	m. abductor pollicis longus	m. extensor pollicis et indicis longus	m. extensor digiti tertii proprius		m. extensor digiti quinti et quarti proprius (digiti minimi of N.A.)	
Turnquist, 1983	m. abductor pollicis longus	-	m. extensor digitorum indicis et tertii proprius		m. extensor digiti quinti (et quarti) proprius	
Duckworth, 1904	m. extensor ossis metacarpi pollicis	m.extensor primi (secundi ?) internodii pollicis	m. extensor indicis	m.extensor digiti medii	m.extensor digiti minimi	
				m.extensor digiti medii et digiti annularis		m.extensor digiti minimi
Данилова, 1979	m. abductor pollicis longus	m. extensor pollicis longus	m. extensor indicis proprius		m. extensor digiti minimi	
Diogo, Wood, 2012	m. abductor pollicis longus	m. extensor pollicis longus	m. extensor indicis		m. extensor digiti quarti	m. extensor digiti minimi
Panyutina et al, 2015, Stevens et al. 1977, Синельников, Синельников, 1996	m. abductor pollicis longus	m. extensor pollicis longus	m. extensor indicis		m. extensor digitorum lateralis (minimi)	
Принято нами	m. abductor pollicis longus	m. extensor pollicis longus	m. extensor digiti secundi		m. extensor digitorum lateralis	

Таблица 1.2.1 Номенклатура длинных разгибателей пальцев глубокого слоя по данным разных авторов: обобщающие и дробящие названия.

поверхностной петлей *retinaculum extensorum*. Во-вторых, в онтогенезе *m. extensor digitorum lateralis* закладывается "в глубине", вместе с *m. extensor digiti secundi* (Čihák, 1991), т.е. его принадлежность к глубокому слою не вызывает сомнений, а начало на надмышцелке плеча объясняется лишь необходимостью оптимальной компоновки мышечных креплений в условиях ограниченного пространства.

В противоположность Aziz and Dunlap, 1986, мы не включаем *m. abductor pollicis longus* в *extensor digitorum profundus complex*, поскольку он не относится к группе разгибателей и по происхождению является супинатором кисти (*m. supinator manus* низших тетрапод (Straus, 1941)), и рассматриваем эти мышцы отдельно.

Поскольку структура строения мышц комплекса *extensor digitorum profundus* представляется нам очень запутанной, для облегчения понимания мы приводим их описания не только в тексте, в виде обобщенных описаний, но и в Приложении 3 в виде отдельных описаний по видам животных, проиллюстрированных схемами.

M. extensor pollicis longus

Общая информация. У всех исследованных нами и описанных в литературе видов приматов самой медиальной мышцей из описываемого комплекса глубоких разгибателей является *m. extensor pollicis longus*.

Начало. Эта мышца обычно начинается рядом с *m. abductor pollicis longus* от средней части локтевой кости дистальнее абдуктора, а также от межкостной перегородки. У разных видов обезьян варьирует протяженность начального апоневроза и положение на локтевой кости относительно соседних разгибателей. У большинства обезьян имеет одно брюшко, за исключением *Cebus*, у которых мы наблюдали его подразделение на два. Вытянутое мышечное брюшко переходит в свободное конечное сухожилие в средней или дистальной части предплечья.

Прикрепление. У широконосых обезьян в области дистальной части предплечья или кисти единое конечное сухожилие обычно расщепляется на два; которые обслуживают фаланги I и II пальцев, а у *Cebuella pygmaea* – на три к I-III пальцам. Сухожилие первого пальца крепится к дорсальной поверхности второй (последней) фаланги. Сухожилие второго и последующего пальцев, если они имеются, вливаются в дистальные сухожилия разгибателей соответствующих пальцев, в составе которых доходят до концевых фаланг.

Хотя набор пальцевых сухожилий *m. extensor pollicis longus* у приматов варьирует, однако при наличии нормально развитого I пальца эта мышца всегда посылает к нему сухожилие. При этом функционально описываемая мышца является разгибателем I-II, или I-III пальцев. Поскольку сухожилие ко второму (равно как и к третьему) пальцу никогда не замещает собой *m. extensor digiti secundi*, есть все основания считать, что добавочные латеральные брюшки являются производной именно *m. extensor pollicis longus* и, соответственно, весь комплекс является полным гомологом *m. extensor pollicis longus* человека.

В случае, когда первый палец редуцирован, мускул также может редуцироваться (*Ateles geoffroyi* (Turnquist, 1983)), или оканчиваться на рудиментарных скелетных структурах I пальца, например, у *Hylobates moloch*, *H. lar*, *H. pileatus* (Straus, 1941), может обслуживать второй палец и рудимент первого (*Ateles geoffroyi* (Dunlap et al., 1985)) и в редких случаях терять связь с первым пальцем и обслуживать только второй (Aziz and Dunlap, 1986).

M. extensor digiti secundi

Общая информация. Вторую, лежащую латеральнее, мышцу из группы глубоких разгибателей, мы называем *m. extensor digiti secundi*. Ее сухожилия, помимо II, могут обслуживать все пальцы, за исключением

первого. *m. extensor digiti secundi* расположен в глубоком слое дорсальных мышц предплечья.

Начало. У широконосых обезьян *m. extensor digiti secundi* начинается от локтевой кости и (иногда) от прилегающей к ней части межкостной мембраны предплечья, дистальнее *m. extensor pollicis longus*, с которым часто имеет общий начальный апоневроз. Из-за этого ряд исследователей рассматривают их как один мускул (Dunlap et al. 1985; Aziz and Dunlap, 1986; Hill, 1953). У *Leontopithecus* согласно Dunlap et al., (1985) эти мускулы образуют единый слой, дающий сухожилия к I-IV пальцам. К сожалению, из первичного описания невозможно сделать вывод о реальном распределении сухожилий каждого из разгибателей. На наших препаратах мышечные брюшки хорошо разделялись, а распределение пальцевых сухожилий было иным, чем указывает Dunlap et al. (1985).

Иногда *m. extensor digiti secundi* также плохо отделяется и даже имеет общий начальный апоневроз с *m. abductor pollicis longus* (Hill, 1957; Diogo, Wood, 2012). Упоминание о креплении *m. extensor digiti secundi* у *Cebus* на всей поверхности предплечья: на локтевой, лучевой костях и межкостной мембране (Hill, 1960), никем больше не подтверждено, и сам автор не приводит никаких дополнительных комментариев.

У некоторых полуобезьян описано дополнительное начало *m. extensor digiti secundi* на лучевой кости (*Tarsius* (Burmeister, 1846), *Galago senegalensis*¹² (Stevens, 1977)).

У гиббона и орангутана описано дополнительное начало *m. extensor digiti secundi* на плечевой кости (Deniker, 1885 цит. по Diogo, Wood, 2012), у гориллы и шимпанзе на лучевой (Sonntag, 1923; Diogo, Wood, 2012). У человека *m. exrensor digiti secundi* начинается только от локтевой кости (Синельников, Синельников, 1996).

¹² Исследование выполнено на 6 экземплярах

Количество брюшек *m. extensor digiti secundi* у приматов варьирует. У игрунок (*Callithrix*), *Alouatta* и *Chlorocebus* мускул имеет одно брюшко, переходящее в единое конечное сухожилие непосредственно перед кистевым сгибом. У *Leontopithecus*, *Cebus*, *Saimiri* и *Cacajao* мышечные волокна приходят на два самостоятельных пальцевых сухожилия (к II и III пальцам).

Прикрепление. Дистальные сухожилия мускула на уровне пясти обычно имеют более или менее выраженные соединительнотканые поперечные связи, однако такого же прочного объединяющего апоневроза, как у *m. extensor digitorum communis* они не образуют (Рисунок 1.2.1). Конечные сухожилия на уровне базальных (проксимальных) фаланг пальцев вливаются в соответствующие сухожилия *m. extensor digitorum communis*, подходя к ним, как правило, с постаксиальной стороны, в составе которых доходят до концевых фаланг.



Рисунок 1.2.1. Соединительнотканые поперечные связи конечных сухожилий глубоких разгибателей пальцев *Callithrix jacchus*.

Как сказано выше, количество пальцевых сухожилий *m. extensor digiti secundi* сильно варьирует. Согласно литературным данным, наиболее обычные варианты для приматов: II-III и II-IV, кроме того описаны варианты: I-III; II-V; II; III; III-IV; II и IV; II и V; III и V.

Самые распространенные варианты:

Вариант II-III

По нашим данным это самый типичный для широконосовых обезьян вариант распределения сухожилий рассматриваемой мышцы, мы обнаружили его почти у всех исследованных нами объектов.

У многих полуобезьян, низших узконосых обезьян (за исключением павианов), а также из высших узконосых у тяжелых полубрахиаторов орангутанов также преобладает вариант II-III (Aziz and Dunlap, 1986; Diogo, Wood, 2012; Hill, 1953, 1957, 1960; Straus, 1941; Stevens, 1977; Turnquist, 1983).

Вариант II-IV

Нами отмечен только у *Cebuella pygmaea* (единое конечное сухожилие подразделяется на три пальцевых тяжа на уровне пясти). Согласно литературным данным, этот вариант встречается из широконосых у *Callithrichidae* (Aversi-Ferreira, 2010; Aziz and Dunlap, 1986; Diogo, Wood, 2012), у капуцинов (Aversi-Ferreira, 2010; Dunlap et al, 1985), у *Pithecia* (Diogo, Wood, 2012; Ziemer, 1972, по Aversi-Ferreira, 2010).

Кроме того, этот вариант, так же как и вариант II-III, встречается у полуобезьян (цитируют разных авторов Diogo and Wood, 2012). У павианов вариант II-IV встречается как исключение (Kaneff, 1980). У гиббонов (настоящие брахиаторы) вариант II-IV наиболее обычный (Straus, 1941; Diogo, Wood, 2012).

Вариант II

У широконосых нами не был обнаружен. Единственное упоминание о таком экзотическом для низших обезьян управлении исключительно II

пальцем, мы обнаружили у Гремяцкого (1933) для *Callithrix jacchus*.

Среди низших узконосых обезьян этот вариант отмечен как исключение для *Papio* (Kaneff, 1980). И, напротив, среди гоминин такое управление становится довольно распространённым (Aversi-Ferreira, 2010; Diogo, Wood, 2012; Sonntag, 1923; Юровская, 1974). Этот вариант является нормой у человека (Синельников, Синельников, 1996). Любопытно отметить, что этот вариант встречается у некоторых тупай, например, *Tupaia belangeri* (Panyutina, 2015), и отмечался как вариант для некоторых лориевых: *Nycticebus pygmaeus* (Diogo, Wood, 2012), *Nycticebus* (Hill, 1953) и *Loris* (Murie, Mivart, 1872).

Редкие вариации:

Вариант I-III

Отмечен только у одного экземпляра *Pongo* (Diogo, Wood, 2012).

Вариант II-V

Нами не был обнаружен. По литературным данным, приводимым Diogo, Wood (2012), как вариант встречается у полуобезьян. Diogo также дает ссылки на ряд авторов, обнаруживших такое распределение сухожилий у *Hylobates*, и как редкий вариант (5%) у *Pongo*.

Вариант III

Отмечен нами у ревуна (*Alouatta*). Тоже самое на нескольких экземплярах ревунов наблюдал Youlatos (1999). Упоминают такой вариант у игрунковых, а именно у *Saguinus* (Hill, 1953; Straus, 1941). Еще раз отметим, что большинство других исследователей описывают у *Callithrix jacchus* варианты II-IV, или реже II-III (Diogo, Wood, 2012).

Вариант III-IV

Такой вариант среди широконосых обезьян нами был обнаружен только у одного экземпляра *Cebuella*: сухожилие расщеплялось на тыльной стороне запястья и направлялось к III и IV пальцам, которые т.о. являются лишь ветвями общего конечного сухожилия. Такое же строение конечного

сухожилия обнаружил Dunlap et al. (1985) у одного экземпляра *Callimico goeldii* (*Callithrichidae*). У *Callithrix jacchus* Beattie (1927) описал¹³ единственное сухожилие этого мускула, обслуживающее III палец, но он упоминает также об очень тонком сухожильном пучке, идущем к IV пальцу. Diogo, Wood (2012) относит эти случаи к варианту II-IV.

Кроме того, вариант III-IV был обнаружен Dunlap et al. (1985) у двух видов коат: *Ateles geoffroyi* (2 экземпляра), *Ateles paniscus* (1 экземпляр) и у *Lagothrix lagotricha* (1 экземпляр).

Вариант гориллы

Весьма необычно выглядит место прикрепления конечных сухожилий *m. extensor digiti secundi* у гориллы. Отклонений в строении этой мышцы у гориллы описано немного, и все они представлены дополнительным (или исключительным) окончанием ее конечных сухожилий на костях запястья: *ossa capitatum et hamatum* (Raven, 1950), или III и IV пястных костях (Diogo, Wood, 2012).

Самые редкие варианты с "пропуском сухожилия":

Вариант II и IV

Nycticebus (Barnard, 1876), *Pan* (Straus, 1941)

Вариант II и V

Nycticebus (Barnard, 1876)

Вариант III и V

Callicebus (Hill, 1953), *Alouatta* (Hill, 1953)

¹³ Были исследованы 14 экземпляров

НОМЕРА ПАЛЬЦЕВ	2-3	2-4	1-3	2-5	2	3	3-4	2 и 4	2 и 5	3 и 5
Тупайя					Л					
Полуобезьяны	Л	Л		Л						
<i>Nycticebus pygmaeus</i> , <i>Loris</i>					Л			Л	Л	
Широконосые	Л									
Игрунковые		Л								
<i>Saguinus</i>						Л				
<i>Callimico goeldii</i>							Л			
<i>Cebuella pygmaea</i>							МЫ			
<i>Callithrix penicillata</i>	МЫ									
<i>Callithrix jacchus</i>		МЫ			Л		Л			
<i>Leontopithecus rosalia</i>	МЫ									
<i>Callicebus</i>										Л
<i>Saimiri sciureus</i>	МЫ									
<i>Sapajus apella</i>	МЫ	Л								
<i>Cebus capucinus</i>	МЫ									
<i>Alouatta seniculus</i>						МЫ				Л
<i>Cacajao calvus</i>	МЫ									
<i>Pithecia</i>		Л								
<i>Ateles geoffroyi</i> , <i>paniscus</i>							Л			
<i>Lagothrix lagotricha</i>							Л			
Низшие узконосые	Л									
<i>Chlorocebus sabaues</i>	МЫ									
<i>Papio</i>		Л			Л					
<i>Hylobates</i>		Л		Л						
<i>Pongo</i>	Л		Л	Л						
Hominae					Л					
<i>Pan</i>								Л		
<i>Homo</i>					Л					

Таблица 1.2.2. Вариации конечных сухожилий разгибателя второго пальца по нашим (мы) и литературным (л) данным.

Аномалии человека

При описании разнообразия строения разгибателя второго пальца нельзя игнорировать изучение его аномалий у человека, поскольку эти исследования основаны на значительно больших выборках, чем исследования других приматов.

Множественность сухожилий *m. extensor digiti secundi* встречается в качестве аномалии у людей с трисомией. Большинство данных по таким нарушениям получено на пренатальном материале. По мнению некоторых исследователей, добавочные эмбриональные мышцы ненадолго появляются и

сразу же исчезают в ходе дальнейшего эмбриогенеза (Gasser, 1967; Cihak, 1977 цит. по Aziz and Dunlap, 1986). Проведя тщательный анализ вариаций *m. extensor digiti secundi*, Aziz and Dunlap (1986) приходят к заключению, что *m. extensor indicis proprius* является постнатальным остатком более разветвленной эмбриональной мышцы, которая дает сухожилия и к III-IV пальцам.

Кроме того, среди трисомных аномалий отмечено также сползание начала *m. extensor digiti secundi* в дистальном направлении вплоть до костей запястья (Aziz and Dunlap, 1986), что правомерно можно считать проявлением предкового состояния (см. ниже).

M. extensor digitorum lateralis

Общая информация. В комплекс глубокого сгибателя пальцев в нашем понимании, как уже было сказано, входит и латеральный разгибатель пальцев (*m. extensor digitorum lateralis*).

Начало. Латеральный разгибатель пальцев обычно начинается от латерального надмышцелка плечевой кости, у *Saimiri* кроме этого еще и от головки лучевой кости и суставной сумки локтевого сустава. У большинства рассмотренных видов мышца в проксимальной трети разделяется на два головки (у *Cebuella pygmaea* оно лишь одно). У разных видов варьирует место перехода брюшка в конечное сухожилие и расщепление последнего на несколько пальцевых тяжей.

Прикрепление. На кисти оба конечных сухожилия могут быть связаны тонкими соединительнотканными апоневрозами с сухожилиями *m. extensor digiti secundi*. Конечные сухожилия подходят к IV и V пальцам с постаксиальной стороны (медиальное к IV, латеральное к V), и вливаются в сухожилия *m. extensor digitorum communis* на уровне дистальной части проксимальных фаланг (у *Leontopithecus rosalia* над первым межфаланговым суставом); в составе сухожилий общего разгибателя доходят до основания

ногтевых фаланг. У всех исследованных нами широконосовых обезьян *m. extensor digitorum lateralis* типичным образом управляет IV-V пальцами.

У большинства полуобезьян *m. extensor digitorum lateralis* управляет двумя (IV-V) пальцами, но у лори (*Nycticebus* и *Loris*) часто только одним (V) (Diogo, Wood, 2012; Hill, 1953, 1960; Данилова, 1979).

Пара случаев, описанных в литературе, когда остается только одно сухожилие, скорее всего, касаются аномалий. Hill (1957) наблюдал одно сухожилие у *Callimico*, идущее к IV пальцу, и Гремяцкий (1933) приводит описание единственного сухожилия к V пальцу у *Callithrix*, а Hill (1960) у *Cebus*.

К аномалиям можно отнести пару случаев, описанных в литературе: управление только IV пальцем у *Papio hamadryas* (Hill, 1970) и только V пальцем – случай, описанный Jouffroy (1962) на левой лапе *Colobus guereza*.

У гиббонов в норме *m. extensor digitorum lateralis* управляет только V пальцем. У остальных высших человекообразные наблюдается разброс вариантов (IV-V или только V), что, возможно, связано с их большей изученностью и доступностью материала для анатомирования.

У *Pongo* IV-V (чаще) и V, у *Gorilla* IV, IV-V (чаще), V, у *Pan* IV-V и V (чаще) (Diogo, Wood, 2012; Sonntag, 1923).

У человека в норме *m. extensor digitorum lateralis* управляет исключительно V пальцем, но известны и аномальные варианты с двумя сухожилиями к IV-V пальцам (Синельников, Синельников, 1996; Данилова, 1979; Kaneff, Cihak, 1970).

m. extensor pollicis brevis* и *m. abductor pollicis longus

Общая информация. Среди млекопитающих только у гиббона и человека *m. extensor pollicis brevis* выделяется как самостоятельная мышца. По происхождению этот мускул отщепляется от *m. abductor pollicis longus*, в противоположность длинному разгибателю большого пальца (*m. extensor*

pollicis longus), который закладывается вместе с разгибателем второго пальца (*m. extensor digiti secundi*) (Данилова, 1979; Diogo, Wood, 2012, Panyutina et al. 2015).

Начало.

У всех исследованных нами приматов *m. abductor pollicis longus* начинался на обеих костях предплечья и межкостной мембране. У игрунок наблюдалось самое проксимальное начало мышцы на лучевой кости (сразу за головкой). У саймири, капуцина, ревуна и уакари лучевое начало *m. abductor pollicis longus* заметно смещено в дистальном направлении, что, вероятно, можно объяснить сильным развитием у этих приматов ульнарной головки *m. supinator*. Локтевое начало *m. abductor pollicis longus* уакари, в отличие от остальных видов, также оказалось смещено в дистальном направлении (дистальнее начала *m. extensor pollicis longus*).

По литературным данным, *m. abductor pollicis longus* начинается от лучевой и локтевой костей и от *membrane interossea* у большинства обезьян и человека (Diogo, Wood, 2012); такое же состояние наблюдается у тупай (Панютина, 2010), крысы (Гуртовой, 1992) и летяги (Соловьева, 2013). Однако у галаго (Stevens, 1977), лемура (Diogo, Wood, 2012) и, по данным Самсонова, у всех грызунов (Самсонов, 1953) эта мышца начинается только от лучевой кости. У шерстокрылов (Панютина, 2010) и иногда у гиббона *m. abductor pollicis longus* начинается только от локтевой кости и межкостной перегородки (Hill, 1953), и как у человека (Straus, 1941).

Прикрепление. У капуцина, ревуна и зеленой мартышки мы наблюдали неполное расщепление *m. abductor pollicis longus*. При этом *m. abductor pollicis longus* ревуна в своей дистальной части образовывал широкий конечный апоневроз, состоящий из двух сливающихся полос, в области запястья переходящий в двойное сухожилие, прикрепляющееся к преполлексу. У одного экземпляра обыкновенного капуцина (*Cebus capucinus*) конечное сухожилие *m. abductor pollicis longus* не проявляло признаков двойственности. У другого экземпляра капуцина (*Sapajus apella*.)

конечное сухожилие *m. abductor pollicis longus* расщеплялось примерно в середине предплечья на толстое постаксиальное и тонкое преаксиальное сухожилия, тем не менее прилежащие друг к другу на всем протяжении и прикрепляющиеся совместно к *praepollex* и основанию I пястной кости. У 8 экземпляров *Cebus libidinosus*, исследованных Aversi-Ferreira (2010), *m. abductor pollicis longus* тоже имел единое брюшко и два рано разделившихся конечных сухожилия, которые прикреплялись к I пястной кости и суставной сумке между *os trapezium* и I пястной. Наиболее далеко зашла дифференциация у зеленой мартышки: в дистальной части мышцы волокна собираются в два отдельных сухожилия, из которых одно заканчивается на основании I пястной кости, а второе на *praepollex*. У мартышек, исследованных Diogo (*Cercopithecus Diana*) и другими авторами (*Cercopithecus mitis* – Hill, 1966, и *Cercopithecus nictitans* – Lewis, 1989), не было обнаружено двойное сухожилие, зато оно описано у гульманов и макаков (Diogo, Wood, 2012).

Потенциально общее происхождение длинного абдуктора и короткого разгибателя большого пальца (Gegenbauer, 1887 по Данилова, 1979) можно наблюдать у приматов в виде раздвоенного конечного сухожилия *m. abductor pollicis longus*: у полуобезьян (индри), широконосых (капуцины), узконосых (макаки, павианы, колобусы, гульманы) и у всех гоминид (орангутаны, гориллы, шимпанзе) (Diogo, Wood, 2012). Судя по нашим и литературным данным, ближе всего к формированию *m. extensor pollicis brevis* подошли зеленые мартышки.

У гориллы по литературным данным *m. abductor pollicis longus* нередко имеет двойное конечное сухожилие, причем одной тонкой веточкой дотягивается до основания проксимальной фаланги большого пальца (Pira, 1913; Chapman, 1878 цит. по Diogo, Wood, 2012), что дало основание этим и некоторым другим авторам (Жеденов, 1962) говорить о наличии у гориллы *m. extensor pollicis brevis*. Однако в ряде случаев *m. abductor pollicis longus* у гориллы начинается только от локтевой кости и межкостной мембраны и

заканчивается неделимым сухожилием на первой пястной кости (Diogo, Wood, 2012).

У шимпанзе разными авторами описаны варианты строения *m. extensor pollicis brevis* – отдельное брюшко, но плохо отделимое от *m. abductor pollicis longus*; отщеп от конечного сухожилия *m. abductor pollicis longus*, полное отсутствие мышцы (Diogo, Wood, 2012).

Некоторые исследователи, обнаружив двойное сухожильное окончание *m. abductor pollicis longus*, а иногда и нечеткое разделение его брюшка в дистальной части, называют эту структуру *m. extensor pollicis brevis*. Например, Lewis (1989) описывает *m. extensor pollicis brevis* у шимпанзе и орангутана, Kallner, 1956 – у орангутана, Pira (1913), Jouffroy (1971, цит. по Diogo, Wood, 2012) и другие – у гориллы. Мы согласны с Diogo (Diogo, Wood, 2012), что не следует впадать в такое искушение и считать часть сухожилия *m. abductor pollicis longus* самостоятельной мышцей и чертой, присущей всем гоминидам.

У гиббонов самостоятельно мышечное брюшко *m. extensor pollicis brevis* присутствует в подавляющем большинстве случаев, и лишь проксимально сливается с *m. abductor pollicis longus* (Diogo, Wood, 2012).

У человека этот мускул обычно присутствует как самостоятельный. Однако о его происхождении свидетельствует статистика аномалий: по данным Kaneff, исследовавшего 200 рук, у 1% людей *m. extensor pollicis brevis* полностью отсутствует, а у 5% редуцирован до добавочного сухожилия *m. abductor pollicis longus* (Diogo et al., 2012).

Наиболее обычным и плезиоморфным состоянием для териевых млекопитающих является прикрепление *m. abductor pollicis longus* на основании I пястной кости и преполлексе (у подавляющего большинства млекопитающих), в то время как *m. extensor pollicis brevis* у человека (Синельников, Синельников, 1996) и гиббона (Diogo, Wood, 2012) оканчивается на основании проксимальной фаланги большого пальца.

1.2.2 Мышцы сгибательной поверхности предплечья

В вентральной группе мышц предплечья, как и в дорсальной можно выделить несколько слоев, однако вентральная мускулатура развита сильнее и представлена большим числом мышц, которые располагаются в четыре слоя (в отличие от двух слоев на дорсальной стороне).

m. epitrochleoanconeus medialis

m. pronator teres

m. flexor carpi radialis

m. palmaris longus

m. flexor digitorum superficialis

m. flexor digitorum profundus

m. fdp caput humerale superficiale

m. fdp caput humerale profunda

m. fdp caput humerale radiale

m. fdp caput humerale ulnare

m. fdp caput radiale

m. fdp caput olecrani

m. fdp caput ulnare

m. flexor carpi ulnaris

m. pronator quadratus

1.2.2.1 Вентральные сгибатели локтевого сустава

m. epitrochleoanconeus medialis

Общая информация. У всех препарированных нами экземпляров обезьян присутствовал хорошо выраженный *m. epitrochleoanconeus medialis*. По данным Diogo, Wood (2012) (*m. epitrochleoanconeus* по его терминологии) в норме у большинства эутериевых млекопитающих, включая *Cynocephalus*, *Tupaia*, и таких приматов, как *Lemur*, *Propithecus*, *Tarsius*, *Pithecia*, *Callithrix*, *Aotus*, *Saimiri*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Colobus*, *Papio* и *Pan* является самостоятельной, хорошо обособленной мышцей. В то время как у *Loris*,

Nycticebus, Hylobates, Pongo, Gorilla m. epitrochleoanconeus medialis обычно как самостоятельная мышца не выражена. У человека *m. epitrochleoanconeus medialis* также в норме не встречается (Синельников, Синельников, 1996).

Начало. Небольшая мышца, начинается от верхнего края медиального надмыщелка плечевой кости. *M. epitrochleoanconeus medialis* у акари можно подразделить на две порции. Волокна глубокой и более проксимальной порции начинается на самой верхушке локтевого отростка и идут к надмыщелку. Поверхностная порция начинается от локтевого отростка дистальнее вместе с началом *m. flexor carpi ulnaris* и поэтому направление их волокон немного иное.

Прикрепление. Заканчивается на верхней части локтевого отростка.

m. pronator teres

Начало. Крупная мышца, начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости. Имеет общий начальный апоневроз с *m. flexor carpi radialis* и *m. flexor digitorum profundus* (у обыкновенной, черноухой, карликовой игрунок); с *m. flexor carpi radialis* (на три четверти своей длины) и с лучевой головкой *m. flexor digitorum profundus* (у ревуна, акари, зеленой мартышки); только с *m. flexor digitorum profundus* (у львиной игрушки); с *m. flexor carpi radialis* и *m. flexor digitorum superficialis* примерно на протяжении трети длины предплечья (у капуцинов и саймири).

Прикрепление. Коротким толстым апоневрозом на латеральном крае лучевой кости в средней части предплечья дистальнее окончания супинатора (черноухая, карликовая и львиная игрушки); в начале дистальной трети (обыкновенная игрунка, ревунок, акари, зеленая мартышка), при этом у игрушки – "маясисто".

1.2.2.2 Сгибатели запястья

m. palmaris longus

Общая информация. Самая поверхностная мышца в ладонном комплексе предплечья, лежит непосредственно под кожей. И самая слабая

мышца. У некоторых обезьян (чаще у гориллы и шимпанзе), а также у человека может отсутствовать в 5% случаев (Diogo, Wood, 2012; Sonntag, 1923; Юровская, 1973; Синельников, Синельников, 1996). Однако у обезьян, регулярно использующих четвероногое хождение, ладонная мышца не только всегда сохраняется, но и неплохо развита. Эта мышца всегда присутствует у стопоходящих представителей отрядов насекомоядных, грызунов и хищных, обязательно прикрепляясь у них помимо ладонного апоневроза к гороховидной кости. По крайней мере именно этим объясняет ее сохранение у обезьян Данилова (1979).

Начало. Как и большинство сгибателей, длинная ладонная мышца начинается от средней части медиального надмыщелка плечевой кости. Однако у нашего экземпляра львиной игрушки ладонная мышца начиналась непосредственно только от начального апоневроза *m. flexor digitorum superficialis*. На уровне второй четверти предплечья начальный апоневроз поверхностного сгибателя формирует желобок, в котором помещается небольшое мышечное брюшко *m. palmaris longus*.

Но даже когда ладонная мышца начиналась непосредственно от надмыщелка плечевой кости, она всегда имела общий начальный апоневроз с *m. flexor digitorum superficialis* на том или ином протяжении. Кроме того, у карликовой, обыкновенной, черноухой игрунок и саймири: с *m. flexor carpi ulnaris* и *m. flexor carpi radialis*; а у капуцинов, ревуна, уакари, зеленой мартышки с *m. flexor carpi ulnaris*.

Прикрепление. Тонкое брюшко ладонной мышцы переходит в длинное тонкое сухожилие, которое, пройдя под удерживателем сгибателей, вливается в ладонный апоневроз. Ладонный апоневроз выстилает среднюю часть ладони, связан соединительнотканными тяжами с удерживателем сгибателей, кожей возвышения мизинца, а также кожей пальцевых подушечек (по линиям, видимым на коже), с *os pisiforme*, и имеет анастомозы с ниже лежащими слоями. У игрунок ладонный апоневроз прикрепляется и к *os scaphoideum*.

m. flexor carpi radialis

Начало. Обычно у большинства приматов (включая человека), и у других млекопитающих (в том числе у тупайи, шерстокрылов, крыс) лучевой разгибатель запястья начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости. Что мы и наблюдали у всех исследованных нами видов. У шимпанзе, гориллы и орангутана к плечевому началу добавляется начало от лучевой кости. Относительно двойственного начала этой мышцы у гиббонов вопрос пока остается открытым: по данным одних исследователей, мышца начинается исключительно от плечевой кости, по данным других имеет и лучевое начало (Diogo, Wood, 2012).

Прикрепление. Лучевой сгибатель у приматов обычно прикрепляется к основанию II пястной кости. Хотя встречаются (не очень надежные, с точки зрения Diogo, Wood, 2012) сообщения о прикреплении конечного ухажилия у многих видов приматов не только ко II, но и к III пястной костям (Stevens, 1977; Sonntag, 1923; Гремяцкий, 1933; Данилова, 1979; Hill, 1970). По данным Jouffroy (1971) и Leche (1886) у тупайи лучевой разгибатель оканчивается на II и/или III пястных костях, у крыс только на III (Гуртовой, 1992), у некоторых толстых лори (коуканг) и шерстокрыла эта мышца прикрепляется к *os trapezoid* и/или *trapezium* (Diogo, Wood, 2012).

Одновременное окончание лучевого разгибателя на II и III пястных костях Diogo считает синапоморфией у *Haplorhini*. В отношении синапоморфности дополнительного лучевого начала у высших узконосых, Diogo не делает заключения, поскольку остается открытым вопрос, что является нормой для гиббонов: наличие или отсутствие лучевого начала (Diogo et al., 2012).

Основная функция лучевого сгибателя запястья – сгибание кисти, при максимальном напряжении мышца способна пронирировать предплечье и кисть (Данилова, 1979). Вероятно, именно с пронирующей функцией может быть связано распространение начального апоневроза на лучевую кость у обезьян, использующих хождение с опорой на кулаки.

m. flexor carpi ulnaris

Начало. У наших экземпляров обезьян локтевой сгибатель запястья представлял собой крупную перистую мышцу, начинающуюся двумя головками: 1) от медиального надмыщелка плечевой кости и суставной сумки плечелоктевого сустава; 2) от локтевого отростка и медиального края локтевой кости, и от фасции предплечья;

у игрунок от локтевой кости на протяжении двух третей ее длины;

у капуцинов, саймири от локтевой кости в ее проксимальных двух третях;

у ревуна от локтевой кости на протяжении почти всей ее длины;

у уакари от локтевой кости на протяжении двух третей.

Имеет общий начальный апоневроз с *m. palmaris longus* и *m. flexor digitorum superficialis*.

Таким же образом у многих млекопитающих не приматов, в том числе у крыс и тушканчиков, локтевой сгибатель запястья имеет плечевое (на медиальном надмыщелке) и локтевое (часто от венечного отростка) начало (Diogo, Wood, 2012; Jouffroy, 1971). Двойное (плечевое и локтевое) начало имеет локтевой сгибатель и у большинства приматов, а также общий начальный апоневроз с соседними мышцами (Diogo, Wood, 2012; Beattie 1927; Stevens, 1977; Hill, 1953; Sonntag, 1924). Только у гиббонов, по данным многих исследователей, обнаруживается у одних экземпляров двойное начало, у других только от локтевой кости (Diogo, Wood, 2012). У человека локтевой сгибатель также имеет две головки: плечевую (от надмыщелка) и локтевую (от локтевого отростка и задней поверхности локтевой кости) (Синельников, Синельников, 1996).

Прикрепление. По нашим данным, локтевой сгибатель запястья всегда оканчиваясь на гороховидной кости, далее переходит в две коротких толстых связки: одна соединяет *os pisiforme* с *os hamatum*, другая идет к головке пястной кости V. Аналогичным образом мышца прикрепляется и у человека (Синельников, Синельников, 1996).

У других приматов локтевой сгибатель подобным образом оканчивается сухожилием на гороховидной кости, но может продолжаться от гороховидной кости через дополнительное сухожилие к пястной V, например, у многих полуобезьян (*Propithecus verreauxi*, *Lemur catta*, *Tarsius syrichta*, *Nycticebus pygmaeus*, *Nycticebus pygmaeus*, *Loris tardigradus* (Diogo, Wood, 2012), сенегальского галаго (Stevens, 1977) и у игрунковых (Hill, 1957).

Локтевой сгибатель запястья сгибает кисть и предплечье, производит ульнарное отведение кисти. У приматов, часто использующих четвероногое хождение, гороховидная кость, как правило, увеличена в размерах и палочковидна. По наблюдениям Даниловой (1979), у четвероного-ходящих животных (включая приматов) обнаруживается любопытная закономерность, выражающаяся в преобладающем развитии лучевых разгибателей и локтевого сгибателя кисти по сравнению с локтевым разгибателем и лучевым сгибателем.

1.2.2.3 Сгибатели пальцев

Наиболее разнообразными в строении и интересными с функциональной точки зрения среди сгибателей оказались поверхностный (*m. flexor digitorum superficialis*) и глубокий (*m. flexor digitorum profundus*) сгибатели пальцев. Результаты наших исследований мы сравнили с данными взятыми из литературных источников и попытались максимально обобщить основные особенности в строении этих мышц: начальный апоневроз, число брюшек и конечные сухожилия.

1.2.2.3.1 Глубокий сгибатель пальцев

В противоположность классическому порядку рассмотрения, мы описываем глубокий сгибатель пальцев раньше поверхностного, поскольку для описания коротких головок поверхностного сгибателя необходимо знание о строении головок глубокого.

m. flexor digitorum profundus (Таблица 1.2.5)

Общая информация. Как следует из названия, расположен глубже поверхностного сгибателя на предплечье. Является наиболее сильно развитой мышцей на пальмарной части предплечья, имеет несколько головок и управляет всеми пятью пальцами.

Начало. Начинается несколькими головками (у большинства исследованных нами видов четыремя) от медиального надмыщелка плечевой кости, от локтевого отростка и тела локтевой кости, от лучевой кости и межкостной мембраны:

m. fdp caput humerale

m. fdp caput radiale

m. fdp caput olecrani

m. fdp caput ulnare

У игрунок плечевая головка часто подразделяется на две, конечное сухожилие каждой из которых сливается с конечным сухожилием разных головок, и управляют разными пальцами:

m. fdp caput humero-radiale

m. fdp caput humero-ulnare

Некоторые исследователи используют двойное название, обозначая плечевое начало как надмыщелковое: например, Hill (1960) для капуцинов помимо лучевой и локтевой головок, выделяет *s. condyle-radialis* и *s. condyle-ulnaris*.

Кроме того, у большинства широконосых обезьян можно выделить еще дополнительную поверхностную плечевую головку, связанную с поверхностным сгибателем пальцев. Тогда, учитывая эту головку, остальные плечевые головки (если их две, как у игрунок), или головку (если она одна, как у большинства остальных широконосых) следует называть глубокими головками.

Учитывая все выше сказанное, наиболее полный набор головок глубокого разгибателя у широконосых обезьян будет выглядеть следующим образом:

m. fdp caput humerale superficiale
m. fdp caput humerale profundum radiale
m. fdp caput humerale profundum ulnare
m. fdp caput radiale
m. fdp caput olecrani
m. fdp caput ulnare

Важно отметить, что у человека, а также у макака, гориллы, орангутана и шимпанзе глубокий сгибатель не имеет начала на плечевой кости, и все мышечное брюшко начинается от проксимальной половины передней поверхности локтевой кости и межкостной перепонки предплечья (Diogo, Wood, 2012, Синельников, Синельников, 1996).

На строении поверхностной головки следует остановиться подробнее. *Caput humerale superficiale* представляет собой маленькую мышечную порцию, переходящую в конечное сухожилие уже в проксимальной части предплечья. Если приподнять краешек мышечного брюшка *m. flexor digitorum superficialis*, сразу под ней с ее постаксиального края видна эта головка, а дистальнее замечен небольшой "сухожильный промежуток" (собственно конечное сухожилие этой мышечной головки), от которого отходит 1-2 мышечных пучка *m. flexor digitorum superficialis*, дающие прободенные сухожилия к V и IV, и иногда к II пальцам. Только у единичных экземпляров *Callithrix jacchus* и *Leontopithecus rosalia* "сухожильный промежуток" (конечное сухожилие *s. humerale superficiale*) с поверхности может быть не замечен, поскольку окончание мышечных волокон *m. flexor digitorum profundus* и начало волокон *m. flexor digitorum superficialis* оказалось очень близко расположенным.

Прикрепление. Каждая головка формирует конечное сухожилие, которые перед входом в канал удерживателя сгибателей в той или иной степени объединяются в единую сухожильную пластинку. У игрунок конечные сухожилия IV и V не сливаются полностью с остальными, но проходят под удерживателем плотно упакованными в соединительнотканый чехол (Рисунок 1.2.2.).

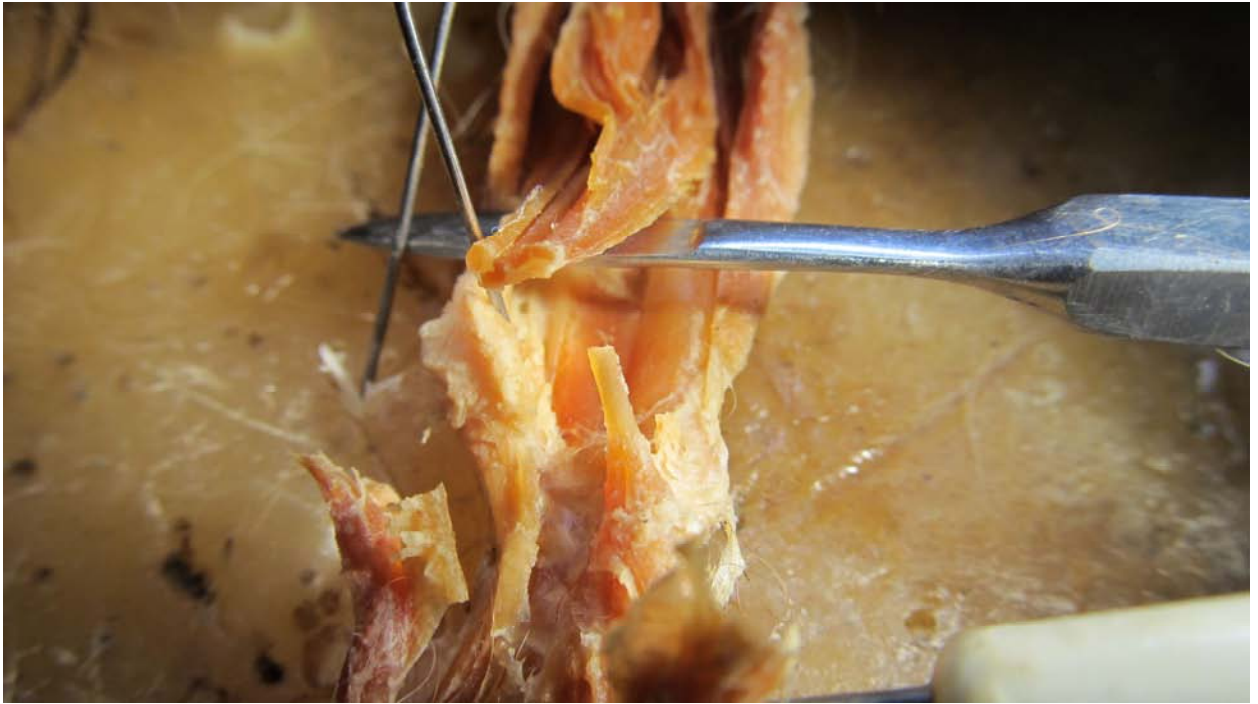


Рисунок 1.2.2. Срез сухожильной пластинки глубокого сгибателя, слева видны отдельные сухожилия к V и IV пальцам, справа общее сухожилие I-III (*Callithrix jacchus*).

На кисти сухожильная пластинка всех широконосых обезьян делится на пять одинаковых сухожилий, снабжая соответственно I-V пальцы. К I, II и III волокна идут преимущественно от *s. radiale* и *s. humerale*, к IV и V от *s. olecrani* и *s. ulnare*. У зеленой мартышки сухожилие к I пальцу формируется не из самого радиального участка соответствующей головки, а из средней части общей сухожильной пластинки. На кисти конечные сухожилия проходят сквозь сухожильные "колечки", образованные *m. flexor digitorum superficialis*, прободают его же сухожилия; далее тянутся до ногтевых фаланг где крепятся четырьмя "ножками" к головке средней фаланги и по всей ладонной поверхности конечной фаланги.

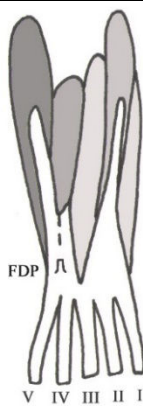
<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>Sapajus apella</i>	<i>Callithrix penicillata</i>	<i>Cebus capucinus</i>	<i>Callithrix jacchus</i> <i>Leontopithecus rosalia</i>	<i>Alouatta seniculus</i>	<i>Saimiri sciureus</i>	<i>Chlorocebus sabaes</i>
<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	<i>c. humerale superficiale</i>	нет
<i>c. humerale profundum</i> 2 брюшка: <i>c. humerale-ulnare</i> и <i>c. humerale-radiale</i>	<i>c. humerale profundum</i> 1 брюшко	<i>c. humerale profundum</i> 2 брюшка: <i>c. humerale-ulnare</i> и <i>c. humerale-radiale</i>	<i>c. humerale profundum</i> 1 брюшко	<i>c. humerale profundum</i> не четко подразделяется на 2 брюшка	<i>c. humerale profundum</i> 1 брюшко	<i>c. humerale profundum</i> 1 брюшко	<i>c. humerale profundum</i> 1 брюшко
							
Конечные сухожилия V и IV не сливаются с сухожилиями I, II и III, но упакованы в общий соединительно-тканый чехол.	Единая сухожильная пластинка	Конечные сухожилия V и IV не сливаются с сухожилиями I, II и III, но упакованы в общий соединительно-тканый чехол.	Единая сухожильная пластинка	Конечные сухожилия V и IV не сливаются с сухожилиями I, II и III, но упакованы в общий соединительно-тканый чехол.	Единая сухожильная пластинка	Конечные сухожилия IV и V частично сливаются друг с другом, тоже I – III, и частично сливаются вместе	Единая сухожильная пластинка
Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу в основном от края <i>c. radiale</i>	Сухожилие к I пальцу от средней части общей сухожильной пластинки

Таблица 1.2.3. Схематическое изображение *m. flexor digitorum profundus*.

m. flexor pollicis longus

Общая информация. Как видно уже из описания глубокого сгибателя пальцев (который дает сухожилия ко всем пяти пальцам), у широконосых обезьян нет самостоятельной мышцы, сгибающей большой палец, как у человека. Однако, поскольку у некоторых исследователей, например, у Гремяцкого (1933) эта мышца фигурирует в описаниях, хотя на самом деле имеется ввиду сухожилие глубокого сгибателя к большому пальцу, то мы обсудим некоторые детали, касающиеся этой мышцы.

У большинства широконосых обезьян, по нашим наблюдениям сухожилие к большому пальцу дает глубокий сгибатель, причем наравне с сухожилиями к остальным пальцам. Т.е. сухожилие выделяется из общей сухожильной пластинки, как и остальные, по порядку. Из чего следует вывод, что сгибательные движения всех пяти пальцев сопряжены друг с другом, и более тонкая регулировка осуществляется короткой мускулатурой.

Однако у нашего экземпляра уакари сухожилие к I пальцу выделялось из поверхности сухожильной пластинки в ее средней части (Таблица 1.2.4). Литературных данных по этому вопросу обнаружить не удалось.

Точно таким же образом у зеленой мартышки, по нашим данным (Таблица 1.2.3), а также у макак и колобусовых (по данным Hill, 1953), сухожилие, идущее к большому пальцу, начинается в середине сухожильной пластинки, причем выглядит более слабым в сравнении с сухожилиями к остальным четырем пальцам.

Таким образом, у всех приматов, за исключением только гиббона и человека, сгибатель большого пальца еще не выделяется в самостоятельную мышцу (Diogo, Wood, 2012). В литературе иногда встречаются утверждения, что эта мышца есть у некоторых обезьян и даже полуобезьян, однако это объясняется некорректным использованием номенклатуры. Обычно в таких случаях авторы имеют в виду наличие сухожилия глубокого сгибателя пальцев, идущего к большому пальцу (Diogo et.al., 2012). Так, например, многие авторы рассуждают о тенденции к рудиментации этой мышцы у всех

антропоидов, включая гиббонов, что обычно связывают со специализацией к брахиации (Гремяцкий, 1933). Иногда наблюдается даже редукция сухожилия к большому пальцу. Например, у орангутана глубокий сгибатель пальцев не дает тяжа к 1-му пальцу (и сам палец у орангутана недоразвит, обычно даже лишен ногтевой пластинки) (Жеденов, 1962). Diogo на основе собственных данных и ссылаясь на многочисленные литературные источники (в частности Straus, 1942 и Miller, 1952 цит. по Diogo, Wood, 2012), пишет, что сухожилие глубокого сгибателя к большому пальцу у *Colobus*, *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* часто отсутствует или тощее, за исключением нескольких видов рода *Pan*, у которых сухожилие к большому пальцу было таким же как к остальным пальцам (Diogo, Wood, 2012; Hill, 1953).

И только у гиббона, как и у человека, сгибатель большого пальца – это самостоятельная, независимая мышца (Diogo, Wood, 2012). Однако согласно электромиологическим исследованиям Susman (1994, цит. по Diogo, Wood, 2012), хотя мышца имеет собственное брюшко и отдельное сухожилие, наблюдается ее функциональная связь с глубоким сгибателем пальцев (не сгибает большой палец отдельно от сгибания остальных пальцев). Возможно, данные Susman о функциональной связи и данные о морфологической независимости мышцы можно объяснить присутствием (в пределах индивидуальной изменчивости) связующего шунта, который связывает его сухожилие с сухожилием *m. flecor digitorum profundus* (Tuttle, 1969, цит. по Diogo, Wood, 2012).

Начало. Длинный сгибатель большого пальца у гиббона, как и у человека, начинается от надмыщелка плечевой кости. При этом у человека, а также у гориллы, орангутана и шимпанзе, глубокий сгибатель пальцев не имеет обычной для большинства обезьян плечевой головки (Diogo, Wood, 2012; Синельников, Синельников, 1996). Из чего можно было бы предположить, что длинный сгибатель большого пальца как раз и соответствует плечевой головке глубокого сгибателя. Или плечевой и частично лучевой, поскольку ее волокна оканчиваются на той части

сухожильной пластинки или сухожилии, которое принадлежит большому пальцу. Однако, именно у гиббона, в отличие от остальных высших узконосых обезьян, глубокий сгибатель пальцев сохраняет начало на плечевой кости, т.е. плечевую головку. Но у человека при этом есть длинный сгибатель большого пальца, а у гориллы, орангутана и шимпанзе нет ни плечевой головки глубокого сгибателя пальцев, ни длинного сгибателя большого пальца. Возможно, это пример параллелизма, независимого приобретения похожих черт (дифференциация брюшка глубокого сгибателя, идущего к I пальцу в самостоятельную мышцу) (Diogo, Wood, 2012).

Прикрепление. Как уже было сказано выше, сгибатель большого пальца, если он может быть выделен как самостоятельная мышца, прикрепляется к основанию дистальной фаланги (Diogo, Wood, 2012; Синельников, Синельников, 1996).

1.2.2.3.2 Поверхностный сгибатель пальцев

m. flexor digitorum superficialis

Общая информация. Как и многие другие мышцы, особенно имеющие несколько головок и конечных сухожилий, поверхностный сгибатель пальцев подвергался пересмотру и переименовкам. В самом простом случае номенклатурные переименовки касаются только характеристики его поверхностного положения: *sublimis* или *superficialis*, а некоторые исследователи пытались выделить в его составе самостоятельный сгибатель II-го пальца (вероятно по аналогии с разгибателем):

flexor digitorum communis superior (Deniker, 1886; Burmeister, 1846 цит по Diogo, Wood, 2012)

flexor sublimis digitorum (Murie, Mivart, 1872)

flexor secundi internodii digitorum (Jouffroy, 1971)

flexor digitorum sublimis plus flexor indicis proprius (Raven, 1950)

flexor digitorum sublimis plus flexor sublimis indicis (Sutton, 1883 цит по Diogo, Wood, 2012)

Начало. Поверхностный сгибатель пальцев у приматов может начинаться на разных частях скелета передних конечностей:

- 1) на медиальном надмыщелке плечевой кости;
- 2) на проксимальных частях локтевой кости;
- 3) на проксимальных отделах лучевой кости;

а также на дистальном сухожилии глубокого сгибателя пальцев в области предплечья.

Почти у всех исследованных нами, а также другими авторами (Diogo, Wood, 2012; Beattie, 1927; Hill, 1953, 1957, 1960; Youlatos, 2000) широконосых обезьян поверхностный сгибатель пальцев хотя бы частично начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости. Единственное упоминание в литературе начала мышцы не только от медиального надмыщелка, но и от среднего участка локтевой кости в литературе описано для *Ateles* (Turnquist, 1983).

По нашим данным у львиной игрунки, кроме начала на медиальном надмыщелке, поверхностные волокна начинаются от фасции предплечья и от венечного отростка локтевой кости.

Практически всегда в начале имеет общий апоневроз с соседними мышцами: *m. flexor digitorum profundus* и с *m. pronator teres* (кроме уакари, у которого нет общего апоневроза с пронатором).

у карликовой, обыкновенной и черноухой игрунок – общий апоневроз почти до середины предплечья;

у ревуна, капуцинов, саймири – на протяжении проксимальной трети с *m. flexor digitorum profundus* и до середины предплечья с *m. pronator teres*;

у львиной игрунки, ревуна кроме того общий начальный апоневроз с *m. flexor carpi ulnaris* на протяжении двух третьих предплечья;

у капуцинов и саймири, кроме того, одно из брюшек (III) имеет общий апоневроз с *m. flexor carpi radialis* (на протяжении трети длины предплечья); а другое (IV) в самом начале с лежащей поверх нее *m. palmaris longus* и с *m. flexor carpi ulnaris*;

у уакари, кроме того, поверхностная порция имеет общий апоневроз с *m. flexor digitorum profundus* и *m. flexor carpi radialis* на протяжении проксимальной четверти, более глубокая и постаксиально расположенная порция имеет общий апоневроз с *m. palmaris longus* и *m. flexor carpi radialis*;

У большинства исследованных нами широконосовых обезьян помимо длинных головок поверхностного сгибателя пальцев, начинающихся от медиального надмыщелка, есть еще и короткие, начинающиеся от конечного сухожилия поверхностной плечевой головки глубокого сгибателя пальцев (Рисунок 1.2.3). При наличии, такие головки всегда идут к пятому пальцу, а если их больше одной, то обычно к четвертому, но бывают и исключения. У *Callithrix* и *Leontopithecus* обычно две таких головки (IV и V пальцы), у *Cebuella pygmaea* – одна (V), у *Sapajus* – 2 (IV и V пальцы), у *Cebus* и *Saimiri* – 3 (II, IV и V пальцы), у *Alouatta* – 2 (II и V пальцы).

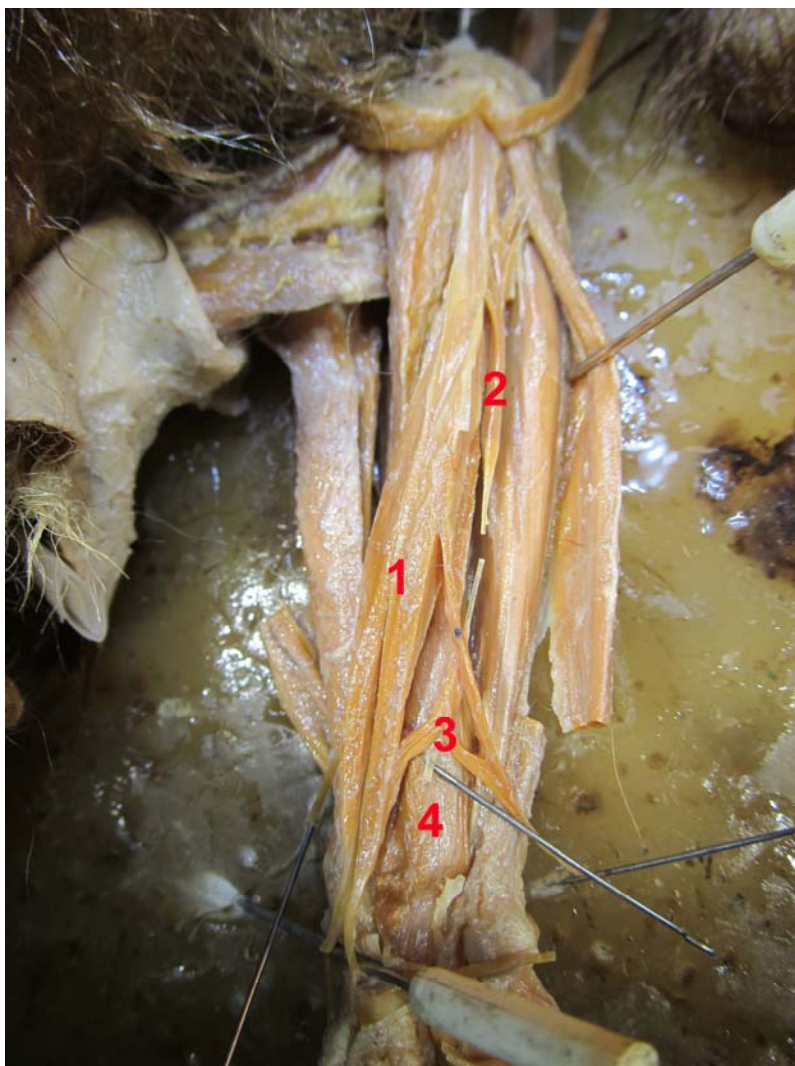


Рисунок 1.2.3. Длинные (1) и короткие (3) головки поверхностного разгибателя пальцев, поверхностная плечевая головка глубокого разгибателя (2) – конечное сухожилие перерезано и его общая сухожильная пластинка (4) *Cebus caricinus*.

У *Cacajao* поверхностный сгибатель не имеет дополнительных коротких головок.

Расположение коротких головок *m. flexor digitorum superficialis* и их взаимосвязь с плечевой головкой глубокого сгибателя являются, по нашему мнению, следом вползания головок поверхностного сгибателя проксимально, с кисти на надмыщелок плеча.

У **полуобезьян** поверхностный сгибатель слабо развит и всегда начинается исключительно на конечном апоневрозе поверхностной плечевой головки глубокого сгибателя пальцев. Хотя многие исследователи, описывая его, приписывали ему начало на медиальном надмыщелке плечевой кости (например, Yamada, 1995; Diogo, Wood, 2012), это неверно. Проксимальная часть описываемой при этом двубрюшной структуры на самом деле принадлежит глубокому сгибателью пальцев (это его поверхностная плечевая головка, а волокна собственно поверхностного сгибателя пальцев отходят от ее конечного сухожилия). Поверхностный сгибатель у полуобезьян не имеет связи с костями предплечья, за исключением упомянутого начала этой мышцы у *Daubentonia* от локтевой кости (Jouffroy, 1962).

У большинства низших узконосых обезьян поверхностный сгибатель начинается практически только от надмыщелка плечевой кости и имеет общий начальный апоневроз с глубоким сгибателем (у отпрепарированной нами зеленой мартышки имеется также общий начальный апоневроз с *m. flexor carpi ulnaris*). Однако встречаются упоминания о начале поверхностного сгибателя от локтевой кости у *Nasalis* (Schultz, 1986, цит. по Diogo, Wood, 2012)) и у *Macaca nigra* (Patterson 1942, цит. по Diogo, 2012).

У высших узконосых обезьян, включая человека, к надмыщелковому началу добавляется начало от костей предплечья, многочисленные подтверждения чему приводит в своем обзоре Diogo, Wood (2012), а также Hill (1953) и Sonntag (1923).

У человека поверхностный сгибатель пальцев начинается двумя головками: плече-локтевая начинается на медиальном надмыщелке плечевой

кости, локтевых коллатеральных лигаментов и от венечного отростка локтевой кости. Лучевая головка начинается от задней части лучевой кости (Синельников, Синельников, 1996).

В таблице 1.2.4. приведены схемы строения *m. flexor digitorum superficialis*, а также головок *m. flexor digitorum profundus*. Цветом выделена *caput humerale superficiale*, изображенная на схемах обоих сгибателей: поверхностного и глубокого, чтобы зрительно было легче совместить изображения. Мышечные головки сознательно раздвинуты (олекранонная головка глубокого сгибателя еще и отвернута в сторону), чтобы дать возможность рассмотреть все головки одновременно.

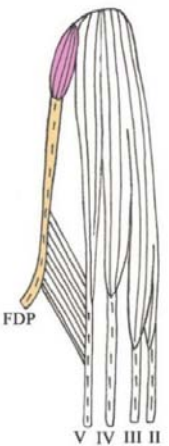
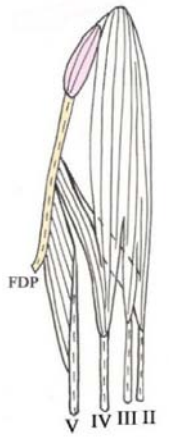
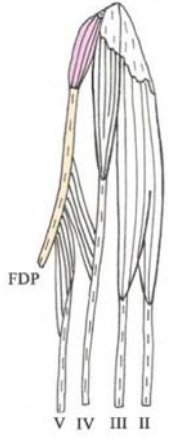
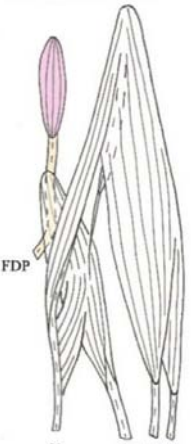
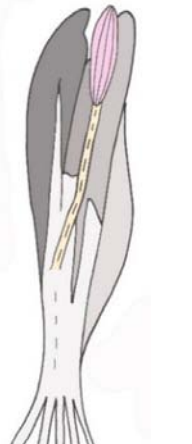
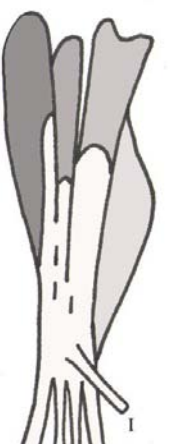
<i>Cebuella pygmaea</i>		<i>Sapajus apella, Saimiri sciureus</i>		<i>Callithrix penicillata, Cebus capucinus</i>	
<i>superficialis</i>	<i>profundus</i>	<i>superficialis</i>	<i>profundus</i>	<i>superficialis</i>	<i>profundus (C. penicillata)</i>
					
<i>Callithrix jacchus u Leontopithecus rosalia</i> ¹⁴		<i>Alouatta seniculus</i>		<i>Cacajao calvus</i>	
<i>superficialis</i>	<i>profundus</i>	<i>superficialis</i>	<i>profundus</i>	<i>superficialis</i>	<i>profundus</i>
					

Таблица 1.2.4 Схематическое изображение *m. flexor digitorum superficialis* и *m. flexor digitorum profundus*. *Caput humerale superficiale* представлена на обоих рисунках для соотнесения топографии.

¹⁴ У *Callithrix jacchus*, у *Leontopithecus rosalia* нет четкого подразделения плечевой головки *m. flexor digitorum profundus* на две.

Прикрепление. Конечные сухожилия *m. flexor digitorum superficialis* у всех приматов прикрепляются к средним фалангам пальцев. По нашим данным, у широконосовых обезьян конечные сухожилия прикрепляются к латеро-вентральной поверхности проксимальной части средних фаланг II-V пальцев. Diogo и Wood (2012) пишут, что по данным Jouffroy (1971) и Barnard (1876) у полуобезьян с редуцированным в той или иной степени указательным пальцем конечное сухожилие к нему может отсутствовать, однако сами авторы не обнаружили редукцию сухожилия ко II-ому пальцу у тех же видов полуобезьян, которых они препарировали. В проксимальной части пястных костей все четыре сухожилия поверхностного сгибателя пальцев образуют "соединительнотканые колечки", сквозь которые проходят сухожилия *m. flexor digitorum profundus*; "колечки" связаны соединительноткаными пучками с кожей и скелетом. На уровне середины базальных фаланг сухожилия прободаются сухожилиями *m. flexor digitorum profundus*. Затем прободенные сухожилия сначала сливаются в небольшой "гамачок", затем над дистальным концом базальных фаланг снова разделяются и прикрепляются к ладонной поверхности средних фаланг в их проксимальной трети раздельно, но достаточно близко друг к другу.

Таким образом, анатомия и топография конечных сухожилий поверхностного сгибателя пальцев выглядит весьма консервативной. Различия наблюдаются лишь во вкладе мышечных волокон поверхностного сгибателя в формирование конечных сухожилий: надмышечковые (длинные) головки, и короткие, берущие начало от конечного сухожилия *caput humerale superficiale* глубокого сгибателя пальцев у разных видов обезьян могут формировать конечные сухожилия по-разному (см. таб. 1.2.5 и 1.2.6).

Вид животного	Длинные головки FDS	Короткие головки FDS	Наличие <i>caput humerale superficiale</i> FDP
<i>Cebuella pygmaea</i>	II-V	V	+
<i>Callithrix jacchus</i>	II-V ¹⁵	V	+
<i>Callithrix penicillata</i>	II-IV	IV-V	+
<i>Leontopithecus rosalia</i>	II-V	IV-V	+
<i>Sapajus apella</i>	II-IV	II и IV-V	+
<i>Cebus capucinus</i>	II-IV	IV-V	+
<i>Saimiri sciureus</i>	II-IV	II и IV-V	+
<i>Alouatta seniculus</i>	II-V	II и V	+
<i>Cacajao calvus</i>	II-V	-	нет
<i>Chlorocebus sabaeus</i>	II-V	-	нет

Таблица 1.2.5. Вклад мышечных головок *m. flexor digitorum superficialis* (FDS) в конечные сухожилия к пальцам. Длинные головки (мышечные волокна, берущие начало от надмыщелка плечевой кости) и короткие головки (мышечные волокна, берущие начало от конечного сухожилия *caput humerale superficiale* глубокого сгибателя пальцев (FDP)).

	II		III		IV		V	
<i>Cebuella pygmaea</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Callithrix jacchus</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Callithrix penicillata</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Leontopithecus rosalia</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Sapajus apella</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Cebus capucinus</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>
<i>Alouatta seniculus</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>		<i>lFDS</i>	<i>bFDS</i>	<i>lFDS</i>

Таблица 1.2.6. Вклад поверхностного сгибателя пальцев в управляющие пальцами сухожилия. Условные обозначения: римские цифры – номера пальцев, **сиреневый цвет** – короткие головки *bFDS*, **серый цвет** – длинные головки *lFDS*.

¹⁵ От основной мышечной массы поверхностного сгибателя у обыкновенной и львиной игрунок к V и у лысого уакари к II отходит очень тонкий сухожильный пучок, в сравнении с мышечными пучками у остальных.

1.2.2.4 Межкостная мускулатура предплечья

m. pronator quadratus

Общая информация. Мышца пересекает по диагонали дистальную часть предплечья. Занимает всю ту дистальную часть предплечья, которую не занимает своим началом *m. flexor digitorum profundus*.

у львиной игрушки пересекает предплечье под более острым углом, и начинается проксимальнее, чем у остальных игрунок;

у капуцинов имеет две порции: маленькую, которую частично прикрывает большая, расположенная дистальнее. Меньшая проксимальная – с мясистым началом и сухожильным окончанием, дистальная – наоборот;

у саймири тоже две порции, волокна проксимальной порции имеют более острый угол наклона, чем волокна дистальной, в которой наклон волокон ближе к поперечному.

Начало. От медиального края локтевой кости.

Прикрепление. К латеральному краю лучевой кости.

1.2.3 Мускулатура кисти

m. palmaris brevis

Общая информация. Расположена в гипотенарной подушке, слабо развита (Рисунок 1.2.4).



Рисунок 1.2.4.

Короткая ладонная
мышца капуцина *Cebus*
capucinus

У зеленой мартышки развита настолько слабо, что часто удаляется вместе с кожей, и поэтому редко фиксируется.

Начало. Начинается на ладонном апоневрозе.

У капуцинов, саймири, уакари начинается от ладонного апоневроза и от удерживателя сгибателей.

Прикрепление. Короткие мышечные волокна тянутся к краю ладони (преимущественно в поперечном направлении), где вплетаются в кожу возвышения мизинца. Часть волокон крепится к *os pisiforme*.

mm. lumbricales

Общая информация. Четыре червеобразных мышцы, расположенные в поверхностном слое между сухожилиями глубокого сгибателя пальцев. Важно отметить, что мышечные волокна червеобразных мышц у широконосых обезьян обычно тянутся очень далеко и заходят на пальцы - доходят до проксимальной части базальных фаланг (Рисунок 1.2.5).



Рисунок 1.2.5. Червеобразная мышца (1), общая сухожильная пластинка глубокого сгибателя пальцев (2) на кисти капуцина *Cebus capucinus*.

Начало. Начинаются все четыре мышцы от преаксиального и постаксиального края соседних сухожилий *m. flexor digitorum profundus* в той части, где его сухожильная пластинка начинает делиться на отдельные сухожилия (I-V).

у обыкновенной игрунки мышцы, идущие к II и V пальцам, начинаются преимущественно с радиального края соответствующих сухожилий *m. flexor digitorum profundus*.

у саймири проксимальнее всех начинается червеобразная мышца V, каждая из последующих начинается немного дистальнее предыдущей;

у ревуна две преаксиально расположенные мышцы берут начало от смежных краев соседних сухожилий пальцев: I-II и II-III соответственно. Две постаксиальные начинаются рядом от общего участка сухожильной пластинки III-IV (та, которая к III пальцу начинается немного дистальнее);

у уакари мышца, управляющая IV пальцем, начинается проксимальнее остальных;

у мартышки две преаксиально расположенные мышцы совместно начинаются от сухожилий II-III в месте их отделения от сухожильной пластинки *m. flexor digitorum profundus*. Две постаксиальные начинаются раздельно: к IV пальцу от смежных краев соседних сухожилий пальцев IV-V, к V пальцу от постаксиального края сухожильной пластинки.

Прикрепление. Примерно в средней части основных фаланг пальцев сухожилия *mm. lumbricales* огибают наискось фаланги с радиальной стороны. На тыльной поверхности пальцев они входят в состав пальцевого влагалища, сливаются с сухожилиями *m. extensor digitorum communis* в области первого межфалангового сустава и дальше вместе идут до когтевых фаланг.

m. abductor digiti minimi

Общая информация. Поверхностная мышца, становится видна сразу после удаления кожи.

Начало. Начинается от *os pisiforme*, сухожилия *m. flexor carpi ulnaris* и удерживателя мышц разгибателей.

у обыкновенной игрунки и ревуна начинается только от *os pisiforme*;

у буроголового капуцина кроме того тонкий пучок волокон начинается от связки *lig. piso-hamatum*;

у уакари только от *os pisiforme* и сухожилия *m. flexor carpi ulnaris*

Прикрепление. Обычно образует общий конечный апоневроз со сгибателем мизинца, но частично и самостоятельно прикрепляется в области пястно-фалангового сустава V пальца, иногда дотягиваясь до основания фаланги.

У игрунок в средней части мышечные волокна переходят в широкое плоское конечное сухожилие, на котором также оканчиваются и мышечные волокна *m. flexor digiti minimi*. Конечное сухожилие прикрепляется к постаксиальному краю суставной капсулы пястно-фалангового сустава V пальца;

у капуцинов и саймири прикрепляется частично к дистальному краю V пястной кости, и коротким плоским сухожилием к постаксиальному краю базальной фаланги V, проксимальнее места крепления *m. flexor digiti minimi*, с которым образует общий апоневроз;

у ревуна, уакари мартышки часть мышечных волокон оканчивается на конечном сухожилии *m. abductor digiti minimi*, часть прикрепляется самостоятельно к основанию проксимальной фаланги V пальца.

m. flexor digiti minimi

Начало. У большинства исследованных нами экземпляров обезьян сгибатель мизинца начинался от удерживателя сгибателей.

У черноухой игрунки от удерживателя сгибателей и частично от *os unciforme*;

у саймири от удерживателя сгибателей и небольшим мышечным пучком начинается от кожи возвышения мизинца;

у ревуна от удерживателя сгибателей и тонким пучком от ладонного апоневроза.

Прикрепление. Совместным с *m. abductor digiti minimi* конечным апоневрозом и самостоятельно на постаксиальном крае суставной сумки пястно-фаланговой сустава V пальца, в месте крепления к последнему глубокой поперечной пястной связки.

У капуцинов и саймири одна часть волокон прикрепляется к дистальному эпифизу пястной кости V (поверхностнее *m. abductor digiti minimi*). Другая часть волокон крепится к проксимальному участку базальной фаланги V вместе с началом глубокой межпальцевой связки;

у ревуна, уакари и мартышки часть мышечных волокон оканчивается на конечном сухожилии *m. abductor digiti minimi*, часть прикрепляется самостоятельно к основанию проксимальной фаланги V пальца.

m. abductor pollicis brevis

Общая информация. Поверхностная мышца лежит в тенарном возвышении большого пальца кисти, начинается широким веером. У некоторых обезьян можно выделить несколько головок.

Начало. От удерживателя сгибателей, в месте его крепления к *os trapezium*, от ладонного апоневроза и отдельными волокнами от кожи возвышения большого пальца.

У ревуна, кроме того, от конечного участка сухожилия *m. palmaris longus*;

у капуцинов и саймири, кроме удерживателя сгибателей и кожи, часть волокон крепится на *praepollex*.

Прикрепление. Тесно прилежит к *m. flexor pollicis brevis* (трудно делимы), и в дистальной части имеет с ним общий конечный апоневроз. Прикрепляется к латеральной поверхности суставной сумки и головке проксимальной фаланги I, кроме того, тонкий пучок сухожильных волокон входит в состав пальцевого влагалища и прикрепляется несколько дистальнее на теле основной фаланги I.

У саймири короткий тонкий пучок от конечного сухожилия крепится к коже в области пястно-фалангового сустава.

m. flexor pollicis brevis

Общая информация. Лежит под *m. abductor pollicis brevis*, будучи прикрыта им. Может быть разделена на две головки.

Начало. Преаксиальная и более поверхностная головка начинается от удерживателя сгибателей и ладонного апоневроза поверхностно; постаксиальная и более глубокая – от удерживателя сгибателей с его внутренней стороны. Возможно, последняя головка соответствует глубокой головке *m. flexor pollicis brevis* человека.

У ревуна преаксиальная поверхностная головка, кроме того, начинается небольшим пучком от кожи;

у уакари преаксиальная поверхностная головка, кроме того, частично начинается вместе с *m. opponens pollicis*.

Прикрепление. К суставной капсуле пястно-фалангового сустава большого пальца, кроме того, иногда и к основанию его проксимальной фаланги.

У игрунок к суставной капсуле пястно-фалангового сустава большого пальца частично на его ладонной поверхности и немного дистальнее места крепления сухожилия *m. abductor pollicis brevis*;

у капуцина буроголового преаксиальная порция прикрепляется к суставной капсуле пястно-фалангового сустава на его ладонной поверхности (с преаксиального края относительно сухожилия *m. flexor digitorum profundus*) и к основанию проксимальной фаланги большого пальца вместе с началом глубокой межпальцевой связки. Постаксиальная порция прикрепляется к пястно-фаланговому суставу с постаксиального края;

у капуцина обыкновенного оканчиваются общим конечным апоневрозом на суставной капсуле пястно-фалангового сустава большого пальца только с преаксиального края;

у ревуна преаксиальная (поверхностная) порция прикрепляется к проксимальному участку базальной фаланги I. Постаксиальная (глубокая) широко прикрепляется к латеро-вентральной поверхности основания пястной

кости I. Большая часть волокон обеих порций в дистальной части оканчивается на конечном сухожилии *m. abductor pollicis brevis*;

у уакари и мартышки в дистальной части переплетается с конечным сухожилием *m. abductor pollicis brevis* и заканчивается на пястно-фаланговом суставе и основании проксимальной фаланги I.

m. adductor pollicis

Общая информация. Мышца расположена в области тенара, и с поверхности может быть маркирована сгибательной складкой большого пальца. У некоторых обезьян может подразделяться на головки.

Начало. Широким веером от срединного шва *raphe mediana* (жесткая соединительнотканная пластина, натянутая между связочным аппаратом запястья и основаниями III и IV пальцев) в области радиального края третьей пястной кости; от удерживателя сгибателей вместе с *m. flexor pollicis brevis* (глубокая головка) и от *os trapezium*.

У черноухой и карликовой игрунок, буроголового капуцина, саймири можно выделить лишь условно две головки (*pars obliqua* и *pars transversa*), т.к. переход между ними плавный;

у обыкновенной и львиной игрунок, капуцина обыкновенного, ревуна, уакари, мартышки можно выделить две головки (*pars obliqua* и *pars transversa*). Преаксиальная (*pars obliqua*) начинается от удерживателя и трапецевидной кости, поэтому ее волокна расположены вдоль пястной кости; постаксиальная (*pars transversa*) начинается веером от срединного шва. Обе головки плотно связаны на всем протяжении, кончаются совместно;

у капуцина обыкновенного головки слабо делимы. Преаксиальная (*pars obliqua*) начинается с внутренней стороны удерживателя сгибателей пальцев (с обратной по отношению к месту крепления *m. flexor pollicis brevis*), ее волокна практически параллельны пястной I. Волокна постаксиальной головки (*pars transversa*) сходятся широким веером от *rapha mediana*;

у львиной игрунки, кроме того, веерообразная головка начинается от места крепления *raphe mediana* к IV пальцу. Однако мышечные волокна постаксиальной (основной) головки не образуют широкого веера и более продольно направлены, чем у других игрунок;

у ревуна обе части *pars obliqua* и *pars transversa* начинаются от *raphe mediana* над пястной III, а *pars obliqua* в дистальной части еще и от связок костей запястья. Мышечные волокна сходятся широким веером к основанию проксимальной фаланги I пальца;

у уакари пучок дистальных волокон тянется с постаксиальной стороны до проксимального межфалангового сустава.

Прикрепление. Все мышечные волокна сходятся к основанию проксимальной фаланги большого пальца, капсуле пястно-фалангового сустава I с постаксиального края.

У ревуна *pars obliqua* крепится к капсуле пястно-фалангового сустава, *pars transversa* к основанию проксимальной фаланги I пальца с постаксиального края.

mm. contrahentes

Общая информация. Слой контрахентесов легко отделим от нижележащих *mm. interossei palmares* (между ними проходит веточка локтевого нерва). Их три (не считая *m. adductor pollicis*, который тоже является контрахентесом, но по традиции, как и в анатомии человека, рассматривается отдельно под названием аддуктор).

Начало. Все три мышцы начинаются и расходятся в стороны от срединного шва (*raphe mediana*), растянутого над пястной костью III и частично от связочного аппарата пястно-запястных суставов.

У черноухой и карликовой игрунок мышцы, идущие к с IV, V пальцам, расположены преимущественно в продольном направлении и одинаково развиты; в то время как мышца II гораздо меньше, начинается от дистального участка *raphe mediana* и места его крепления к III пястной кости;

у обыкновенной игрунки мышцы, идущие к IV и V пальцам начинаются поверхностно на *raphe mediana*, а мышца, управляющая II пальцем, начинается из-под срединного шва (т.е. дорсально по отношению к остальным) и скрыта под *m. adductor pollicis*. Волокна мышцы V, подобно *m. adductor pollicis*, сходятся веером к метакарпо-фаланговому суставу V пальца. Крошечная мышца IV пальца тянется почти поперек кисти от нижней части срединного шва в области основания II пальца;

у львиной игрунки мышца, управляющая V пальцем, имеет более широкое начало от *raphe mediana*, чем II и IV, но не образует широкого веера, как и *m. adductor pollicis*, мышечные волокна которой тоже не образуют широкого веера и более продольно направлены, чем у других игрунок (вероятно в связи с общей вытянутостью кисти);

у буроголового капуцина мышца V пальца расположена симметрично *m. adductor pollicis*: собирается веером от *raphe mediana* над III пястной (у капуцина обыкновенного над III и IV), и равна по величине основной головке *m. adductor pollicis*. Мышцы II и IV пальцев равновелики друг другу (у капуцина обыкновенного начинаются дорсально от *raphe mediana*, поэтому при препаровке видны только их дистальные участки);

у ревуна мышца, идущая к II пальцу, начинается двумя порциями: одна, с продольным направлением волокон, начинается от участка *raphe mediana* над III пальцем под *m. adductor pollicis*, а вторая, с поперечным направлением волокон, от участка *raphe mediana* над IV пальцем. Мышца к IV пальцу начинается от внутренней поверхности *raphe mediana* над III пястной костью, с поверхности становится видна только в своей дистальной части. Мышца V пальца начинается широким веером (немного меньшим, чем *m. adductor pollicis*) от *raphe mediana* над III пястной костью, и в месте крепления *raphe mediana* к метакарпо-фаланговому суставу IV;

у уакари расположены преимущественно в продольном направлении, II и IV одинаково развиты, V больше, но все же уступает *m. adductor pollicis*. Мышца, идущая к II пальцу, начинается от дорсальной поверхности *raphe*

mediana над III пальцем и скрыта под *m. adductor pollicis*. Поверхностно от *raphe mediana* над III пястной костью начинаются мышца к IV (дистально) и к V (проксимально) пальцам;

у мартышки мышцы к IV и V развиты лучше, чем II, и начинаются от *raphe mediana* над III пястной костью поверхностно, а II из-под нее. Мышца к V не образует широкого веера, но начинается проксимальнее прочих.

Прикрепление. Конечные сухожилия прикрепляются к метакарпо-фаланговым суставам рядом с *mm. interossei*. При этом сухожилие ко II пальцу подходит к нему с постаксиальной стороны, а к IV и V пальцам с преаксиальной.

У черноухой игрунки конечное сухожилие V оканчивается на сухожилии *m. interosseus palmaris* V пальца;

у львиной игрунки конечные сухожилия имеют оттяжку, вливающуюся в "крыло" дорсального апоневроза разгибателей пальцев;

у ревуна обе головки II крепятся вместе к основанию проксимальной фаланги II пальца постаксиально. Конечные сухожилия II и V прикрепляются к метакарпо-фаланговым суставам рядом с *mm. interossei*, IV на конечном сухожилии *m. interosseus palmaris* IV пальца.

m. opponens pollicis

Общая информация. Очень короткая мышца, расположена во внешнем углу пястной кости I, латеральнее *m. flexor pollicis brevis* под *m. abductor pollicis brevis* так, что образует небольшой треугольник в верхнем углу пястно-трапециевидного сустава.

У львиной игрунки – не обнаружена.

Начало. Начинается от *retinaculum flexorum* и от кости трапеции.

У капуцина только от *retinaculum flexorum*;

у капуцина обыкновенного имеет общий начальный апоневроз с *m. flexor pollicis brevis*, и развита относительно больше, чем у *Sapajus apella*.

Прикрепление. Оканчивается на внешнем крае пястной кости I в ее проксимальной половине;

у капуцина обыкновенного оканчивается на внешнем крае пястной кости I на протяжении ее двух третей;

у уакари и мартышки оканчивается вдоль всего внешнего края пястной кости.

m. opponens digiti minimi

Общая информация. Расположена во внутреннем слое под *m. abductor digiti minimi* и *m. flexor digiti minimi* на латеральном крае пястной кости V.

Начало. Начинается от *os unciforme*, от пястно-запястного сустава V пальца и от *retinaculum flexorum* в месте его крепления к головке пястной кости;

Прикрепление. Короткие волокна наискось тянутся к латеральному краю пятой пястной кости и крепятся вдоль нее по всей длине;

у саймири эта мышца визуально крупнее и длиннее чем *m. opponens pollicis*, но в отличие от последнего имеет осухожиленную поверхность.

mm. interossei

Семь межкостных мышц тесно прилежат друг к другу и трудно делимы. Начинаются с вентральной стороны: от связок запястья и пястно-пястных суставов, и заканчиваются на пястно-фаланговых суставах, в той или иной степени делая вклад в сухожилие разгибателей пальцев.

mm. interossei palmares

Общая информация. Три ладонных межкостных мышцы. Поскольку они тесно соприкасаются с дорсальными межкостными мышцами и бывают трудно отделимы от последних, многие исследователи рассматривают их вместе; тогда можно сказать, что у обезьян обычно наблюдается 7 межкостных мышц: 3 ладонных (*palmares*) и 4 тыльных (*dorsales*) (Diogo, Wood, 2012).

Начало. Начинаются от пястно-запястного связочного аппарата. Имеют общие апоневрозы с соседними мышцами: *mm. interossei dorsales* и *m. opponens digiti minimi*.

Прикрепление. Подходят к пястно-фаланговым суставам II и IV пальцев с постаксиального края, к V пальцу с преаксиального. Их конечные сухожилия прикрепляется к суставной сумке пястно-фалангового сустава, но, кроме того, проходят в составе пальцевых влагалищ на тыльную сторону кисти и сливаются с сухожилиями *m. extensor digitorum communis*.

У игрунок и уакари на конечном сухожилии межкостной мышцы V оканчивается соответствующая *m. contrahens V*;

у капуцина обыкновенного за следы еще двух *mm. interossei palmares* можно принять мышечные волокна, идущие с преаксиального края к II и III пальцам, начинающийся на запястно-пястных связках. Однако полностью их мышечные волокна неотделимы от брюшек *mm. interossei dorsales*, и прикрепляются они совместно, только более поверхностно;

у львиной игрунки нам удалось частично разделить конечное сухожилие к II пальцу на два: одно проходит поверхностно по отношению к сухожильному чехлу в области метакарпо-фалангового сустава, а другое с внутренней стороны этого чехла. Возможно, это следы слияния или неполного разделения *mm. interossei palmares* и *mm. interossei dorsales*.

mm. interossei dorsales

Эти мышцы относятся к самому глубокому слою, поэтому по отношению к другим коротким мышам кисти их можно считать дорсальными. Однако по происхождению они являются ладонной мускулатурой.

Общая информация. Четыре мышцы, расположены с тыльной стороны кисти глубоко между пястными костями.

Начало. Мышца, идущая ко II пальцу, начинается двумя головками: от I пястной кости в ее проксимальной половине, и частично от пястно-запястного связочного аппарата вместе с *m. interosseus palmaris* II. Остальные три мышцы начинаются только от связочного аппарата запястья, вместе с *mm. interossei palmares*, имеют с ними общие апоневрозы;

у капуцина буроголового начинаются на обращенных друг к другу проксимальных краях головок пястных костей: первая I и II, вторая II и III, третья III и IV четвертая IV и V пальцев соответственно;

у капуцина обыкновенного четвертая начинается не на V пястной, а только на пястно-запястных связках, расположенных на ладонной поверхности кисти;

у саймири III и IV мышцы начинаются только на пястно-запястных связках, расположенных на ладонной поверхности кисти;

у ревуна четыре двуперистые мышц расположены поверхностно, начинаются на обращенных друг к другу краях пястных костей (на протяжении их двух третей). Особенно крупные две преаксиальные мышцы (I и II), они начинаются частично и на дорсальной поверхности III и IV пястных костей рядом с креплением конечных сухожилий *mm. extensori carpi radiales*. При этом мышца, идущая ко II пальцу, начинается двумя головками от I и II пястных костей соответственно;

у уакари начинаются от самых проксимальных участков пястных костей и от связочного аппарата запястья. Одна головка у I;

у мартышки I, II и III начинаются от самых проксимальных участков пястных костей и от связочного аппарата запястья, а IV начинается более поверхностно от пястных костей IV-V.

Прикрепление. Место прикрепления: преаксиальный край II пальца, пре- и постаксиальные края III, постаксиальный IV. Конечные сухожилия имеют соединительнотканые оттяжки к пястно-фаланговым суставам, и далее продолжают плоским сухожильным тяжом вдоль базальных фаланг пальцев, где сливаются с сухожилием *m. extensor digitorum communis*.

Глава 1.3. Морфометрические характеристики скелета передних конечностей

1.3.1. Общие пропорции отделов свободной передней конечности

Основная масса мускулатуры кисти заключена в предплечье, поэтому длина этого отдела служит удобным остеологическим мерилем степени развития хватательной мускулатуры и функции. Длина лучевой кости представляется более подходящей в этом смысле, чем длина локтевой, потому что последняя включает длину локтевого отростка, не связанного непосредственной функциональной связью с работой кисти. На этом основании мы относили к длине лучевой кости как более проксимальные отделы (плечевую кость), так и более дистальные (пясть и пальцы).

Поскольку размер доступной нам выборки костей по разным видам приматов очень сильно варьировал, мы опробовали пригодность простейшего анализа морфометрических данных на соотношении длин локтевой и лучевой костей (рис. 1.3.1). Как и следует ожидать, они оказались практически равны, причем с очень высокой степенью достоверности (R^2 близок к 1) как при анализе выборки на индивидуальном уровне, так и на уровне родов.

Почти с такой же степенью достоверности (R^2 больше 0,95) у приматов выдерживается и почти точное равенство длин плечевой кости с лучевой, причем опять же и на индивидуальном, и на родовом уровне (рис. 1.3.2). В отличие от предыдущего равенства, это представляется более неожиданным, поскольку нет очевидных причин для поддержания равенства двух главных отделов конечности при любых специализациях приматов. Длины пястных костей несколько сильнее отклоняются от строгой пропорциональности с лучевой костью; при этом достоверность взаимосвязи практически одинакова (R^2 в интервале от 0,85 до 0,9) как для третьей пястной кости, характеризующей длину ладони (рис. 1.3.3), так и для первой, которая наиболее обособлена от ладони (рис. 1.3.4). Такая же достоверность прямой

пропорциональности с лучевой костью наблюдается и для суммарной длины фаланг третьего пальца (рис. 1.3.5).

В противоположность всем вышеперечисленным частям конечности, суммарная длина фаланг большого пальца практически автономна от длины лучевой кости, а значит и остальных пропорциональных ей отделов. На уровне индивидуальных промеров (верхний график на рис. 1.3.6) еще сохраняется видимость какой-то взаимосвязи (R^2 около 0,6), но это действительно лишь видимость, обусловленная сильными различиями выборок по разным видам. Взаимосвязь у хорошо представленных видов маскирует межвидовой разброс. На уровне родов (нижний график на рис. 1.3.6) картина полностью проясняется: никакой взаимосвязи между длиной лучевой кости и большого пальца у приматов нет.

Доступная нам выборка разных родов приматов позволяет надежно утверждать, что длина ладони (измеряемая длиной третьей пястной кости) в этом отряде млекопитающих слабо отклоняется от $1/4$ длины предплечья (рис. 1.3.3). Отклонения от этого соотношения у разных родов как широконосых, так и узконосых обезьян не показывают какой-то ясной функциональной или экологической зависимости (рис. 1.3.7). Можно только заметить, что среди широконосых это значение ($1/4$ предплечья) существенно превышают ладони игрунковых, особенно львиной игрунки, а среди узконосых – ладони человекообразных, особенно шимпанзе. Среди полуобезьян аналогичный пример представляет руконожка. Примечательно, что у тупай ладонь тоже намного длиннее, чем в среднем у приматов.

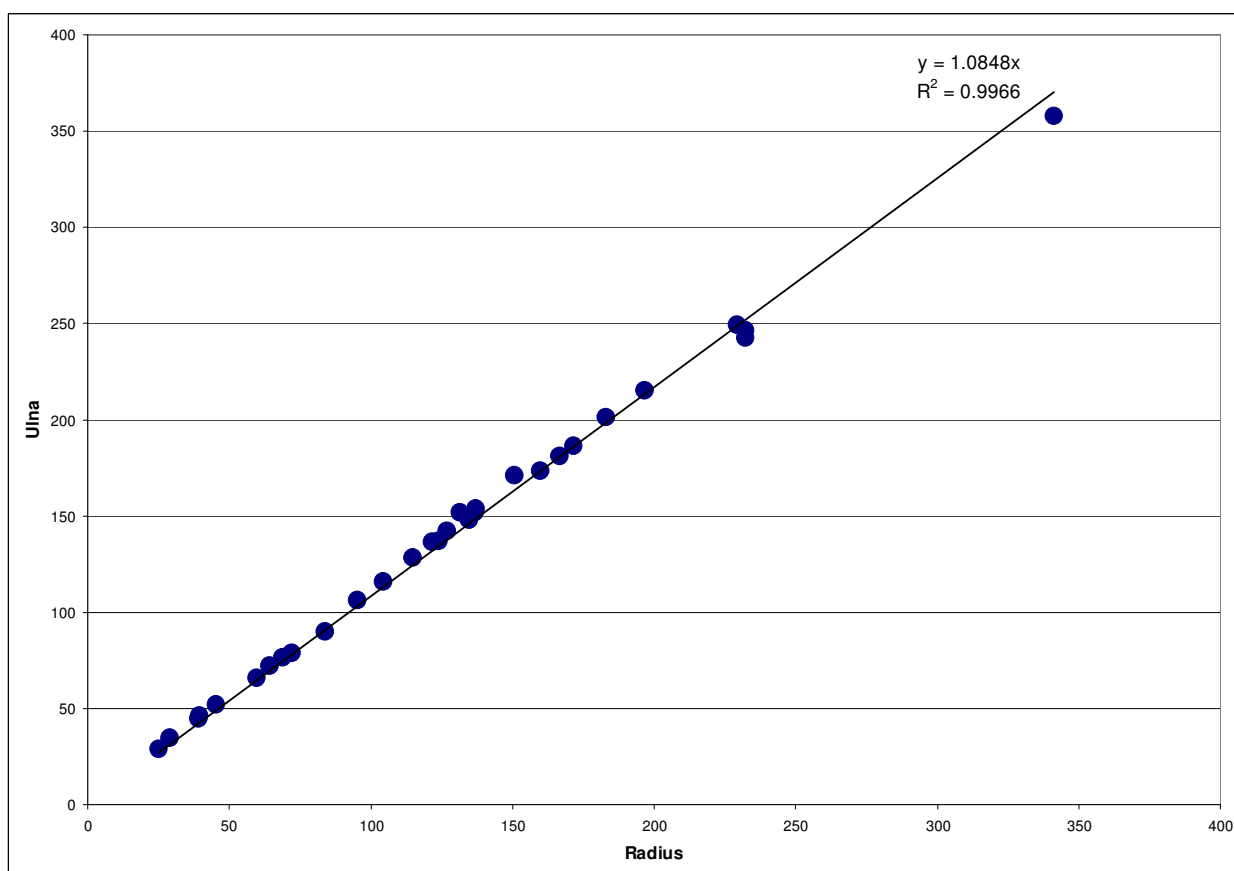
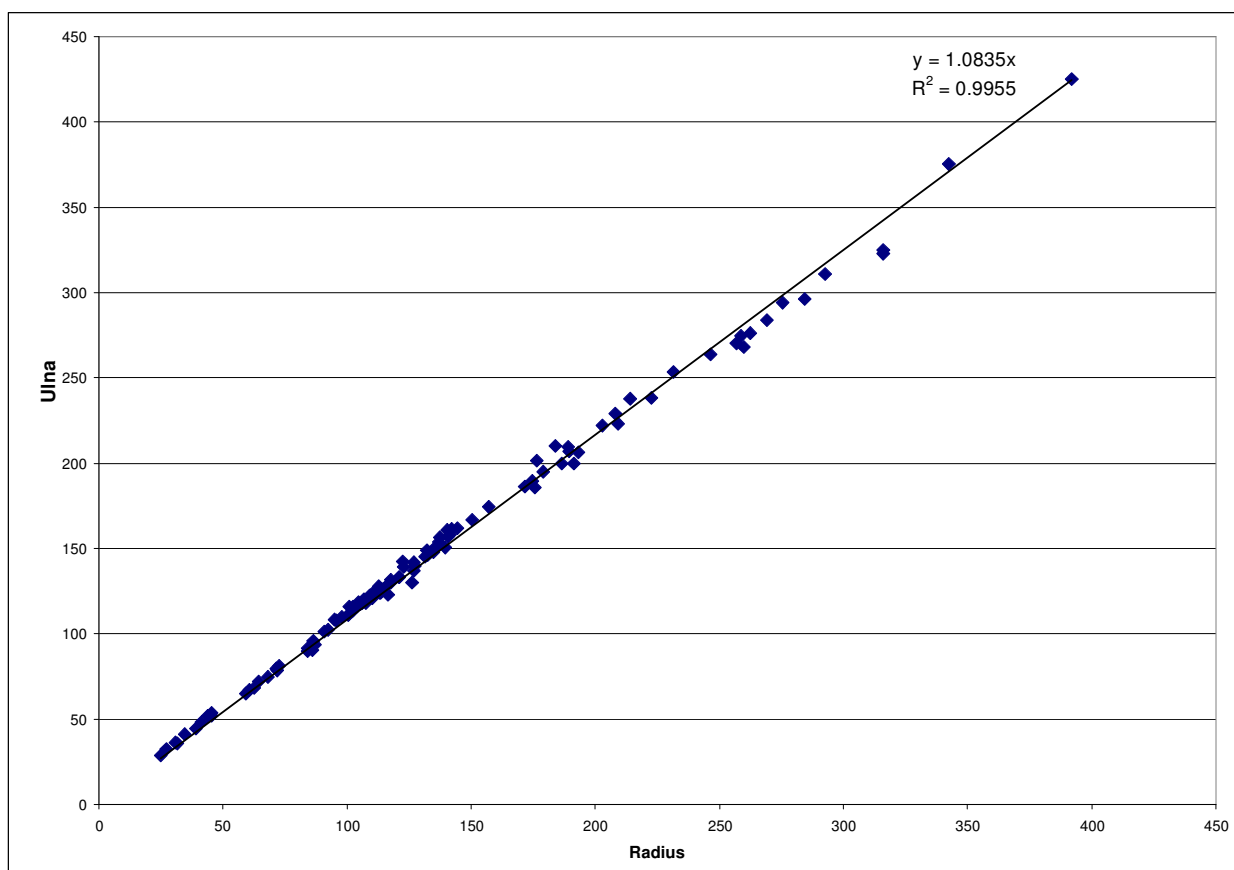


Рисунок 1.3.1. Соотношение длины лучевой и локтевой костей (в мм). Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

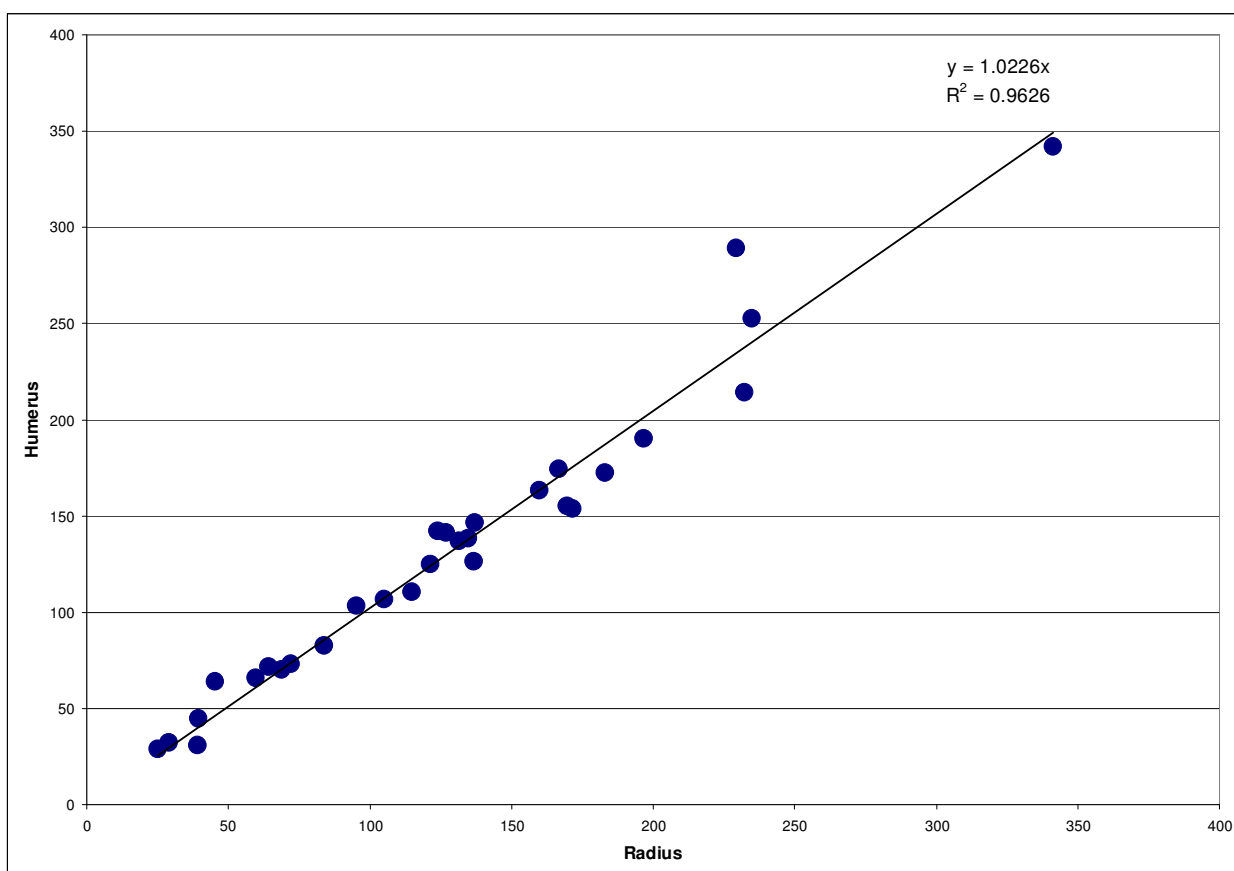
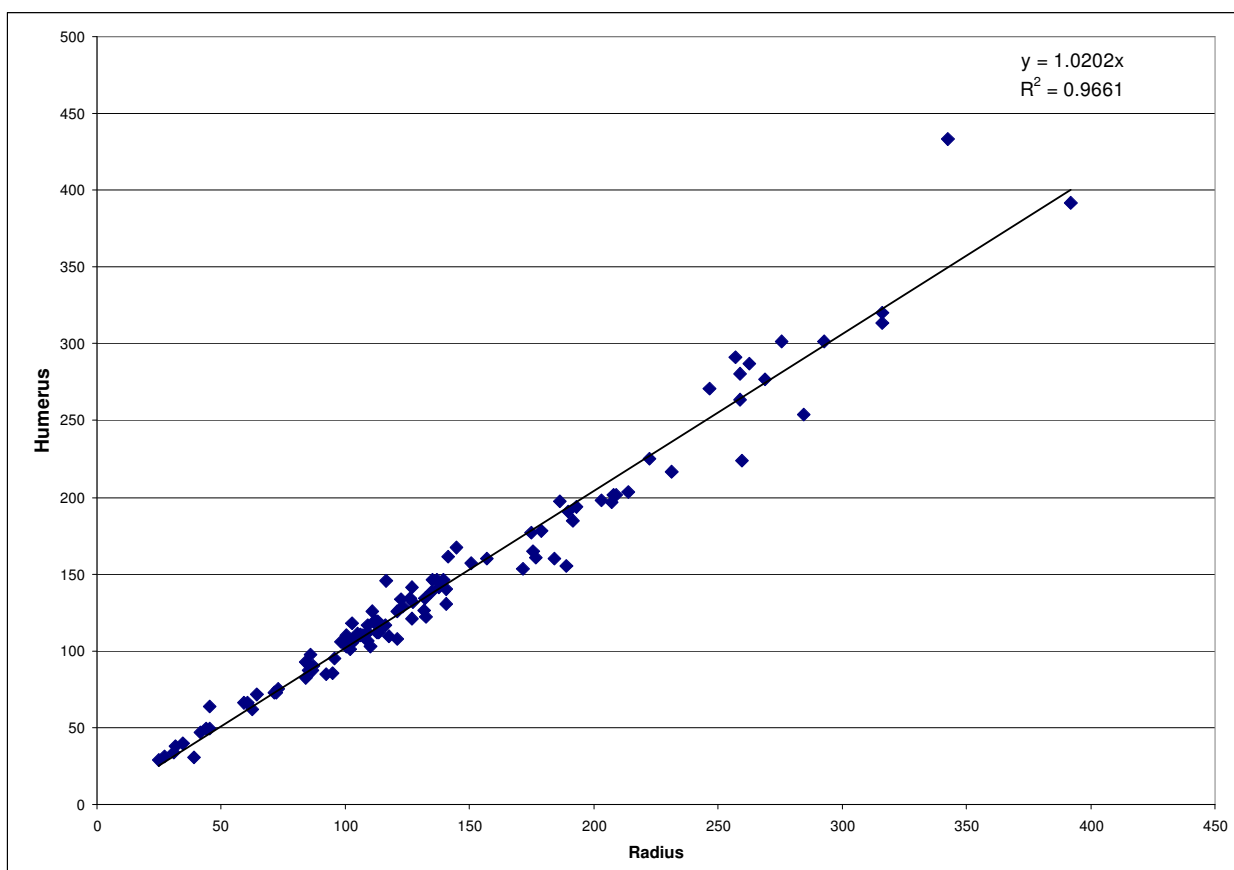


Рисунок 1.3.2. Соотношение длины лучевой и плечевой костей (в мм). Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

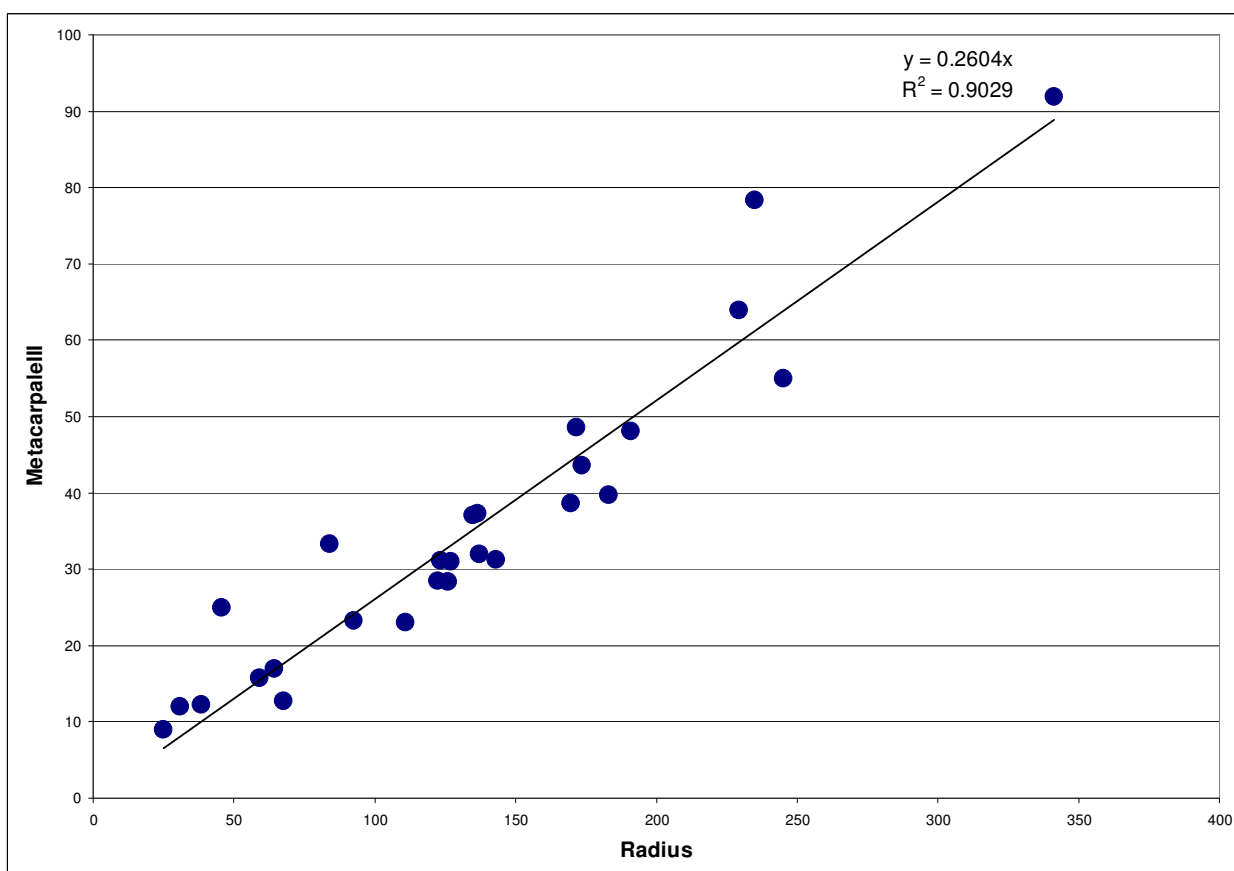
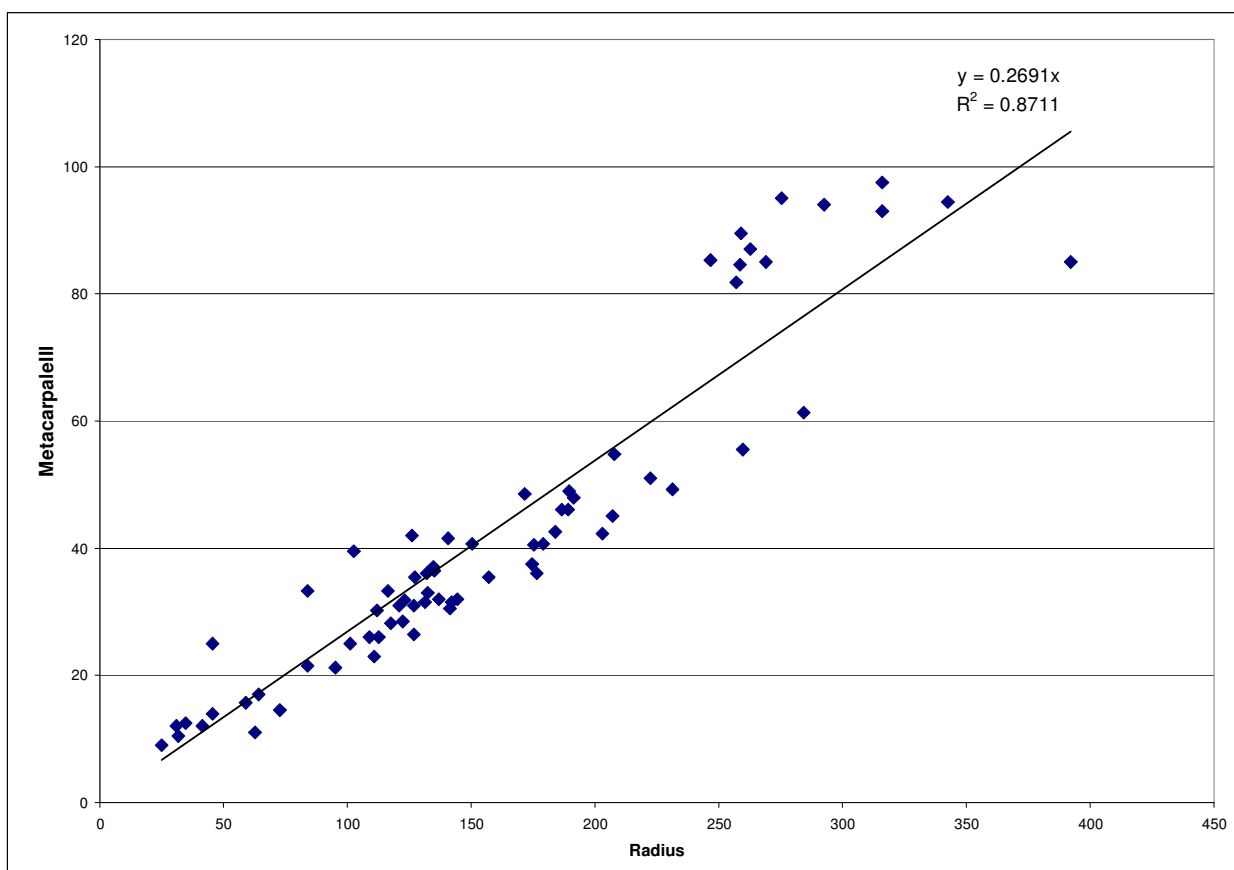


Рисунок 1.3.3. Соотношение длины лучевой и III пястной костей (в мм). Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

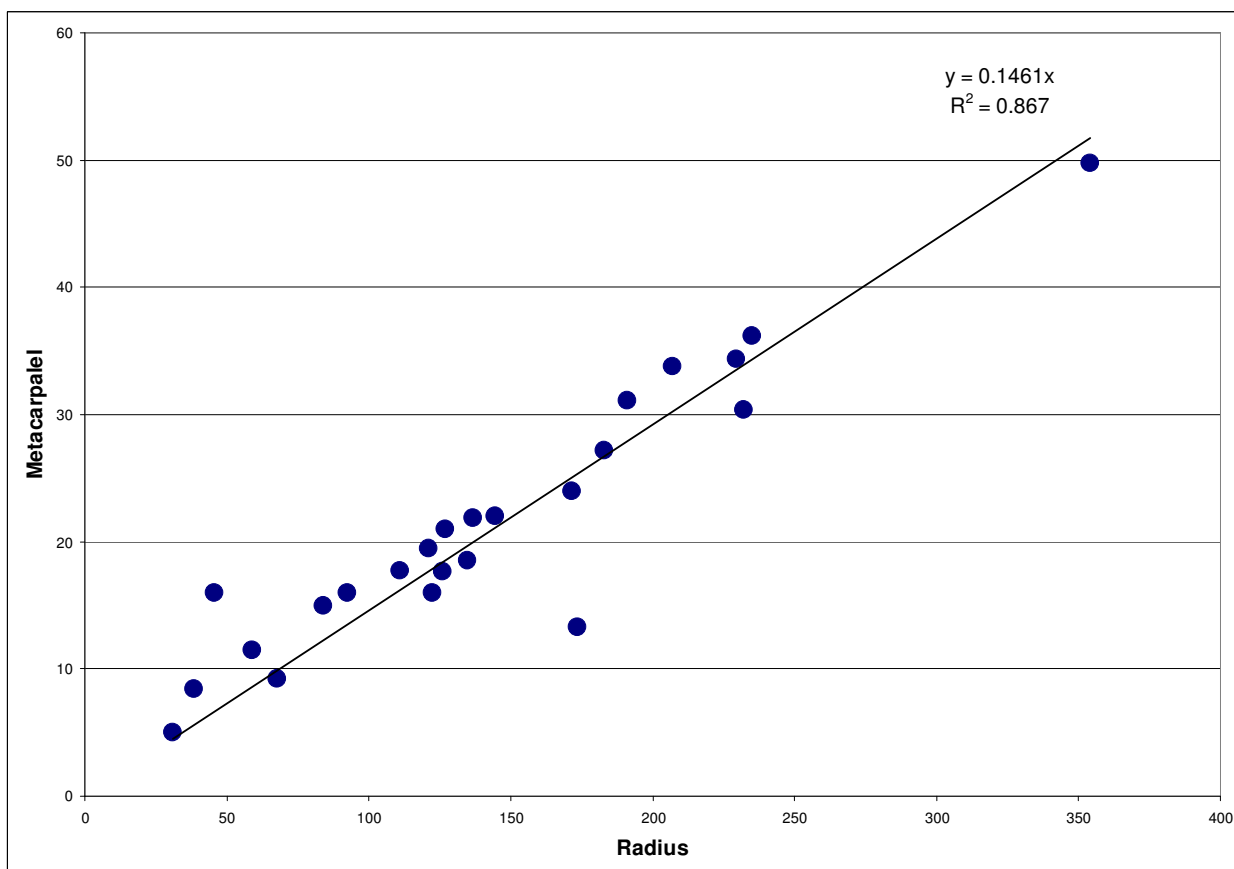
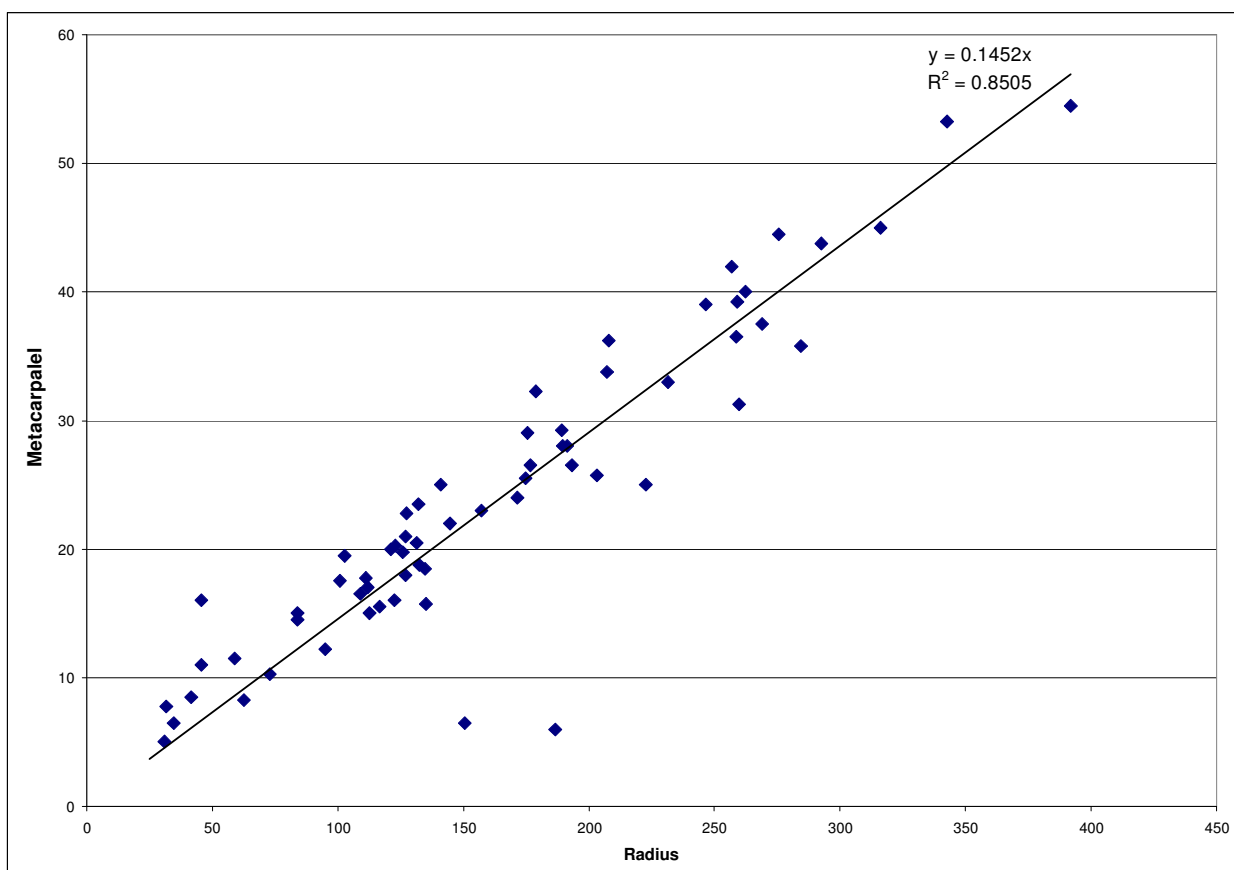


Рисунок 1.3.4. Соотношение длины лучевой и I пястной костей (в мм). Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

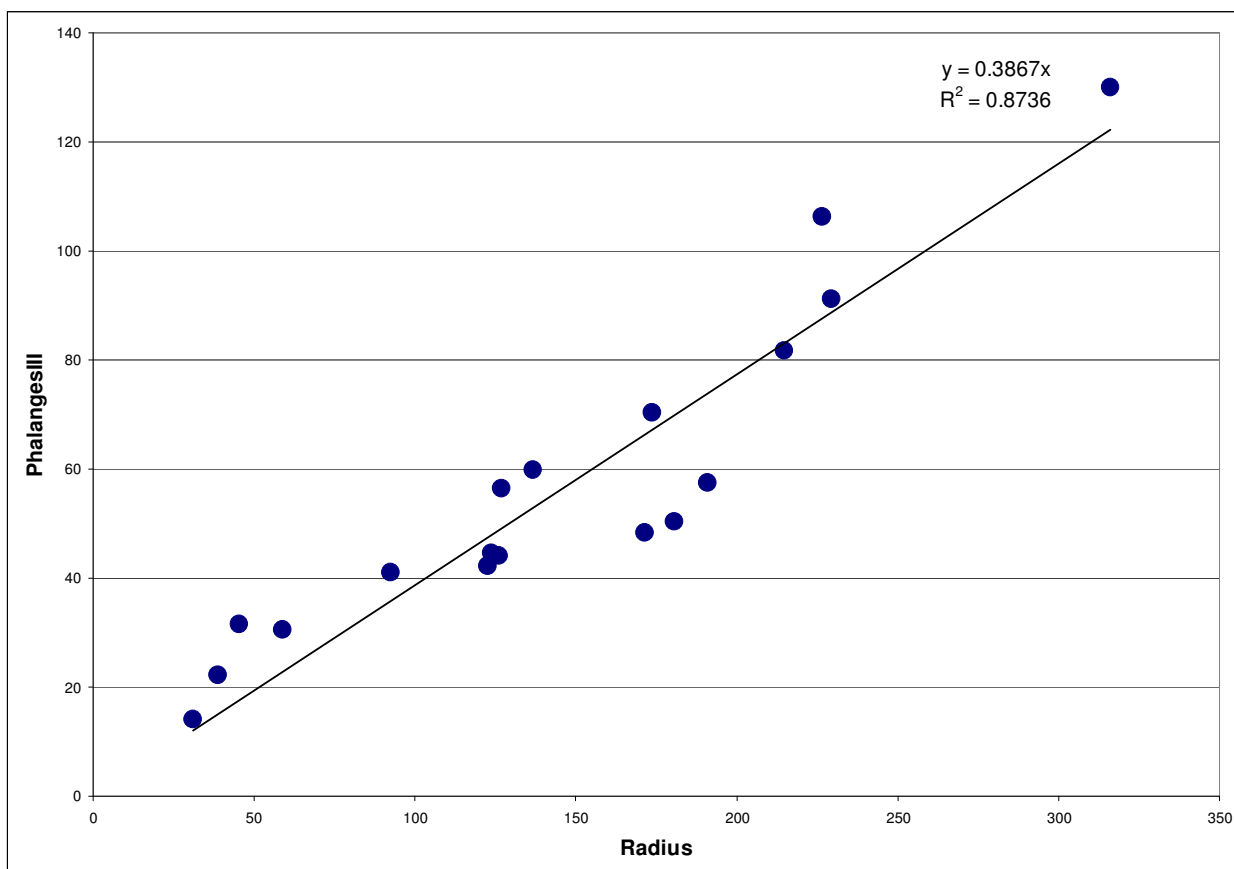
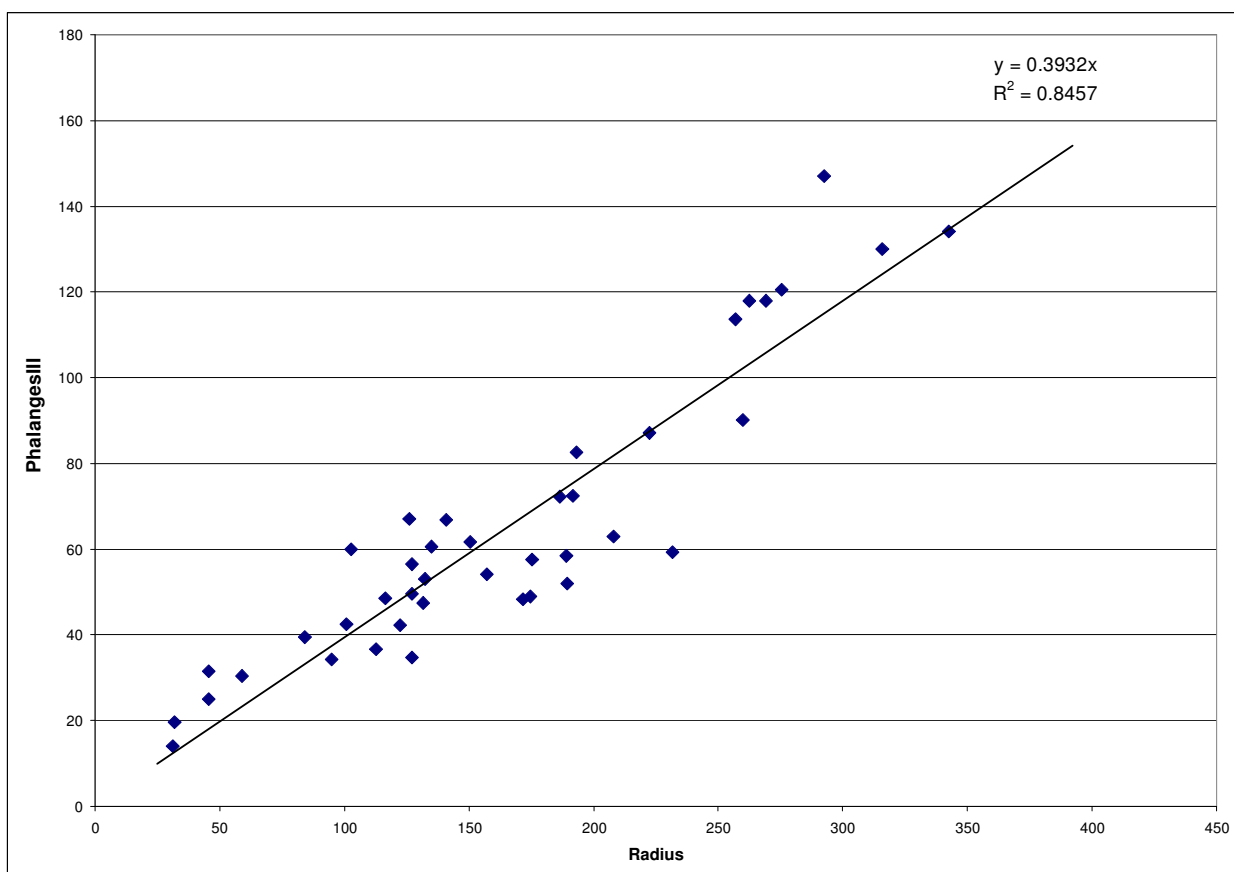


Рисунок 1.3.5. Соотношение длины лучевой кости и суммы фаланг III пальца (в мм).
Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

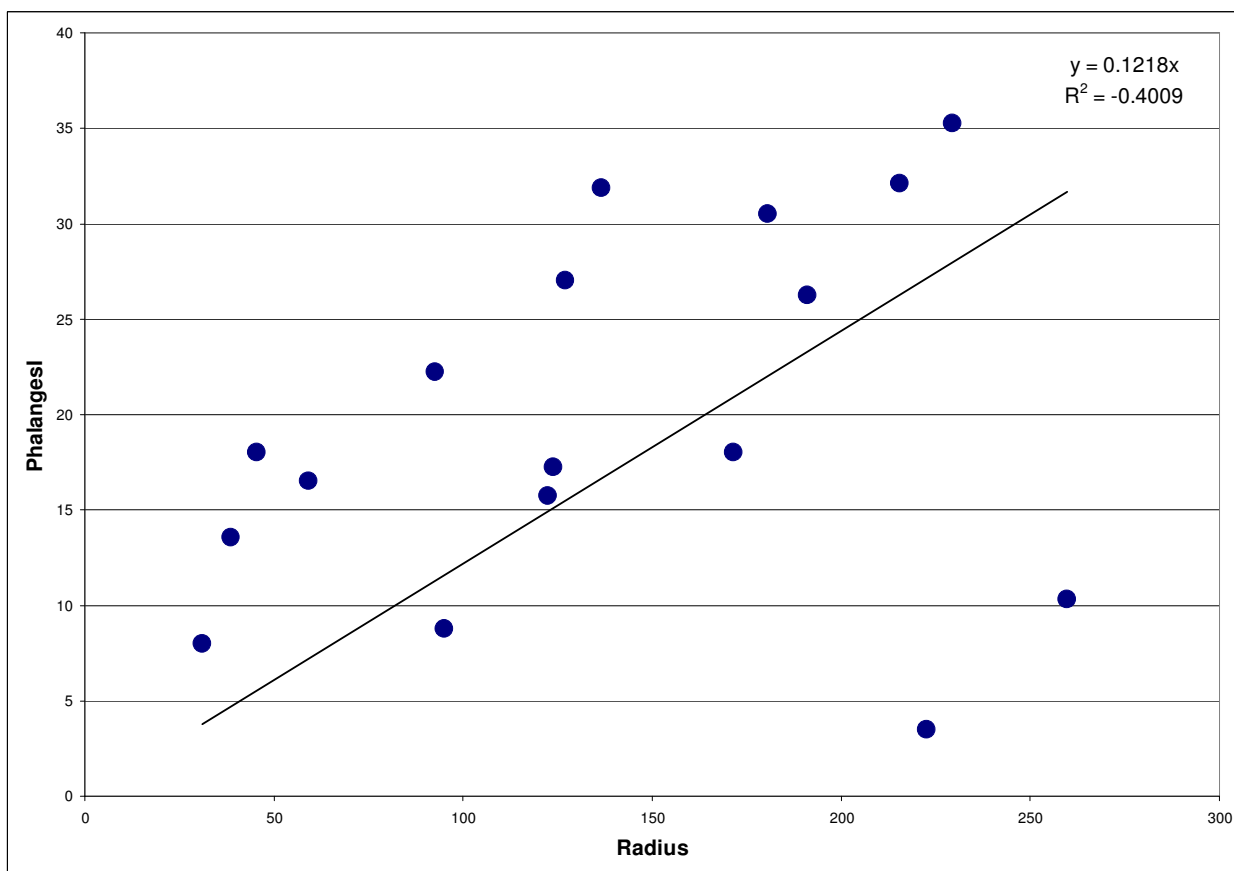
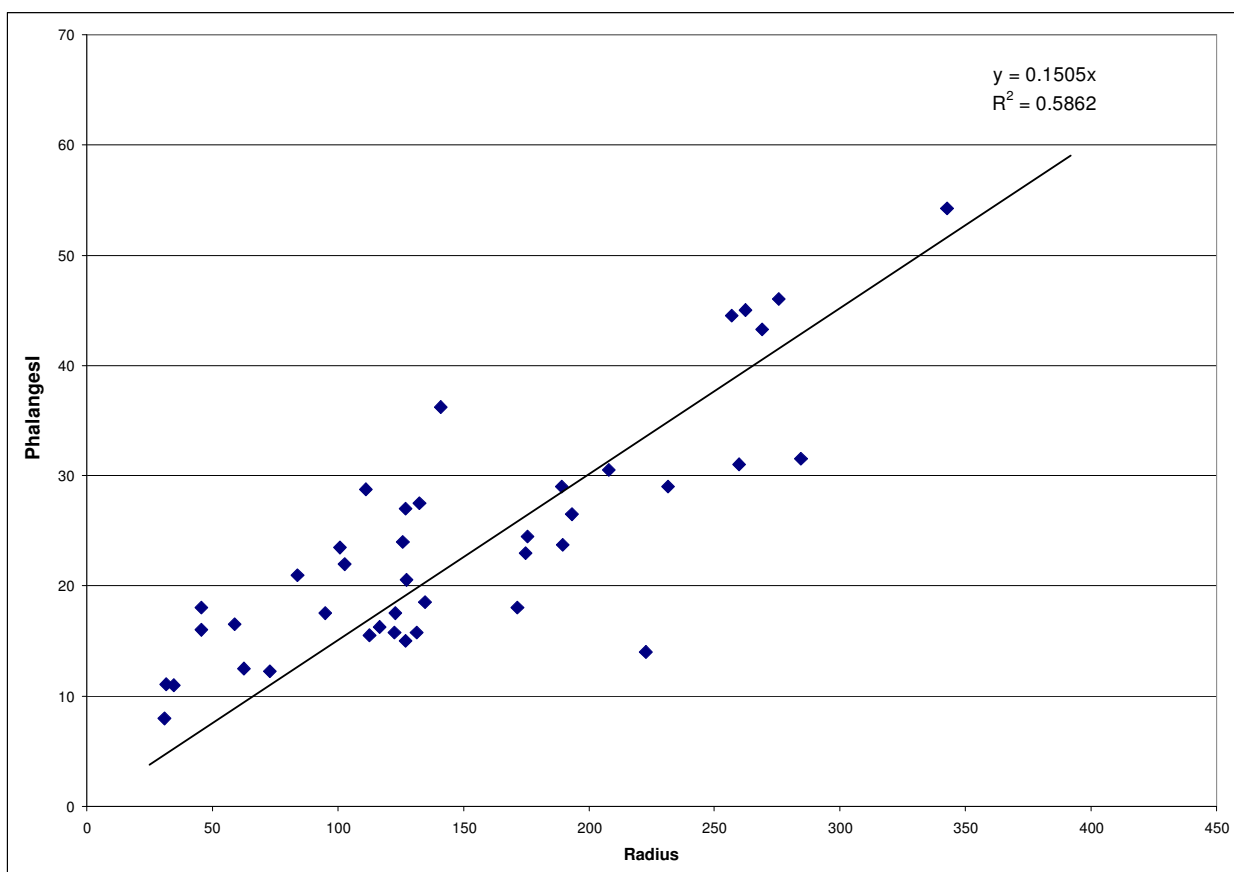


Рисунок 1.3.6. Соотношение длины лучевой кости и суммы фаланг I пальца (в мм).
Сверху – значения для измеренных особей; снизу – средние значения родов.

1.3.2 Пропорции кисти

С точки зрения изучаемой нами проблемы – морфологической основы хватательной функции – не менее, а может быть и более важными являются размерные соотношения частей кисти не с предплечьем или плечом, а между собой. В первую очередь нас интересуют пропорции ладони и пальцев. Достаточно адекватным мерилom длины ладони можно считать длину третьей пястной кости, хотя у некоторых приматов четвертая чуть длиннее (Boyer et al., 2013). Рассмотрим полученные на нашей выборке соотношения длин фаланг третьего пальца с его пястным элементом. Именно третий палец всегда участвует в силовом захвате – прижимании предмета к ладони – составляющем базовую функцию руки примата.

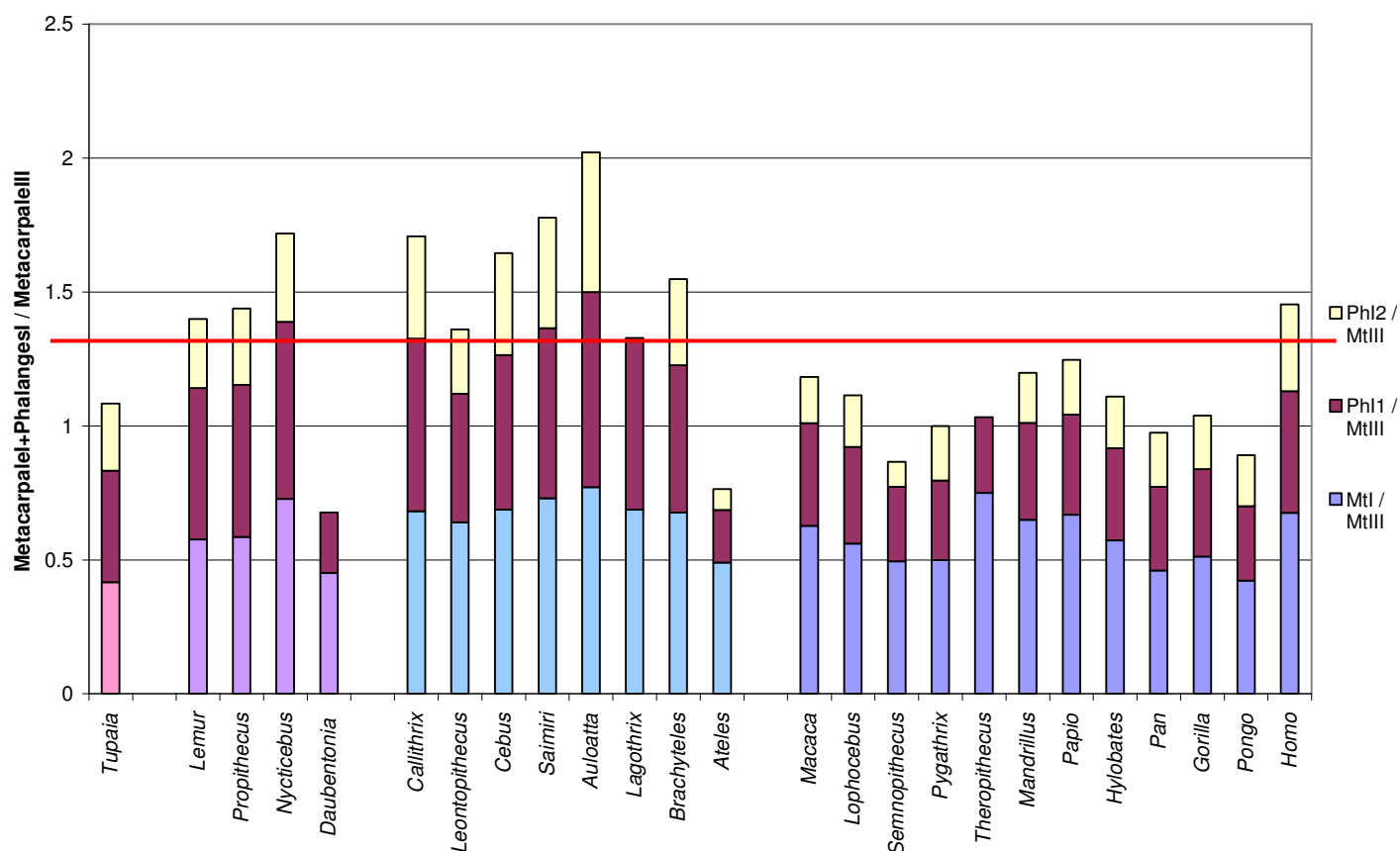
Сумма фаланг третьего пальца длиннее ладони (т.е. больше единицы на рис. 1.3.8) почти у всех приматов, даже у львиной игрушки с ее необыкновенной стопо-подобной кистью. То же характерно и для тупайи. Третий палец короче своей пястной кости только у наземной гелады; об этом можно вполне уверенно судить, хотя концевая фаланга у измеренного нами скелета утеряна.

В целом третий палец преобладает над ладонью у широконосых заметно сильнее, чем у узконосых. У широконосых (кроме львиной игрушки) третий палец превышает ладонь более чем в полтора раза (у саймири и ревуна почти вдвое), а почти у всех узконосых – менее. Лишь гиббоны, шимпанзе и орангутаны на индивидуальном уровне обнаруживают тенденцию к превышению порогового отношения 1,5. У тупай сумма фаланг третьего пальца лежит в диапазоне узконосых, а у полуобезьян – в диапазоне широконосых и иногда даже уходит за отметку 2 (Boyer et al., 2013). В цитируемой статье данное отношение именуется индексом цепкости. Это название спорно, потому что более короткие пальцы узконосых должны быть эффективнее в силовом захвате.

1.3.3 Размер большого пальца

Выше уже было показано, что длина большого пальца – наиболее свободная переменная в весьма консервативной по пропорциям передней конечности приматов (рис. 1.3.6). Теперь мы рассмотрим, как у них варьируют длины фаланг и пястной кости большого пальца по отношению к длине ладони (третьей пястной кости) (рис. 1.3.9). В целом две фаланги и пястный элемент большого пальца "ведут себя" по отношению к ладони так же как три фаланги третьего пальца. Индекс отношения длины большого пальца вместе с metacarpale I к metacarpale III у полуобезьян вместе с широконосими больше, а у узконосых (наряду с тупайей) – меньше. Картина еще более четкая, чем в случае третьего пальца: наблюдается небольшой хиатус в районе значения 1,32 даже если брать не средние для родов, а индивидуальные значения индекса.

Имеются очень характерные и легко объяснимые исключения. Среди полуобезьян крайне укорочен первый "луч" у руконожки, а среди широконосых – у коаты (здесь он даже не выходит из ладони). Среди узконосых большой палец соизмерим по длине с таковым полуобезьян и широконосых только у человека. Рекордные индивидуальные значения данного индекса в нашей выборке отмечаются у ревуна (первый палец помогает второму в схизодактильном захвате), среди игрунок (первый палец выдвинут в один ряд с остальными для когтевого захвата) и у одного толстого лори (первый палец противодействует остальным в клещевидном захвате).



120

Чтобы определить, за счет каких элементов удлиняется или укорачивается большой палец, надлежит принять общую длину его фаланг и пястной кости за 100% (рис. 1.3.10). Наши данные показывают, что у узконосых сумма фаланг первого пальца всегда меньше 55% полной длины первого "луча"; это критическое значение достигнуто на нашей выборке только человеком и шимпанзе. Напротив, у тупайи, полуобезьян и большинства широконосых сумма фаланг первого пальца превышает 55% полной длины первого "луча". У имевшегося в нашем распоряжении скелета руконожки концевая фаланга первого пальца отсутствовала, но по литературным данным (Boyer et al., 2013) сумма фаланг в первом "луче" достигает у нее рекорда в 70%. Среди широконосых наблюдаются два обратных отклонения – в диапазон значений узконосых и даже за его пределы. Это – уже неоднократно упоминавшиеся в качестве исключений из правил львиная игрунка и особенно коата. У последней относительная длина первого пястного элемента превышает сумму двух фаланг почти вдвое.

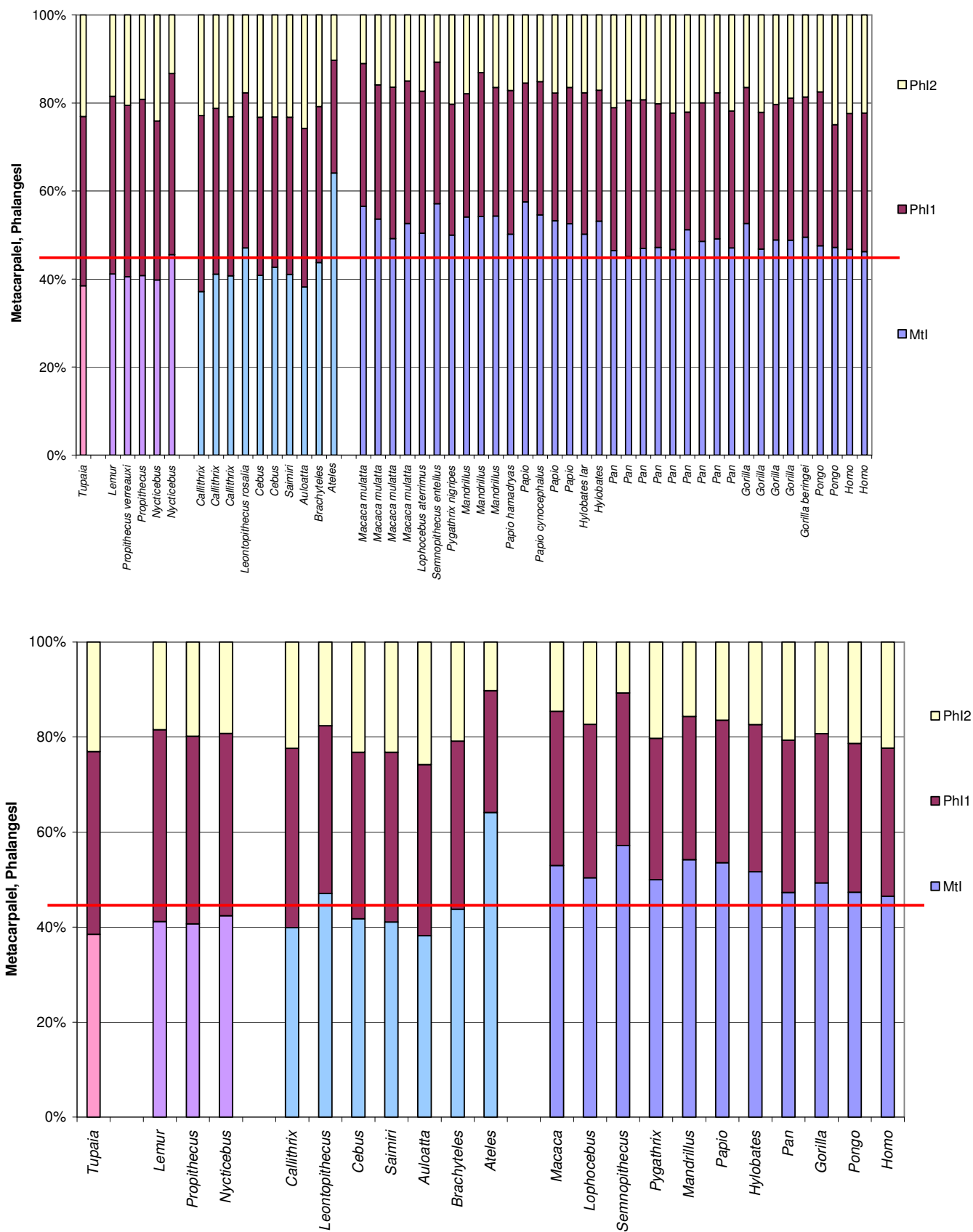


Рисунок 1.3.10. Взаимное соотношение длин элементов первого пальца у изученных экземпляров (верхняя диаграмма) и родов (нижняя диаграмма).

ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 2.1 Сгибательные линии ладони как индикаторы функциональных специализаций кисти

Широконосые обезьяны, как и другие представители приматов, характеризуются разнообразием в постановке конечностей при локомоции и имеют в своем репертуаре различные способы захвата предметов. В результате наших исследований выявлена связь способов захвата предметов и опоры при передвижении с группами сцепления пальцев (Таблица 1.1.4), а тех, в свою очередь, с набором сгибательных линий (Таблица 1.1.5). Рассмотрим последовательно эту связь.

1) Тенарная линия

Закладывается у человека первой и обязательно присутствует как у человека, так и у всех обезьян. Тот факт, что она сохраняется даже у коат, утративших сам большой палец (Рисунок 2.1.1) (Вильямовская, 1955), свидетельствует о том, что эта линия имеет генетическую, а не чисто функциональную основу. Таким образом, она относится к главным линиям в точном смысле этого термина не только у человека, но и у обезьян.

Тенарная линия является индикатором автономизации большого пальца. Тем самым, она соответствует наличию групп сцепления I и II-V. Чем более широким полукругом тенарная линия вдается в ладонь, тем, вероятно, больше степень противопоставления.

У гориллы эта линия вдается в ладонь намного менее глубоко, чем у человека, и большой ее палец значительно короче. Все это говорит о пониженной способности к противопоставлению. При коротком большом пальце захват мелких объектов осуществляется его приведением к боковой поверхности указательного, что не требует существенного противопоставления.

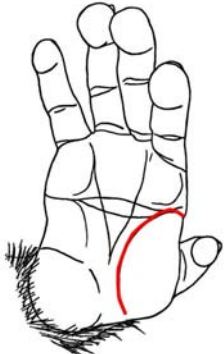
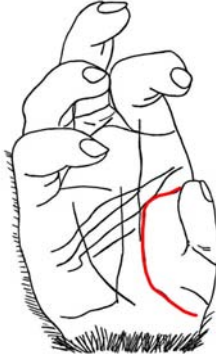
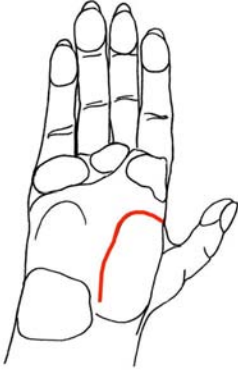
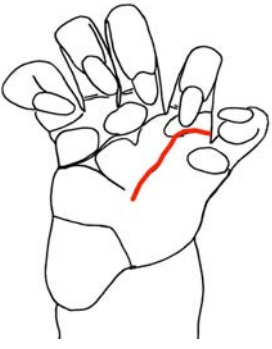
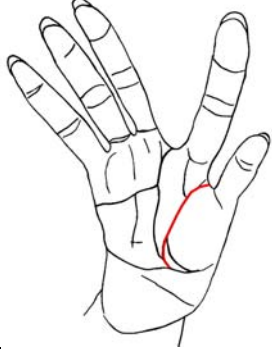
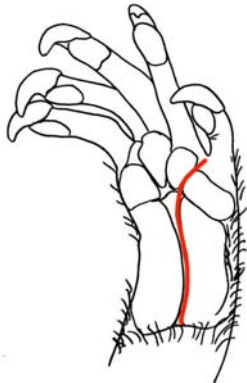
Истинное противопоставление				Ложное противопоставление
Бипедализм, руки не участвуют в опоре	Разнообразное четвероногое передвижение по деревьям и земле	Хождение по земле на кулаках	Быстрая брахиация	Лазанье по тонким ветвям
				
<i>Homo</i>	<i>Cercopithecus</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Hylobates</i>	<i>Cebus</i>
Схизодактилия – большой палец "сцеплен" с указательным			Отсутствие противопоставления	
Четвероногое хождение по толстым ветвям, прыжки	Четвероногое хождение по толстым ветвям	Четвероногое хождение по толстым ветвям, медленная брахиация	Медленная брахиация	Бег по ветвям, лазанье по стволам
				
<i>Cacajao</i>	<i>Alouatta</i>	<i>Lagothrix</i>	<i>Ateles</i>	<i>Callithrix</i>

Таблица 2.1.1. Тенарная линия и особенности большого пальца у обезьян с разными способами локомоции и у человека.

Коаты и гиббоны для передвижения используют преимущественно брахиацию. У гиббона тенарная линия короткая, но вполне достаточна для противопоставления, поскольку большой палец гиббона "глубоко посажен". Глубокая посадка обусловлена, с одной стороны, тем, что кожная межпальцевая вырезка I-II у гиббона гораздо глубже, чем у других обезьян (почти до основания пясти), с другой стороны, укорочением самой пястной кости I. Коаты, как и гиббоны, имеют узкую вытянутую кисть,

приспособленную для брахиации. Однако, по всей видимости, в отличие от гиббона, большой палец у них не претерпевал проксимального смещения, т.е. не проходил стадию "глубокой посадки", а просто укоротился и исчез¹⁶. Тенарная линия коат выходит на преаксиальный край ладони лишь немного проксимальнее поперечной, так называемой обезьяньей линии. Столь дистальное начало тенарной линии может указывать на исходное местоположение большого пальца до его редукции у предков паукообразных обезьян – такое же дистальное, как у всех широконосых.

У представителей семейства *Cebidae* и *Atelidae* тенарная линия оканчивается не в основании кисти, как у других обезьян и человека, а несколько дистальнее. Это тем более странно, что у капуцинов подвижность большого пальца осуществляется за счет иного, более проксимального сустава, чем у узконосых обезьян. На основании указаний на то, что трапециевидно-пястный сустав капуцинов не имеет выраженной седловидности (Lucas, 1885; Napier, 1961), противопоставление большого пальца капуцинов обычно называют "ложным". Некоторые исследователи отечественной школы предполагают, что его основная подвижность сосредоточена в другом, ладьевидно-трапециевидном суставе (Данилова, 1979). Однако исследование препарата, полученного после препаровки мышц, не дало нам никаких оснований предполагать, что подвижность первого пальца капуцина осуществляется в каком-либо ином суставе, кроме трапециевидно-пястного.

У игрунок большой палец сильно смещен в дистальном направлении – расположен практически в один ряд с остальными пальцами, "высоко посажен". Такое же дистальное смещение претерпевает и подушечка большого пальца, которая у игрунок не сливается с тенаром. При этом тенарная линия приобретает практически продольную ориентацию, т.е. функционально становится как бы еще одной продольной сгибательной линией, наряду с другими продольными линиями. Игрунки практически не

¹⁶ Под полным исчезновением мы понимаем то, что рудиментарный палец не выступает из ладони

противопоставляют большой палец, но могут отводить его в сторону с большей амплитудой, чем остальные пальцы.

2) Трехпальцевая линия

Закладывается у человека второй. Кроме него она в четком виде присутствует только у схизодактильных широконосовых обезьян – ревунов, уакари, саки, шерстистых. Они часто перемещаются по толстым наклонным и горизонтальным ветвям на четырех конечностях, используя при этом постановку кисти, которую предлагается называть "широкий захват". Он как раз и базируется на схизодактильной группировке пальцев: II отделен от III глубоким промежутком, что позволяет широко разводить их в стороны и обхватывать ветвь, ставя ладонь почти вдоль нее (а не поперек) с опорой на все основание последней (Таблица 2.1.2).

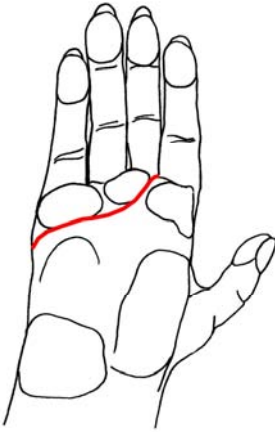
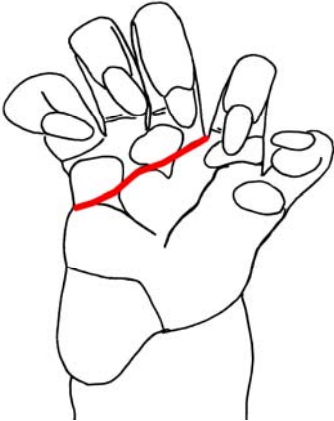
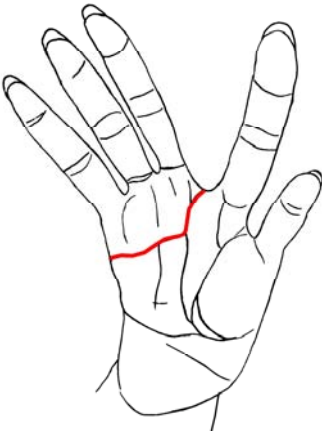
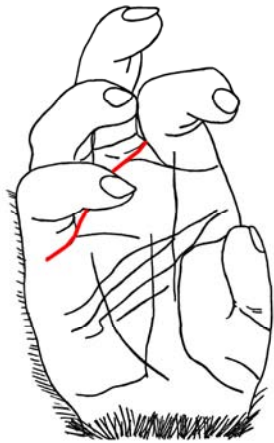
Схизодактилия			Хождение по земле на кулаках
Хождение по толстым горизонтальными ветвям, прыжки	Хождение по толстым горизонтальными ветвям	Хождение по толстым горизонтальным ветвям, медленная брахиация	
			
<i>Cacajao</i>	<i>Alouatta</i>	<i>Lagothrix</i>	<i>Gorilla</i>

Таблица 2.1.2. Трехпальцевая линия.

Трехпальцевая линия у схизодактильных широконосовых обезьян занимает более наклонное положение, чем у человека (не поперек ладони, а по диагонали), и заканчивается точно в межпальцевом промежутке II-III. У человека же трехпальцевая линия лежит в области суставной линии метакарпо-фаланговых суставов, имеет обычно полукруглую форму с подъемом к третьему пальцу, и оканчивается либо в межпальцевом

промежутке II-III (который не так углублен, как при схизодактильности), либо на одноименной подушечке (Chauhan, 2011; Вильямовская, 1955). Сравнение с человеком позволяет оценить значение наклона трехпальцевой линии у широконосых обезьян: будучи более продольной, она как бы "делит" ладонь на две части, которые "складываются" друг относительно друга при "широком захвате" ветви. Поэтому и не возникает аналогичной общей линии для I-II пальцев – они как бы оказываются "вместе" с основной частью ладони.

На ладони гориллы (Таблица 2.1.2) видна линия, очень напоминающая трехпальцевую линию, однако в действительности она не соответствует ей топографически. Трехпальцевая линия у человека и широконосых всегда находится проксимальнее межпальцевых подушечек двух последних пальцевых промежутков, а у гориллы она проходит дистальнее. Несмотря на это, данная линия не является и объединением пястно-фаланговых линий, поскольку все они находятся у гориллы на своих местах. Обсуждаемая линия гориллы вполне может оказаться не сместившейся дистально настоящей трехпальцевой линией, а ее аналогом – второстепенной линией, так же как и трехпальцевая линия помогающей кооперации пальцев III-V. Для выяснения природы этой линии необходимо изучить эмбрионы горилл.

Как уже было сказано, трехпальцевая линия у широконосых обезьян формируется в связи с использованием схизодактильного захвата. Кроме того, при одновременном сгибании III-V пальцев по трехпальцевой линии и противопоставлении большого пальца по тенарной, образуется указующий жест. Данилова (1979) пишет, что обезьяны редко используют такую комбинацию, и она всего лишь раз наблюдала, как шимпанзе пытался указательным пальцем достать орех из круглого отверстия в полу. Однако в общедоступных источниках можно найти много примеров видео- и фотоматериалов, где шимпанзе пользуются указательным пальцем для нажатия клавиш, что можно рассматривать как подтверждение их способности использовать указательный жест для манипуляций. Поэтому может возникнуть предположение, что и широконосые обезьяны могли бы

реализовывать указующий жест, ведь у них есть все используемые при этом линии. Однако никаких фактических подтверждений этого предположения нет, и, вероятнее всего, у широконосых обезьян сочетание трехпальцевой и тенарной линий служит только индикатором широкого захвата. Возможны ситуации, когда пальцы III-V располагаются по одну сторону ветви, I – по другую, а II – строго вдоль нее, как бы указывая направление перемещения обезьяны вдоль ветви.

Не вызывает сомнения, что трехпальцевая линия широконосых возникла независимо от таковой человекообразных. У гориллы она, как сказано выше, вероятнее всего ненастоящая. У человека же ее неизменным спутником является подуказательная линия (см. ниже), что наводит на мысль, что обе линии представляют собой половинки исходной четырехпальцевой борозды. Напротив, у схизодактильных широконосых обезьян трехпальцевая линия представляет собой укороченную четырехпальцевую, конец которой смещен из первого межпальцевого промежутка (I-II) во второй (II-III).

3) Подуказательная линия

Встречается только у человека, закладывается у него третьей, и начинается в первом межпальцевом промежутке, пересекает ладонь поперечно или наклонно и оканчивается на гипотенаре, т.е. не доходит до ульнарного края ладони. В своем начале может сливаться с тенарной линией, или идти параллельно ей. Подуказательная линия задействована в сгибании II пальца, в сочетании с трехпальцевой линией – в сгибании II-V, а в комбинации с тенарной линией, обслуживающей противопоставление I-го, – в осуществлении так называемого "точного захвата".

Многие обезьяны при захвате мелких объектов зажимают их между подушечкой большого пальца и боковой стороной согнутого указательного ("неточный захват", как при показе проездного билета контролеру). При этом достаточно согнуть одновременно II-V пальцы (по четырехпальцевой линии) и согнуть большой палец (по тенарной линии), противопоставление при этом может быть частичным. В противоположность этому, "точный

захват" подразумевает контакт подушечек большого и указательного пальца, поэтому необходимо не только полное противопоставление большого пальца (глубокая тенарная линия), но и сгибание отдельно указательного пальца, что и вызывает формирование подуказательной линии. На рентгеновском снимке (Рисунок 1.1.1) видно, что ее начальный участок у человека как раз соответствует пястно-фаланговому суставу указательного пальца. О том, что она является индикатором сгибания преимущественно указательного пальца, свидетельствует ее характерное отличие от четырехпальцевой обезьяньей линии: она не доходит до ульнарного края ладони, а теряется в ее центре.

Как уже было сказано, в качестве промежуточного шага к "точному захвату" можно рассматривать указательный жест, который, в отличие от "точного захвата", доступен не только человеку, но и обезьянам (как минимум высшим). При его формировании достаточно использовать группы сцепления III-V и I – тогда ладонь складывается по тенарной и трехпальцевой линиям. Если же указательный палец наклоняется навстречу подушечке большого, кожа ладони начинает морщиться еще и по подуказательной линии.

4) Четырехпальцевая, или обезьянья линия

У человека присутствует редко, по-видимому, в качестве атавизма (см. ниже) и тогда закладывается не позже 15-й недели (Sherer, Abramowicz, 1991).

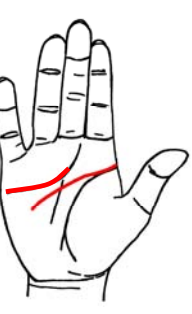
Лазанье по стволам	Медленная брахиация	Универсал	Быстрая брахиация	Хожение на кулаках	Мелкие манипуляции
					
<i>Callithrix</i>	<i>Ateles</i>	<i>Cercopithecus</i>	<i>Hylobates</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>

Таблица 2.1.3. Поперечные складки у обезьян с разными способами употребления рук и у человека.

Весьма неоднозначным выглядит вопрос о природе поперечной линии у игрунок. Во-первых, в отличие от всех остальных приматов, все пальцы игрунок, включая I, оказываются расположены дистальнее этой линии. Это связано с очень "высокой посадкой" большого пальца (Таблица 2.1.3). Таким образом, поперечная линия игрунок подразумевает группу сцепления I-V, а не II-V, и может быть названа пятипальцевой сгибательной линией. Во-вторых, у игрунок поперечная линия пересекается несколькими продольными (собственно продольными и тенарной линией) и разбивается ими на фрагменты. Она не выглядит единой, четко оформленной, а напоминает ломаную линию, проходящую по проксимальным границам межпальцевых подушечек (включая подушечку большого пальца, которая у игрунок не сливается с тенаром. У некоторых игрунок и тамаринов (*Saguinas midas*, *Mico argentatus* и др.) средние межпальцевые подушечки могут быть сильно вытянуты в продольном направлении, так что поперечная линия не выражена совсем (Hill, 1957). Не видно ее и у львиной игрунки. Нельзя исключить, что поперечная линия игрунок, если она есть, по сути является лишь оформленным контуром проксимальной границы подушечек. В любом случае, хотя функционально она является индикатором совместного сгибания I-V пальцев, а не II-V, это единственная поперечная линия, которую можно обнаружить на ладони игрунок, что делает ее единственным возможным кандидатом на соответствие поперечной линии других обезьян.

У всех других обезьян, за исключением схизодактильных широконосовых, имеется типичная поперечная сгибательная линия ладони – она пересекает ее поперек от края до края, обозначая группу сцепления II-V пальцев, то есть это полноценная четырехпальцевая линия.

У человека четырехпальцевая линия, которую называют "обезьяньей", встречается в качестве редкой аномалии. Характерно, что ее основные варианты примерно вдвое чаще встречаются у самых архаичных народностей – африканских пигмеев и так называемых меланезийских пигмеев (Kimura, 1968). Данный факт свидетельствует в пользу гомологии

четырепальцевой линии у человека (в качестве аномалии) и обезьян (в качестве нормы). Bali (1994) в своей работе перечисляет имена ученых, которые придерживаются такого мнения: Shuttleworth, 1909; Wurt, 1937; Portius, 1937; Tillner, 1953; Weninger, Navratil, 1957.

Некоторые авторы (Вильямовская, 1955; Sharma, Sharma, 2011) считают, что обезьянья линия у человека всегда образуется за счет слияния имеющихся в норме подуказательной и трехпальцевой линий. Отсюда вытекает, что в эволюции человека имел место обратный процесс распада предковой четырехпальцевой линии обезьян на ульнарный отрезок – трехпальцевую линию, и радиальный – подуказательную линию. Остается, правда, непонятным, почему в эмбриогенезе первая опережает вторую. Возможно, и четырехпальцевая линия обезьян закладывается начиная с ульнарного конца, но данных на этот счет пока нет.

Еще возникает следующий вопрос: если обезьянья линия человека, когда присутствует, всегда включает в себя трехпальцевую и подуказательную линии, то что представляют собой Сиденейский и Суонский варианты? В Сиденейском наряду с четырехпальцевой линией имеется нечто подобное трехпальцевой линии, а в Суонском – подуказательной. Вариации в пределах Суонского варианта (Sharma, Sharma, 2011) наводят на мысль, что здесь присутствует не настоящая подуказательная линия, а ее второстепенный дублер, ответвляющийся от тенарной линии. Присутствие в Сиденейском варианте второстепенного дублера для настоящей трехпальцевой линии, которая должна быть включена в восстановившуюся четырехпальцевую линию обезьян, тоже не исключено. Об этом свидетельствует наличие мнимой трехпальцевой линии у гориллы, рассмотренное в предыдущем параграфе.

У человекообразных обезьян на ладони часто можно видеть две-три поперечные четырехпальцевые линии, пересекающие ладонь от края до края. Используя только фотоматериалы, к тому же весьма обрывочные, затруднительно вынести окончательное суждение об их природе. Не

исключена возможность того, что какая-то одна из двух – это новообразование, т.е. второстепенная линия, не входящая в рассматриваемый нами главный набор. Интересно было бы проследить их закладку в эмбриогенезе: главная линия должна закладываться до возникновения движений пальцев, а второстепенная – после, т.е. несколько поперечных линий этих обезьян в онтогенезе могут выстроиться в определенной последовательности.

5) Продольная линия

У человека в эмбриогенезе развивается четвертой, но в эволюции обезьян, по-видимому, появилась раньше, чем поперечные линии. Если судить по ее встречаемости у разных представителей, древнее нее – только тенарная линия.

У игрунок и тамаринов всегда присутствуют одна-две продольные линии между центральными подушечками (Таблица 2.1.4). У большинства игрунок две таких линии, которые начинаются в основании ладони (или немного дистальнее). Затем они идут вдоль средней линии ладони, могут быть тесно сближены в своей проксимальной части, но дистально расходятся, проходят между межпальцевыми подушечками и идут к межпальцевым промежуткам II-III и IV-V. У львиной игрунки и некоторых тамаринов продольная линия одна, проходит строго по средней линии ладони к основанию третьего пальца. Иногда у них все же удается обнаружить вторую линию, которая отходит от середины первой в направлении к пальцевому промежутку IV-V, но она слабо выражена. Продольная линия у игрунок выглядит как главная сгибабельная борозда, так что можно предположить, что она формируется на ранних стадиях эмбрионального развития.

Игрунки часто перемещаются по вертикальным стволам деревьев, где они добывают корм. При этом обхватить его нет никакой возможности, а значит, какое-либо противопоставление пальцев бессмысленно. Для удержания на вертикальной поверхности у игрунок вторично развиваются когти. При перемещении по стволам игрунки могут разводить пальцы

широко в стороны и достигать наиболее плотного контакта хорошо развитых подушечек кисти с поверхностью. Продольные линии (в том числе и продольно переориентированная тенарная линия), по сути, являются разграничителями между этими подушечками. Они могут морщиться при складывании ладони лодочкой (при частичном противопоставлении I и V пальцев). Вильямовская (1955) считает, что рисунок сгибательных складок кисти у обезьян имеет большее сходство с таковым стопы, чем у человека, что, по мнению автора, связано с недостаточно четкой дифференциацией функций – и кисти, и стопы используются как для передвижения, так и для манипулирования предметами. Рисунок складок и пропорции кисти у игрунок действительно напоминают таковые стопы. Вероятно, продольные линии как раз и отражают приспособление в большей мере к четвероногому бегу по стволам, чем к манипулированию предметами.

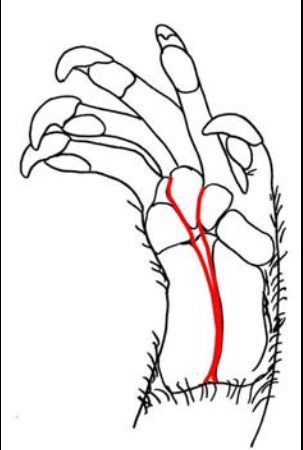
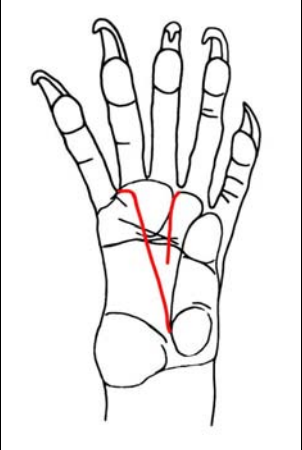
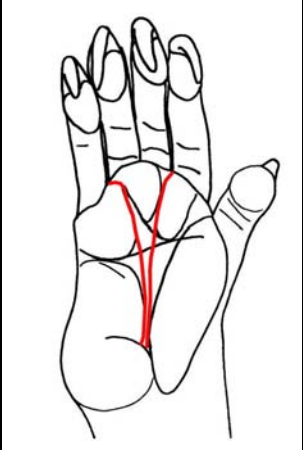
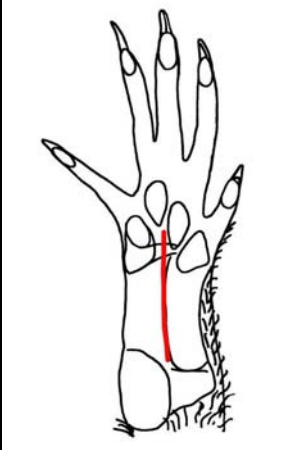
Высокая посадка большого пальца			Синдактилия
			
			
<i>Callithrix jacchus</i> ¹⁷	<i>Callithrix penicillata</i> ¹⁸	<i>Cebuella pygmaea</i> ¹⁹	<i>Leontopithecus rosalia</i>

Таблица 2.1.4 Разнообразие продольных линий у игрунок.

¹⁷ Фотография Quinton Skinner

¹⁸ Фотография Jonas из подборки www.leszoosdanslemonde.com

¹⁹ Фотография Joachim S. Muller

Еще больше напоминает стопу кисть львиной игрушки – она более вытянутая и узкая, чем у других родов игрунок. Кроме того, у львиной игрушки наблюдается синдактилия: основания трех средних пальцев заключены в единый кожный чехол (III-IV объединены на протяжении всей длины проксимальных фаланг, II-III – несколько меньше). Отмечена синдактилия II-III пальцев и у некоторых видов тамаринов, например у *Saguinus mystax*, но объединение не простирается так далеко, как у львиной игрушки (Россок, 1917 цит.по Hill, 1957). Возможно, добывая из узких щелей насекомых, эти синдактильные обезьяны могут слегка "складывать" ладонь лодочкой (вдоль продольной сгибательной борозды) и зажимать объект как пинцетом: с одной стороны – тремя сросшимися пальцами, а с другой – первым и пятым.

Кроме игрунок и тамаринов, широконосые обезьяны не имеют отчетливых продольных линий на ладони; у узконосых они хоть и встречаются, но в качестве непостоянных. Появление продольных линий может быть связано с увеличением подвижности крайних пальцев, но ни у каких других приматов они не выражены так хорошо, как у игрунок. Это позволяет нам говорить о том, что, что в эволюции приматов, по крайней мере широконосых обезьян, имеется тенденция замены продольных линий на поперечные.

У человека продольная линия формируется во время внутриутробного развития, но значительно позже возникновения движений пальцев (Bali, 1994), и, ее относят к второстепенным. О том, что она не относится к главным линиям, также свидетельствует тот факт, что она имеет очень непостоянные параметры (форма, глубина, положение) и часто может отсутствовать вовсе во взрослом состоянии. Однако другие второстепенные линии закладываются в основном еще позже. Так что, либо у человека продольная линия – это второстепенная линия, которая имеет тенденцию к переходу в категорию главных, либо наоборот – это остаток продольной

складки далеких предков, который деградирует и переходит из категории главных во второстепенные. Второе представляется более вероятным.

Существующие и несуществующие комбинации линий.

Обсудив каждую линию в отдельности, необходимо рассмотреть наборы линий как целостную систему. У человека Shyamacharan et al. (2008) выделяют три типа комбинаций: квартет (одновременно присутствуют 4 главных линии, включая тенарную линию), триплет (три линии) и обезьяний тип (две линии), при этом квартет чаще встречается на левой руке, а триплет на правой у обоих полов. На ведущей руке (большинство людей, как известно, правши) линий меньше, поскольку второстепенная продольная линия может пропадать с возрастом в ходе сглаживания рельефа ладони.

Если рассматривать приматов в целом, а не только человека, ситуация усложняется, в первую очередь из-за продольных линий. Теоретически возможны разные сочетания поперечных линий (четырёхпальцевой, трёхпальцевой и подуказательной) и одной-двух продольных линий. Для упрощения анализа мы не будем учитывать вариации развития каждой линии (начало, конец, длина, отклонение от продольной или поперечной оси ладони и т.п.), а учтем только наличие или отсутствие. Тенарную линию можно не рассматривать при анализе комбинаторики линий, поскольку у исследованных объектов она есть всегда.

На Таблице 2.1.5 в верхнем ряду приведены схематические изображения основных реализованных комбинаций. В качестве нормы у приматов обнаружено 6 основных комплектов линий (обозначены буквами А-Е в верхнем ряду таблицы).

 A <i>Leontopithecus</i>	 B <i>Callitrichidae</i>	 C Полуобезьяны, <i>Saimiri</i>, <i>Cebus</i>, некоторые обезьяны Старого Света	 D <i>Lagothrix</i>	 E <i>Alouatta</i>, <i>Cacajao</i>, <i>Lagothrix</i>		
 F <i>Ateles</i>, некоторые обезьяны Старого Света <i>Hylobates</i>, <i>Homo</i> (трисомия)						
 G <i>Gorilla</i>, <i>Pan</i>			 H <i>Homo</i>	 I <i>Homo</i>	 J <i>Homo</i> (Сиднейский)	 K <i>Homo</i> (Суонский)

Таблица 2.1.5. Имеющиеся у разных приматов комбинации поперечных и продольных сгибаемых складок. Для сравнимости везде за основу взят контур ладони *Cercopithecus*. Взаиморасположение конкретных комбинаций в таблице не показывают эволюционных связей, а служит лишь для их наглядного сравнения. Основные варианты обезьян Нового Света представлены в верхнем ряду, нижний ряд отражает варианты человекообразных обезьян и человека (его нормы и аномалий), а столбец C-F-G логически связывает эти два ряда.

Наиболее часто встречающаяся комбинация F (только четырехпальцевая линия в дополнение к всегда имеющейся тенарной линии) наблюдается у большинства узконосых обезьян, части широконосых

(например, у коат) и у человека как редкая аномалия. Вариант G (две четырехпальцевые линии) характерен для человекообразных, а остальные из основных вариантов (A-C) обнаружены только у широконосых обезьян. Одна продольная линия вместо двух в комплексе A представлена у львиной игрунки, а в комплексе D – у шерстистой обезьяны.

Как можно заметить, наибольшее разнообразие основных комплектов линий (четыре из семи в верхней строке таблицы) наблюдается у широконосых обезьян. У узконосых, исключая человека и человекообразных, представлены только варианты C-F, потому что среди них нет ни схизодактильных форм, вроде уакари, ни форм с пятипальцевой бороздой, подобных игрункам. По разнообразию второстепенных вариантов всех превосходит человек.

Эволюционный сценарий формирования сочетаний сгибательных линий

Сгибательные складки могут служить хорошим признаком при описании способов захвата, и в целом соответствуют группам сцепления пальцев. Поскольку сгибательные складки имеют приспособительный характер, то они изменяются в соответствии с изменением способов захвата и усложняются с прогрессом в подвижности пальцев. Наш эволюционный сценарий представлен на Рисунке 2.1.1.

У самых примитивных широконосых обезьян (игрунок, ночной обезьяны, саймири), а также у многих полуобезьян, хорошо развиты ладонные подушечки (в том числе центральные) и продольные сгибательные линии, из-за чего их кисти напоминают ступни. Поперечная сгибательная линия у игрунок еще нечетко дифференцирована, а представляет собой ломанную морщину, окаймляющую проксимальную границу межпальцевых подушечек. Спецификой игрунок является то, что их большой палец выдвинут дистальнее поперечной складки ладони, за счет чего она стала пятипальцевой – в противоположность четырехпальцевой складке всех остальных известных приматов, которую называют обезьяньей

линией. I палец выдвинут в один ряд с остальными в связи с приспособлением игрунок к лазанью по толстым стволам деревьев.

В более продвинутых таксонах широконосых, в связи с формированием разных способов захвата, эта линия приобретает более четкую форму и занимает то положение на кисти, которое отвечает используемым группам сцепления пальцев. Так, поперечная четырехпальцевая линия характерна для узконосых и части широконосых, для которых свойственно лазанье по тонким ветвям или брахиация, а косая трехпальцевая линия и группа сцепления III-V пальцев специфична для широконосых и проявляется при широком схизодактильном захвате.

У человека трехпальцевая линия образовалась иначе, чем у схизодактильных широконосых – не путем превращения четырехпальцевой обезьяньей в трехпальцевую, а путем распада четырехпальцевой обезьяньей на трехпальцевую и подуказательную линии. Последняя линия, отсекая II палец, но не доходя до ульнарного края ладони, облегчает его сгибание, что важно для реализации "точного захвата" мелких предметов концами I и II пальцев (задействованы тенарная и подуказательная линии). Наличие подуказательной линии только у человека совпадает с тем фактом, что "точный захват" способен выполнять только он. Человекообразные обезьяны могут выполнять так называемый "неточный захват", зажимая предмет между укороченным I пальцем и боковой поверхностью II.

Ниже приведена схема возможных путей формирования сгибательных линий у приматов; линии изображены на ладони человека, поскольку речь идет только о сгибательных линиях, и форма ладони в этом контексте не учитывается.

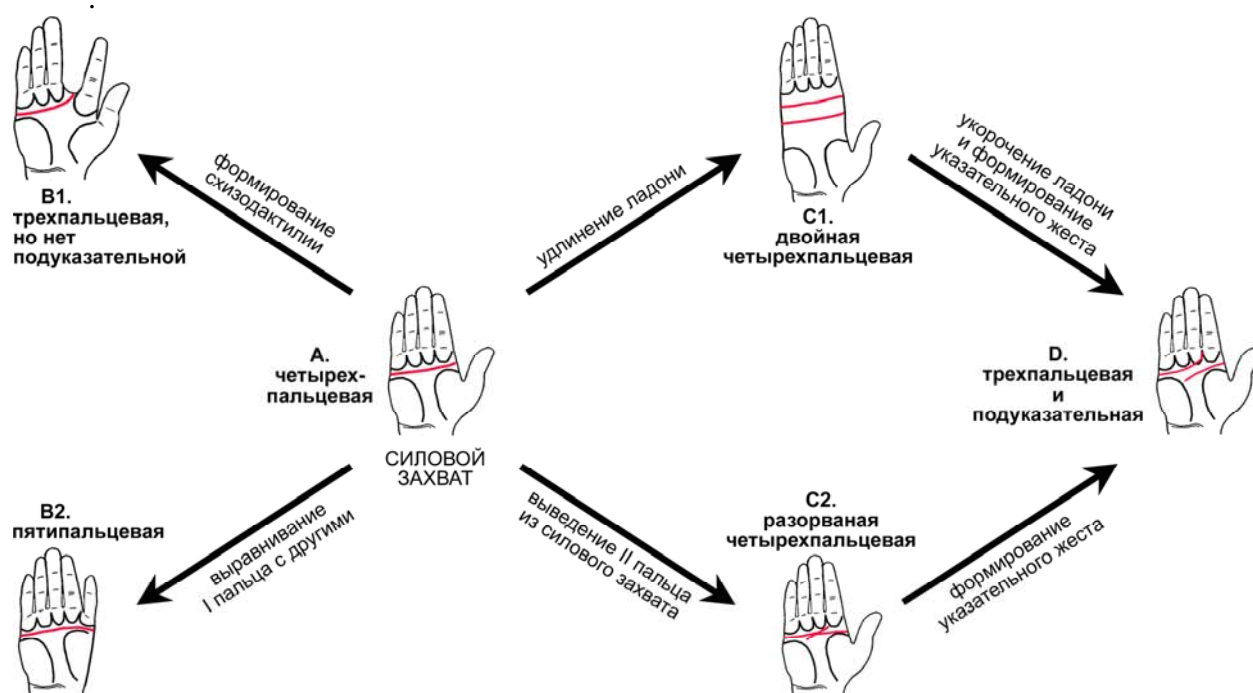


Рисунок 2.1.1. Схема возможных путей формирования сгибательных линий приматов

В заключение можно сделать следующий вывод: сгибательные складки ладони действительно соответствуют группам сцепления пальцев и могут служить хорошим признаком при выявлении и описании способов захвата. В целом, варианты захвата объектов, разделение пальцев по группам сцепления и разнообразие наборов сгибательных складок ладони у широконосых обезьян значительно превышает таковые у узконосых. Анализируя все описанные нами морфотипы (Рисунок 2.1.1), можно выделить три направления формирования сгибательных линий приматов: игрунковая – пятипальцевая линия, схизодактильная (ревуна) – трехпальцевая линия и самая обычная обезьянья (капуцина) – четырехпальцевая. Остается открытым вопрос о соответствии поперечной линии обезьян и человека, которую можно вывести как из морфотипа капуцина (С2), так и из морфотипа гориллы (С1).

Глава 2.2. Морфо-функциональный анализ строения мускулатуры

2.2.1. Особенности разгибательной мускулатуры

2.2.1.1. Сравнение вариантов дифференцировки разгибателей

Прежде чем перейти к анализу ветвления конечных сухожилий глубокого разгибателей пальцев, стоит взглянуть на этот комплекс целиком, для чего хорошо подходит предложенный нами метод "табличного сравнения".

Рассмотрим, что может дать анализ полученных схем на конкретных примерах. У широконосовых обезьян семейства *Atelidae* наблюдается схизодактилия, или разведение II и III пальцев. Несмотря на это, они демонстрируют разные комбинации распределения сухожилий глубоких разгибателей по пальцам (Таблица 2.2.1).

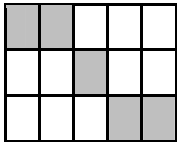
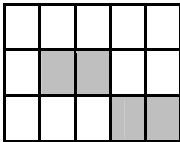
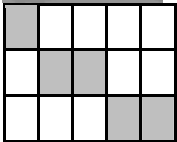
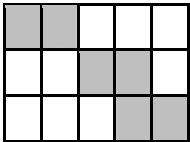
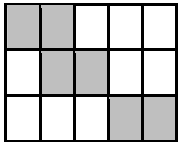
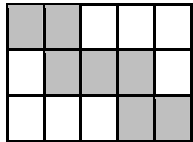
<i>Alouatta</i> (ревуны)	<i>Ateles</i> (коата)	<i>Cacajao</i> (уакари)	<i>Callicebus</i> (прыгуны)	<i>Lagothrix</i> (шерстистая обезьяна)	<i>Pithecia</i> (саки)
					
					
Роды обезьян с такими же схемами прикрепления					
<i>Leontopithecus</i>	<i>Pongo</i>	<i>Lagothrix</i>	<i>Pithecia</i>	<i>Aotus</i>	
	<i>Colobus</i>	<i>Alouatta</i>	<i>Colobus</i>		
		<i>Aotus</i>			
		<i>Ateles</i>			

Таблица 2.2.1. Фотографии кисти приматов в схизодактильном положении (взяты из открытых источников) и соответствующие схемы прикрепления глубоких разгибателей.

Более всего соответствующим схизодактильному захвату представляется вариант, обнаруженный у ревунов (а также как один из возможных вариантов у некоторых других широконосовых, например у шерстистой обезьяны и ночной обезьяны, прыгунов). При таком "классическом" варианте ладонь оказывается разделенной на две половинки, работающие навстречу друг

другу как клещи, чему соответствуют не только наличие трехпальцевой линии и группы сцепления III-V, но и строение сухожилий глубокого разгибателя пальцев. Поскольку именно эта мышца осуществляет тонкий контроль разгибания пальцев, важный при формировании "подготовительного жеста". При этом у *Alouatta seniculus*, по нашим и литературным данным (Youlatos, 2000), *m. extensor digiti secundi* обычно имеет только одно сухожилие к III пальцу. У *Alouatta palliata* по данным Dunlap et al. (1985) *m. extensor digiti secundi* управляет III-IV пальцами. Схизодактилии на первый взгляд противоречит вариант, обнаруженный у некоторых шерстистых обезьян и сак (Таблица 2.1.1), когда ко второму пальцу подходят сразу два сухожилия от *m. extensor pollicis longus* и от *m. extensor digiti secundi*. Именно такую ситуацию наблюдали Aziz, Dunlap (1986): *m. extensor digiti secundi* давал сухожилия ко II и III пальцам (при этом он имел две самостоятельных мышечных головки). Но если учесть, что *m. extensor pollicis longus* и *m. extensor digiti secundi* – это самостоятельные мышцы, то ничто не мешает осуществлению тонкого контроля разгибанием II пальца. Кроме того, по нашим наблюдениям, сухожилия названных мышц обычно подходят к пальцу с разных сторон (даже если это двойное сухожилие одной мышцы, но с двумя головками), что, по-видимому, позволяет совершать с помощью этих мышц еще и отведение пальца в сторону (медиально или латерально, соответственно прикреплению).

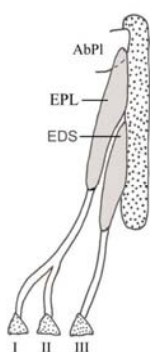
Вариант прикрепления сухожилий глубокого разгибателя, обнаруженный нами у единственного экземпляра *Casajao* (литературные данные отсутствуют), тоже отличается от "классического" для схизодактилии. Длинный разгибатель большого пальца уакари дает сухожилие исключительно к I пальцу (что совершенно не характерно для широконосых, для которых более обычным является вариант EPL I-II). Вероятно, эта ситуация может быть связана с тем, что уакари чаще используют большой палец при манипуляции, уровень которой у них, по

оценкам Дерягиной (1997), значительно выше, чем у многих других широконосовых, и даже узконосовых обезьян.

Наши графические схемы удобны для обзора основных комбинаций, но не показывают важные детали анатомии: происходит ли ветвление одного сухожилия, или мышца разделяется на несколько головок. Например, распределение сухожилий *Alouatta*, представленное в виде таблицы, похоже на конфигурацию, обнаруженную нами у львиной игрушки *Leontopithecus* (Таблица 2.2.2). Как уже говорилось, ревуны при этом имеют схизодактильный тип кисти, а *Leontopithecus*, наоборот, – синдактильный (частичное срастание II-IV пальцев).

Leontopithecus, Alouatta

Alouatta seniculus



Leontopithecus rosalia

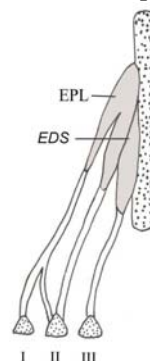


Таблица 2.2.2. Два варианта схематизации распределения конечных сухожилий EDS и EPL: U – ulna, AbPL – *m. abductor pollicis longus*, I-III – номера пальцев.

Из схематического рисунка сразу видно, что сходство ревуна и львиной игрушки по окончаниям сухожилий только поверхностное. Длинный разгибатель большого пальца ревуна имеет одно брюшко и уже сухожилие делится на два, причем на кисти, в то время как у львиной игрушки эта мышца имеет в дополнение к этой конструкции еще одну головку с совершенно обособленным сухожилием ко II пальцу. Единственная головка *m. extensor digiti secundi* при этом у обоих видов дает единственное сухожилие к III пальцу.

Мы не будем обсуждать здесь подробно все обнаруженные нами и другими исследователями варианты ветвления сухожилий и деления головок глубокого разгибателя. Схематическое изображение этих вариантов приведены в Приложении 3.

В пользу того, что предложенный нами графический способ удобен для анализа результатов, говорит то, что аналогичная идея уже возникала – Vaughan и Bateman (1970) использовали похожий метод для изображения с помощью графических диаграмм прикрепления конечных сухожилий сгибателей у летучих мышей.

На основе полученных нами данных и почерпнутых из литературных источников сведений, можно сделать следующие выводы об общих особенностях широконосых обезьян:

1) Для широконосых обезьян характерно разделение *m. extensor digitorum lateralis* на две головки (короткая к V и длинная к IV), как у грызунов, шерстокрылов, тупай, в то время как даже у многих полуобезьян часто *m. extensor digitorum lateralis* управляет только V пальцем.

2) Для *m. extensor pollicis longus* широконосых также характерно управление двумя пальцами (I и II). При этом может наблюдаться как ветвление конечного сухожилия (игрунки, ревун), так и разделение мышечных брюшек (капуцины, львиная игрунка). Напротив, у большинства полуобезьян и у всех узконосых, а также у тупай и шерстокрыла – *m. extensor pollicis longus*, как правило, управляет исключительно I пальцем.

3) У широконосых отсутствует тенденция к освобождению второго пальца от соседних, которая, напротив, характерна для узконосых и встречается у лориевых.

Возникает ощущение, что "базовый" вариант ветвления конечных сухожилий глубокого разгибателя пальцев у широконосых обезьян: EPL I-II, EDS II-III или II-IV, EDL IV-V. Все остальные конфигурации выглядят как более или менее уклоняющиеся в сторону: (1) "морфотипа игрушки и коаты" с еще большей консолидацией сухожилий, (2) "морфотипа ревуна" с разведением преаксиальной и постаксиальной групп пальцев (схизодактилия), (3) "морфотипа капуцина" – характерного также для многих узконосых. На основании этого мы можем предложить следующую схему

вероятных путей эволюционных преобразований распределения окончаний глубоких разгибателей пальцев у широконосовых обезьян:

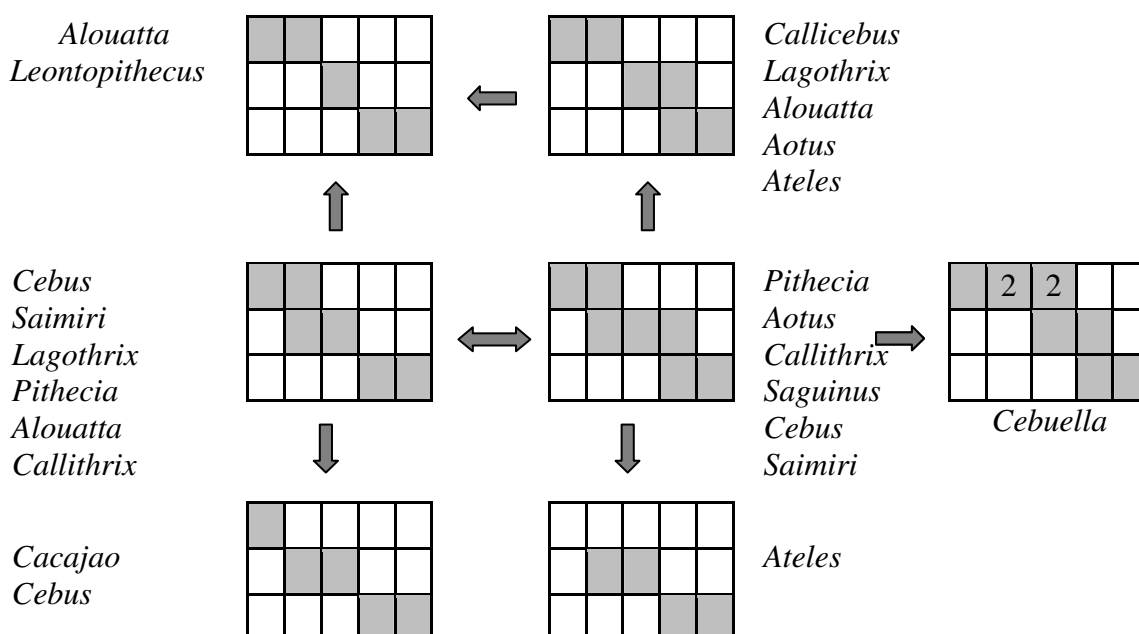


Таблица 2.2.3. Схема вероятных путей эволюционных преобразований распределения окончаний глубоких разгибателей пальцев у широконосовых обезьян, построенная по принципу парсимонии.

2.2.1.2 Функциональный и эволюционный анализ дифференцировки разгибателей

Как видно из полученных нами данных, самой вариабельной мышцей среди разгибателей пальцев является *m. extensor digiti secundi*. Распределение его сухожилий выглядит на первый взгляд весьма разнообразным и случайным. Конечно, нельзя исключить попадание в поле зрения исследователей особей с аномальным строением сухожилий, что затрудняет выявление характерной для вида морфологии. Но, к сожалению, работ, посвященных индивидуальной изменчивости *m. extensor digiti secundi* у широконосовых обезьян, да и вообще у приматов не считая человека, нет. Это объясняется труднодоступностью материала, особенно по широконосым обезьянам.

По нашему мнению, разброс вариантов ветвления сухожилий *m. extensor digiti secundi* может быть связан еще и с тем, что среди исследователей нет единого мнения по поводу описания и идентификации

конечных сухожилий: полноценные ли это конечные сухожилия или уплотнения связывающей их фасции. В случае, когда автор описывает место ветвления сухожилий или приводит рисунки, можно отличить полноценные сухожилия от уплотнений соединительных фасций; если нет, то приходится условно его учитывать. Кроме того, сухожилия *m. extensor digiti secundi* бывают связаны друг с другом более или менее прочной фасцией, боковые участки которой прикрепляются к I и V пястным костям. Иногда соединительная ткань описанной фасции местами уплотняется и становится похожей на сухожилия, что, по мнению Diogo, Wood (2012), можно считать добавочными сухожилиями *m. extensor digiti secundi*. Возможно, именно так следует понимать описание сухожилия *m. extensor digiti secundi* к V пальцу у долгопята (Diogo, Wood, 2012; Straus, 1941, Данилова, 1979), а также к IV у *Lemur, Tarsius, Hylobates moloch, H. lar, and H. pileatus* (Straus, 1941). Diogo, Wood (2012) считают, что такую картину могли наблюдать и многие другие исследователи, но описали ее как *m. extensor digiti secundi* II-III, проигнорировав второстепенные уплотнения. Мы наблюдали нечто похожее на некоторых наших препаратах. Чаще всего это была соединительнотканная пленка (с разнонаправленными волокнами, тонкая и не прочная, в отличие от передающего мышечные усилия полноценного апоневроза). Такую пленку можно считать индикатором взаимной неподвижности, но функционального значения она нести не может, так как легко рвется и неспособна передавать усилия. На препаратах игрунок часть этой пленки легко можно принять за дополнительное ответвление к латеральным пальцам. Поэтому варианты II-IV, II-V, II и IV, II и V, III-IV, III и V, не детально описанные в литературе, нам представляется сомнительным.

Отдельно стоит остановиться на обсуждении особенностей гориллы, у которой сухожилия *m. extensor digiti secundi* оканчиваются экстремально проксимально. При передвижении по земле горилла опирается на средние фаланги сжатых в кулак пальцев. Это требует удержания кистевого сустава

под сгибающей нагрузкой (в противовес животным, опирающимся на ладонную сторону кисти, у которых разгибатели при опоре не нагружены). Проксимальное смещение крепления сухожилий *m. extensor digiti secundi* позволяет ему усилить в этом акте разгибатели запястья. Нужно отметить, что такое проксимальное смещение разгибателей становится возможным в частности благодаря тому, что горилла никогда не разгибает пальцы.

В целом, вариации длинных разгибательных мускулов можно разделить на две основные группы. Когда конечные сухожилия исходно раздельны, т.е. каждое сухожилие обслуживают собственные мышечные волокна, то по сути мышца имеет самостоятельные головки, которые могут обособленно управлять обслуживаемым пальцем. Количество таких головок у разгибателя первого пальца может варьировать от 1 до 2, у разгибателя второго пальца от 1 до 3, у латерального разгибателя от 1 до 2. Если же единое конечное сухожилие ветвится на уровне кисти, то можно считать, что мускул имеет одну головку, но может совместно обслужить несколько пальцев (до 4).

Разделение мышечных головок и распределение сухожилий *m. extensor digiti secundi*, по мнению Youlatos (1999), функционально связано с наличием или отсутствием противопоставления большого пальца. В качестве примера Youlatos рассматривает с одной стороны человека с возможностью противопоставления большого пальца остальным, у которого каждое пальцевое сухожилие имеет собственное брюшко; с другой стороны, *Alouatta*, способного разводить второй и третий пальцы, у которого тяжи к первому и второму пальцам являются разветвлениями одного общего сухожилия *m. extensor pollicis longus*, зато есть самостоятельная мышца к третьему пальцу (*m. extensor digiti secundi*)²⁰.

²⁰ У человека система глубоких разгибателей третий палец вообще не обслуживает

С одной стороны, не вызывает сомнения, что высокие манипуляторные способности человека определяют высокую степень дифференцировки мускулатуры, обслуживающей кисть. Однако наши данные показывают, что большинство вариаций сухожилий нельзя объяснить манипуляторными особенностями вида. Например, игрунки используют "беличий" способ передвижения – четвероногий бег и прыжки по стволам и ветвям деревьев. При этом они разводят пальцы в стороны, но не используют сколько-нибудь регулярно разгибание строго определенных пальцев. При манипулировании предметами игрунки тоже чаще используют самый простой захват – прижимают предмет четырьмя пальцами к ладони (Дерягина, 1986). Однако именно у игрунок наблюдается наибольшее разнообразие в распределении конечных сухожилий *m. extensor digiti secundi* и *m. extensor pollicis longus*: *Cebuella pygmaea* (EPL I-III, EDS III-IV), *Callithrix jacchus* (EPL I-II, EDS III-IV), *Leontopithecus rosalia* (EPL I-II, EDS II-III).

На основании этого мы можем выдвинуть предположение, что поддержка высоких манипуляторных особенностей связана с формированием самостоятельных пальцевых головок, а множественное ветвление сухожилий одной головки, наоборот, характерно для животных с недефференцированным управлением пальцами.

Плезиоморфным состоянием для большинства приматов (за исключением широконосых) Diogo, Wood (2012) считают наличие у *m. extensor digiti secundi* сухожилий II-III. Такое состояние в большинстве случаев встречается у полуобезьян и низших узконосых обезьян, примерно в половине случаев у широконосых, в редких случаях у человекообразных (в том числе у половины орангутанов) и в качестве аномалии у человека. По мнению Dunlap et al. (1985), основанному на данных Straus (1941), для всех эутериевых млекопитающих примитивным является распределение сухожилий *m. extensor digiti secundi* II-IV. Из двух упомянутых вариантов, наши данные поддерживают гипотезу Diogo, Wood (2012). Однако наличие у

тупай вариантов II и II-III (Le Gros Clark, 1924; Panyutina et al., 2015) говорит в пользу того, что изменчивость в строении этого мускула характерна для *Archonta*²¹ в целом. Поэтому говорить о каком-либо плезиоморфном состоянии, по крайней мере для приматов, на основании одного лишь разнообразия преждевременно.

Разобраться в этом вопросе может помочь исследование эволюции глубоких разгибателей пальцев. Исходя из весьма правдоподобной посылки, что исходно все головки глубокого разгибателя были короткими (т.е. начинались на костях запястья, как головки короткого разгибателя стопы), можно предложить следующий сценарий их вползания на предплечье и плечо. Вероятно, исходно головок было 5, по одной на каждый палец – как обычно бывает у рептилий (Miner, 1925; Haines 1939). Можно предположить, что по мере маммализации все пять головок начали смещаться проксимально (подобно головкам глубокого сгибателя пальцев). По мере проксимального смещения головки глубокого разгибателя объединились в две группы, латеральную (головки IV и V пальцев) и медиальную (головки I – III пальцев). Похожую картину можно наблюдать уже у однопроходных (Gambaryan et al, 2014). В пользу того, что головка третьего пальца отошла именно к медиальной группе говорит то, что пучок мышечных волокон, обслуживающий сухожилие третьего пальца, встречается у млекопитающих практически всегда в составе *m. extensor digiti secundi*. Когда же к III пальцу идет сухожилие от *m. extensor digitorum lateralis*, оно является ответвлением сухожилия IV или IV и V пальца и не имеет собственных мышечных волокон, то есть не представляет отдельной головки в полном смысле слова. Исчезновение головки для III пальца, которое мы нередко наблюдаем как у приматов, так и у многих других млекопитающих (например, *Tupaia belangeri*, *Callithrix jacchus*, *Papio*, *Homo*), вероятно, было связано в

²¹ У шерстокрыла этот мускул устроен очень специфично и имеет сухожилия к II-IV пальцам. (Panyutina et al., 2015)

эволюции с тем, что общий разгибатель пальцев взял на себя управление концами пальцев благодаря перемещению своего окончания на дистальные фаланги. Действительно, мы видим на примере опоссума, у которого общий разгибатель уже крепится на когтях всех пальцев кроме первого, но еще совместно с комплексом глубоких разгибателей, что головка для III пальца в такой ситуации в комплексе глубоких разгибателей уже отсутствует (Stein, 1981). Таким образом, когда общий разгибатель пальцев перехватил у глубокого разгибателя обслуживание когтевых фаланг, количество головок последнего стало варьировать в зависимости от манипуляторных особенностей кисти. При необходимости полный набор головок может восстанавливаться (например, *Cebus*, *Cacajao*), а может происходить дробление сухожилий для обеспечения той или иной головкой не одного, а нескольких пальцев (например, *Cynocephalus*, *Cebuella*). Лишь на первом пальце глубокий разгибатель сохранил эксклюзивный контроль когтевой фаланги. И это палец никогда не обслуживается общим поверхностным разгибателем. Это неудивительно, так как на первом пальце у млекопитающих на одну фалангу меньше, и он не нуждается в двойной системе управления разгибанием.

2.2.2. Особенности строения сгибательной мускулатуры

2.2.2.1. Взаимосвязи *m. flexor digitorum profundus* и *m. flexor digitorum superficialis*

В литературе редко встречается упоминание поверхностной плечевой головки глубокого сгибателя пальцев у приматов как чего-то обособленного. Большинство авторов, скорее всего, не обращали внимания на ее существование. Те, кто отмечает наличие какой-либо связи (сухожильные или мышечные пучки) поверхностного и глубокого сгибателей, как правило, никак этого не комментируют. Вероятно, именно ее следы наблюдал Hill (1953) у полуобезьян в виде небольшого сухожилия, идущего из глубокого слоя *m. flexor digitorum superficialis* к *m. flexor digitorum profundus*. У *Tamarin midas* Hill (1957) описывает типичный с нашей точки зрения случай:

дополнительный пучок, распложенный глубже основной массы поверхностного сгибателя, близ ульнарной границы, который переходил в сухожилие, затем снова становился мясистым, а близ запястья снова переходил в сухожилие, которое раздваивалось: одно соединялось с ульнарной частью глубокого сгибателя другое шло к V пальцу. С другой стороны, Beattie (1927), препарировавший обыкновенных игрунок, утверждает отсутствие какой-либо связи *m. flexor digitorum superficialis* и *m. flexor digitorum profundus*.

У *Cebus* описан некий мышечный пучок, идущий от поверхностного сгибателя к глубокому, с указанием на то, что поверхностный сгибатель хорошо развит, но не полностью обособлен от глубокого (Hill, 1960).

О существовании связи между сухожильными отделами поверхностного и глубокого сгибателей пальцев у полуобезьян (постоянно) и у низших узконосых обезьян (часто), как о примитивном состоянии, пишет Данилова (1979). На рисунке Murie и Mivart (1872) эта сухожильная связь выглядит в точности так же, как конечное сухожилие описываемой нами поверхностной плечевой головки *m. flexor digitorum profundus*. Она вливается в основную сухожильную пластину *m. flexor digitorum profundus* со стороны V пальца у лемура, галаго, лори и долгопята и в центр сухожильной пластины у руконожки. Смущает, однако, отсутствие на их рисунке деления поверхностного сгибателя на отдельные головки у всех объектов без исключения. Деление поверхностного сгибателя на четыре головки является обычным состоянием для большинства приматов.

О частичном слиянии поверхностного сгибателя с глубоким у представителей семейства *Atelidae* и о наличие некоего пучка, соединяющего эти мышцы у *Pan*, упоминает в своем обзоре Diogo, Wood (2012). На существование отдельных головок *m. flexor digitorum superficialis* у *Alouatta* и *Ateles* указывает Youlatos (2000), причем сухожилие глубокого сгибателя, по его наблюдениям, часто снабжает II палец. По нашим данным, как уже было сказано, именно у *Alouatta* и *Cebus* от конечного сухожилия *caput*

humerales superficiales глубокого сгибателя начинались мышечные брюшки, обслуживаемые сухожилиями не только V, но и II пальцы.

Дополнительные короткие мышечные пучки (*m. flexor digitorum accessorius*), начинающиеся на конечном сухожилии *m. flexor digitorum profundus* и снабжающие собственными конечными сухожилиями III–V пальцы, были обнаружены Panyutina et al. (2015) и у *Cynocephalus*. Le Gros Clark (1924) сообщает, что у тупайи FDS около запястья дает тонкое сухожилие к глубокому сгибателю.

Haines (1939) предположил, что сгибатель амфибий и рептилий, располагающийся целиком на кисти, у млекопитающих покидает кисть и начинает двигаться вдоль предплечья вплоть до надмыщелка плечевой кости. Наблюдаемое нами разнообразие начала мышечных пучков поверхностного сгибателя у широконосых обезьян: только от надмыщелка, от надмыщелка и конечного сухожилия дополнительной головки глубокого сгибателя можно рассматривать как этапы миграции поверхностного сгибателя с кисти на предплечье. Поверхностный сгибатель "вползал" на предплечье по сухожилию глубокого сгибателя пальцев, и в разное время прикреплялся к разным его участкам (при этом "выдергивая" из последнего короткие головки). В конечном итоге поверхностный сгибатель занял свое место на надмыщелке плечевой кости, рядом с остальными длинными сгибателями. А у человека и некоторых высших узконосых обезьян, как уже было сказано выше, даже дополнительно оккупировал кости предплечья.

Встречающиеся в качестве аномалий дополнительные мышечные брюшки *m. flexor digitorum superficialis* у человека можно также рассматривать как иллюстрации предкового состояния, вернее собственно процесса перемещения амфибийного сгибателя пальцев с кисти на предплечье (Elliot, 1999; Vichare, 1970). Накопить обширный материал по аномалиям или хотя бы по разнообразию строения у широконосых обезьян за короткий промежуток времени не представляется возможным. Зато по человеку существует множество свидетельств аномалий, включая

чрезвычайно важные эмбриологические данные. Поэтому ниже мы рассмотрим именно человеческие аномалии развития этой мышцы.

Некоторые аномалии поверхностного сгибателя были названы "регрессивными", поскольку они отражают связи между двумя мышечными пластами. Очень часто мышечный пучок связывает поверхностный сгибатель с *m. flexor pollicis longus* или с *m. flexor digitorum profundus*. Сухожильный пучок обычно связывает сухожилия этих двух мышц (Bergman, 2000). Аномалии поверхностного сгибателя человека, связанные с наличием дополнительных мышечных или сухожильных пучков, чаще всего касаются его порции, относящейся к указательному пальцу. Elliot предлагает классифицировать их на несколько следующих типов: (1) дополнительное мышечное брюшко на кисти; (2) мышечное брюшко, идущее от удерживателя сгибателей к конечному сухожилию поверхностного сгибателя; (3) двубрюшная мышца (второе брюшко на кисти); (4) заползание мышечных волокон обычного брюшка глубоко под удерживатель; (5) аномалии на предплечье (Elliot, 1999). Среди последних аномалия, напоминающая рассматриваемую нами дополнительную головку, была обнаружена Mainland (1927). Он обнаружил в дистальной части предплечья глубокую порцию, как он считал, поверхностного сгибателя (мы считаем, что это была головка глубокого сгибателя), от конечного сухожилия которой в средней части предплечья отходили два мышечных брюшка (и одно на кисти). Собственные сухожилия этих коротких брюшек соединялись в одно, которое обычным образом прикреплялось к средней фаланге указательного пальца (Mainland, 1927). Одно дополнительное мышечное брюшко, начинавшееся от глубокого слоя поверхностного сгибателя проксимальнее удерживателя, и оканчивавшееся на средней фаланге указательного пальца, описано Ray, 2015. Дополнительный короткий мышечный пучок поверхностного сгибателя, полностью расположенный на кисти, был отмечен также Stephens (2007), Vichare (1970).

О неоднородности мышечного брюшка *m. flexor digitorum superficialis* у человека и *Nycticebus* сообщает в своей статье Yamada, 1995. Он предложил поверхностный сгибатель разделить на проксимальную и дистальную порции, поскольку они иннервируются разными веточками срединного и локтевого нервов. Проксимальная порция иннервируется веточками срединного и локтевого нервов, которые отделяются от главного ствола в проксимальной части предплечья (у автора они названы *superior*), они же иннервируют глубокий сгибатель пальцев. Дистальная порция иннервируется веточкой срединного нерва, которая отделяется от главного ствола дистально (у автора *inferior*), и дальше иннервирует сгибатели кисти. Отсюда автор заключает, что порции *m. flexor digitorum superficialis* имеют разное происхождение, в частности, что дистальная порция происходит от ладонных сгибателей пальцев (Yamada, 1995).

Подтверждением двойственной природы поверхностного сгибателя при таком подходе могут служить эмбриологические данные Gräfenberg (1905) согласно которым *m. flexor digitorum superficialis* человека формируется из двух зачатков. Порцию, формирующуюся на кисти, а затем мигрирующую дистально по предплечью, автор назвал *flexor digitorum brevis*, а вторую порцию, формирующуюся на предплечье – *flexor digitorum sublimis*.

Однако из описания и рисунков Yamada (1995), становится ясно, что "проксимальная" порция поверхностного сгибателя есть не что иное, как *caput humerale superficiale* глубокого сгибателя. Она начинается, как и положено, на надмышечке плеча, а ее дистальное сухожилие вливается в общий ладонный апоневроз глубокого сгибателя. Головки же поверхностного сгибателя, начинаются от короткого самостоятельного участка дистального сухожилия поверхностной плечевой головки. Точно такое же состояние описано для *Tupaia belengeri* (Panyutina et al., 2015). Т.е. вариант строения поверхностного сгибателя пальцев лори можно считать достаточно примитивным для млекопитающих и самым примитивным для приматов.

2.2.3. Итог анализа мускулатуры

Здесь мы рассмотрим только длинные мышцы пальцев, поскольку именно они в наибольшей степени отвечают за хватательные функции: другие мышцы предплечья просто не дотягиваются до пальцев, а короткие мышцы, заключенные в ладони, хоть и дотягиваются, но они несравненно слабее длинных. Именно проксимальное смещение позволяет брюшкам пальцевых мышц разрастись, заполняя объем предплечья. И именно те мышцы пальцев, которые имеют тенденцию к превращению из коротких мышц кисти в длинные мышцы предплечья, демонстрируют наибольшее разнообразие у широконосых обезьян, сопоставимое с разнообразием их хватательных функций. Выявленное нами на собственном материале разнообразие длинных мышц пальцев широконосых обезьян в сравнении с зеленой мартышкой представлено в виде диаграмм в Таблице 2.2.4.

Как проницательно заметил Bishop (1962), подготовительный жест определяется только нервно-мышечным обеспечением конечности, а собственно захват – также и особенностями захватываемого объекта – субстрата или предмета. Таким образом, морфологическая специфика кисти лучше характеризуется подготовительным жестом, чем собственно захватом. Подготовительные жесты наши предшественники рассматривали лишь с точки зрения нервного контроля, а роль морфологического подразделения головок и сухожилий мышц была обойдена вниманием и рассмотрена нами впервые. Точно контролируемые подготовительные жесты обеспечиваются дифференцированными движениями пальцев при помощи отдельных головок пальцевых мышц. Обобщенный контроль обеспечивается совместным движением пальцев посредством разветвленных сухожилий. Никакими нервными импульсами невозможно добиться раздельного действия пальцев, если к ним идут лишь ветви одного и того же сухожилия. Только раздельные мышечные головки позволяют реализовать раздельные нервные импульсы в виде раздельных действий пальцев.

Ведущую роль в формировании подготовительного жеста и захвата играют разные группы мышц, точнее – разные пары групп мышц-антагонистов. Для захвата и его освобождения важнее более сильные (но не обеспечивающие раздельного контроля пальцев) мышцы – глубокий сгибатель и поверхностный разгибатель. Напротив, для подготовительного жеста важны хорошо дифференцированные (хотя и сравнительно слабые) мышцы – глубокий разгибатель и поверхностный сгибатель пальцев. Характерно, что именно последняя пара антагонистов представляет собой "мигрантов" из области кисти в область предплечья. Этот сдвиг, как говорилось, и дал им возможность стать больше и сильнее тех, что остались в пределах ладони. Подготовительный жест, конечно, не требует такой силы, как сам захват, но если он слишком слаб, то и правильный захват может не состояться. Так что сила мышц, формирующих подготовительный жест, нужна для надежного перехода жеста в соответствующий захват как своего рода страховка от неожиданных помех со стороны захватываемого объекта.

Надо заметить, что в своей миграции на предплечье глубокие разгибатели обогнали своих антагонистов – поверхностные сгибатели. По-видимому, глубокие разгибатели начали проксимальное смещение еще у предков всех млекопитающих и, так сказать, "пользуясь своим глубоким положением", двигались по костям предплечья. Напротив, поверхностные сгибатели, из-за своего изначально поверхностного положения, были вынуждены двигаться проксимально по апоневрозам соседних мышц. У тупай и полуобезьян все головки поверхностного сгибателя начинаются еще лишь от конечного апоневроза глубокого сгибателя (Панютина, 2010). У узконосых обезьян они уже все "взобрались" на внутренний надмыщелок плеча. У уакари они тоже достигли этой высшей фазы развития, а у других широконосых мы их застаем на самых разных стадиях перехода (Таблица 2.2.4). Самой отстающей является головка к мизинцу, а головка к среднему пальцу, напротив, у всех широконосых уже целиком начинается на надмыщелке. Таким образом, можно сделать вывод, что она развита сильнее

остальных; это требует проверки при помощи весового анализа мускулатуры на взрослых особях (наш материал этого не позволяет). Интересно, что глубокие разгибатели демонстрируют прямо противоположную картину: самой отсталой в проксимальном продвижении среди них (является *m. extensor digiti secundi*, который обслуживает средний палец, а самым продвинутым (достигшим наружного надмыщелка плеча) оказывается обслуживающий мизинец *m. extensor digitorum lateralis*. Создается впечатление, что общей чертой какого-то самого базового подготовительного жеста приматов является позиция, когда третий палец согнут по отношению к мизинцу. Возможно, касание самым длинным, третьим пальцем позволяет обезьяне апробировать объект на ощупь перед решающим силовым захватом.

Из особенностей мышц силового захвата – общего поверхностного разгибателя и общего глубокого сгибателя – остановимся на двух. Конструкция окончания общего разгибателя у приматов принципиально отличается от таковой других млекопитающих, по-видимому, в связи с переходом от когтей к ногтям. Нормальная для млекопитающих картина – когда конечные ответвления общего разгибательного сухожилия идут как отчетливые ленты вплоть до окончания на когтевой фаланге. Отдельно от них к предкогтевым фалангам идут конечные сухожилия рассмотренных выше глубоких разгибателей. У приматов же (включая восстановивших когти игрунок) на дорсальной и боковых сторонах каждого пальца формируется соединительнотканый чехол, закрепленный на дистальном конце в основании ногтя и "вбирающий в себя" на проксимальном конце как сухожильную ветвь общего разгибателя, так и сухожилия соответствующих головок глубокого разгибателя (а также межкостных мышц). Тем самым глубокий разгибатель у приматов включается в контроль самого дистального сустава пальца, что совершенно не свойственно другим млекопитающим.

Удивительной особенностью игрунок является то, что конечные сухожилия глубокого разгибателя для IV и V пальцев выщепляются из общего сухожилия этого мускула. В результате одни волокна глубокого

разгибателя осуществляют общий контроль первых трех пальцев, а последние два снабжаются отдельными пучками. Это коррелирует с тем, что именно у игрунок поверхностные сгибатели IV и V пальцев особенно отстают в проксимальном разрастании: всегда присутствуют короткие головки (пучки волокон от конечного сухожилия глубокого сгибателя) к IV и/или V пальцу (Таблица 2.2.4). Можно объяснить это отставание как раз тем, что роль отдельного сгибания этих двух пальцев у игрунок взял на себя не только поверхностный, но и глубокий сгибатель.

Callithrix jacchus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Cebuella pygmaea

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL		2	2		
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Callithrix penicillata

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Leontopithecus rosalia

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Saimiri sciureus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Sapajus apella

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Cebus capucinus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Alouatta seniculus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Cacajao calvus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Таблица 2.2.4. Столбцы соответствуют номерам пальцев, указанным римскими цифрами сверху таблицы. Волнистыми линиями объединены номера тех пальцев, которые образуют группы сцепления, маркируемые сгибательными складками ладони. Серым цветом выделена гипотетическая нестандартная группа сцепления I+V у львиной игрунки.

Chlorocebus sabaeus

		I	II	III	IV	V
Extensor	DC					
	PL					
	DS					
	DL					
Flexor	DP					
	DSb					
	DSl					

Строки соответствуют длинным мускулам пальцев: DC – *m. extensor digitorum communis*, PL – *m. extensor pollicis longus*, DS – *m. extensor digiti secundi*, DL – *m. extensor digitorum lateralis*, DP – *m. flexor digitorum profundus*, DSb – короткие головки *m. flexor digitorum superficialis*, DSl – длинные головки *m. flexor digitorum superficialis*). Закрашенные ячейки показывают наличие обеспечения данного пальца данной мышцей. Совместное обеспечение посредством общего сухожилия обозначено жирным контуром; когда палец снабжен несколькими ветвями одного сухожилия, число ветвей указано в ячейке цифрой.

2.2.4. *M. contrahens cubiti* ревуна и другие аномалии в строении разгибателей предплечья

Рассмотренные в этом разделе мышцы не связаны непосредственно с хватательной функцией, но заслуживают отдельного внимания, потому что изучение аномалий позволяет глубже проникнуть в "пространство логических возможностей" организма, в его эволюционный потенциал. В ходе препаровки мускулатуры широконосых обезьян, у ревуна и саймири были обнаружены некоторые аномалии в строении мускулатуры предплечья (см. описание мускулатуры в Главе 1.2). Но если у саймири это всего лишь смещенное дистальнее обычного начало *m. brachioradialis*, то у ревуна это дополнительная мышца, которую непросто отнести к имеющимся в норме мышцам.

В поисках гомологии аномальной мышцы ревуна мы решили рассмотреть разнообразие других преаксиальных разгибателей на предплечье, а именно: *m. supinator*, *m. brachioradialis*, *m. extensor carpi radialis longus* и *m. extensor carpi radialis brevis*. Это разнообразие включает, с

одной стороны, внутривидовые вариации и, с другой стороны, индивидуальные аномалии. Поскольку у нашего экземпляра ревуна имеется полный набор мышц, мы будем принимать в расчет только случаи присутствия сверхчисленной мышцы, такие как удвоение, дополнительная головка, расщепление конечного сухожилия.

Расщепление *m. supinator*

Обычно эта мышца состоит из двух головок, которые отделяются друг от друга *n. radialis r. profundus*. Внешняя головка начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, а внутренняя от локтевой суставной сумки (даже от локтевой кости, согласно Diogo, Wood, 2012).

Обзор вариаций этой мышцы у человека представлен в Encyclopedia of Human Anatomic Variation (Bergman et al., 2000). В целом, разнообразие этих вариаций меньше, чем разнообразие вариаций других преаксиальных разгибателей передних конечностей (см. ниже), и ограничивается степенью подразделения мышечных брюшек радиальным нервом. В норме у человека супинатор имеет одно брюшко, и *n. radialis r. profundus* проходит сквозь его основание под так называемой "аркадой Frohse", которая представляет собой сухожильную перемычку, от которой начинаются мышечные волокна супинатора. В качестве вариации мышечное брюшко может быть разделено на два слоя продольным туннелем для нерва, в крайнем случае брюшко может иметь две головки. Иногда, в случае удвоения мышцы, вместо наличия двух головок, исследователи называют головку, расположенную глубже радиального нерва как *m. supinator accessorius* (LeDouble, 1897). Bergman et al. (2000) упоминает случай, когда эта головка начиналась от нижней границы *m. brachialis*. Этот пример интересен в общем редкой связью сгибательной и разгибательной мускулатуры конечностей. Bergman et al. (2000) резюмируют, что самостоятельная глубокая головка встречается у 21 человека из 63, причем на обеих руках в 8 из 27 случаях.

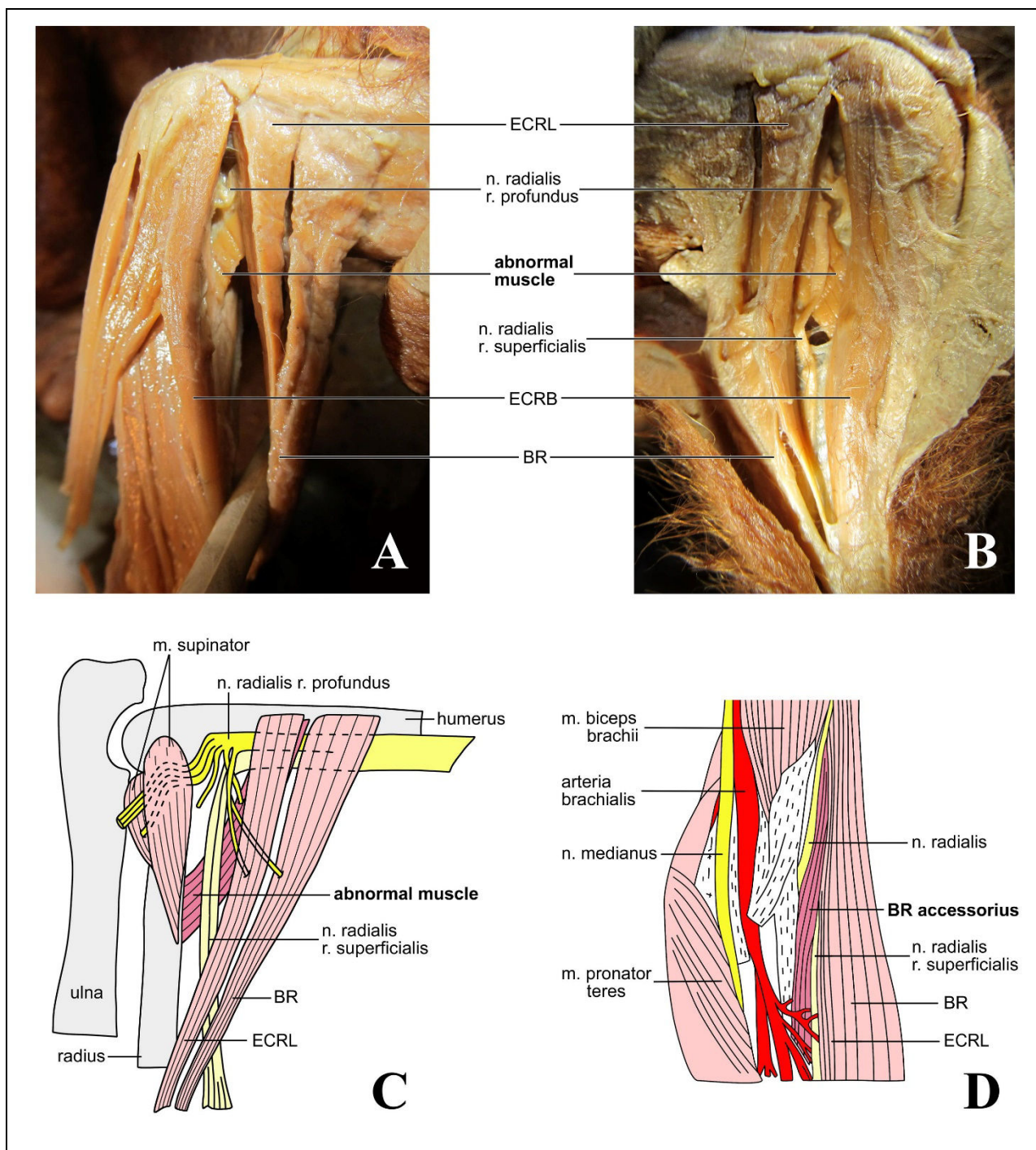


Рисунок. 2.2.1. Аномальная мышца ревуна: фотографии правой (A) и левой (B) конечностей, схематический рисунок с препарата (C), и схематический рисунок сделанный по фотографии из статьи Rodriguez-Nedenführ et al., 2001 (D).

Среди аномалий, встречающихся у приматов, в том числе у обезьян Нового Света, за исключением мармазеток, в норме глубокая головка супинатора отделена от поверхностной. У нашего экземпляра ревуна также были обнаружены две отдельные головки. И хотя они сходятся на антеролатеральной поверхности лучевой кости с аномальной мышцей,

последняя начинается на плечевой кости гораздо проксимальнее (рисунок 2.2.1), чтобы ее можно было считать третьей головкой *m. supinator*, которая у других приматов вообще неизвестна. К тому же воздействие аномальной мышцы ревуна на скелет предплечья отличается от обычной ротации, которую выполняет *m. supinator*. Аномальная мышца скорее сгибает локоть, чем супинирует лучевую кость относительно локтевой.

Расщепление *m. brachioradialis*

Удвоение *m. brachioradialis* (Таблица 2.2.5 А) ранее рассматривалось как редкая аномалия, встречающаяся у человека в 0,5-1% случаев (Carrington et al., 1883, цит. по Rodriguez-Nedenführ et al., 2001; Gruber, 1868), но согласно последним данным Rodriguez-Nedenführ et al. (2001) двойная *m. brachioradialis* встречается у человека в 2,8% случаев. Albright and Linburg (1978) упоминают случаи удвоения *m. brachioradialis* не только у человека, но и у других млекопитающих. Они называют дополнительный мускул "*m. extensor carpi radialis accessorius*", хотя это совершенно точно удвоенный *m. brachioradialis*, поскольку его сухожилие прикрепляется к дистальному концу лучевой кости, а не к пястным костям, как это делает *m. extensores carpi radials*.

Кроме того, у человека был описан особый случай дублирования *m. brachioradialis* (Таблица 2.2.5). Дополнительная мышца начиналась на латеральном надмыщелке между нормальными *m. brachioradialis* и *m. extensor carpi radialis longus*, и прикреплялась на *os trapezium* (Kaneff, 1969, цит. по Claassen and Wree, 2002). Иногда *m. brachioradialis* прикрепляется еще более дистально: например, Wood (1867) описал его раздвоение с дополнительным прикреплением на пястной кости I (Таблица 2.2.5 - 1С).

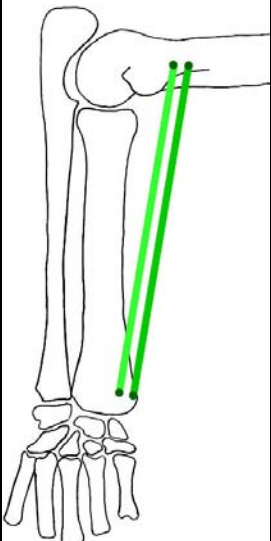
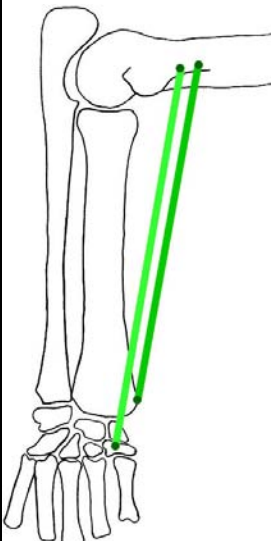
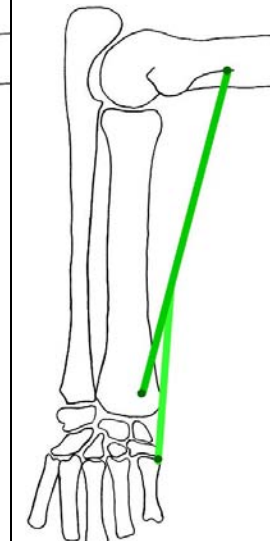
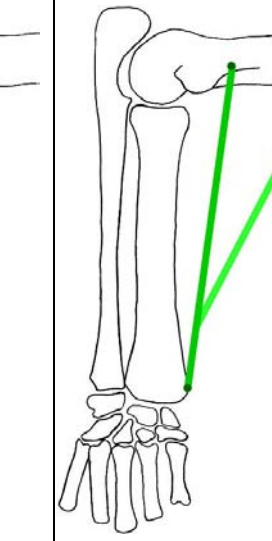
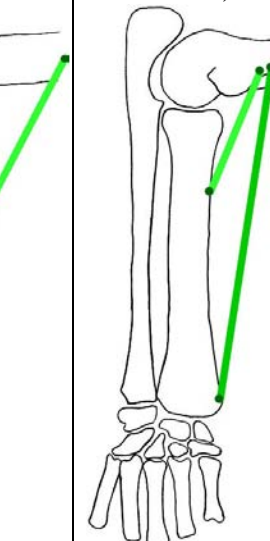
А – удвоение  Albright, Linburg, 1978	В – удвоение с дистальным прикреплением дублера на <i>trapezium</i>  Kaneff, 1969 (цит. по Claassen, Wree, 2002)	С – расщепление с дополнительным дистальным прикреплением на <i>metacarpale I</i>  Wood, 1867	Д – расщепление с дополнительным проксимальным началом  Dunlap et al., 1985; Gruber, 1868 (ци. по Rodriguez-Nedenführ et al., 2001)	Е – дополнительная головка с проксимальным прикреплением (<i>m. brachioradialis accessorius</i>)  Gruber, 1868; Spinner, 1996; Rodriguez-Nedenführ et al., 2001
---	---	--	---	--

Таблица 2.2.5. Графическое обобщение известных вариантов расщепления *m. brachioradialis* у млекопитающих (преимущественно на основе аномалий из человеческой анатомии). Зеленый – типичный вид и топография мышцы, светло-зеленый – ее вариации.

Начало дополнительной головки *m. brachioradialis* может быть сдвинуто проксимально вдоль плечевой кости (Таблица 2.2.5 - 1D). У человека такая проксимальная головка была обнаружена близ места прикрепления *m. deltoideus* (Gruber, 1868, cited after Rodriguez-Nedenführ et al., 2001). Dunlap et al. (1985) описывает похожую головку *m. brachioradialis* у беличьего саймири (*Saimiri sciureus*): она начиналась на пекторальном гребне плечевой кости медиальнее окончания *m. pectoralis major* (s. *superficialis*).

Очевидно, наличие двух головок *m. brachioradialis*, когда одна начинается от латерального надмыщелка, а другая от пекторального гребня – это нормальное состояние для беличьего саймири. Мы тоже наблюдали их на обеих конечностях нашего экземпляра беличьего саймири: они начинались так же от латерального надмыщелка и пекторального гребня, а потом сливались вместе в дистальной части радиуса.

Обсуждаемая нами дополнительная головка *m. brachioradialis*, напротив, начинается от латерального надмыщелка даже немного дистальнее, чем нормальная, но зато место ее прикрепления на лучевой кости значительно сдвинуто в проксимальном направлении (Таблица 2.2.5 1Е).

О похожей мышце у человека упоминается как о редкой вариации несколькими авторами (напомним, что устаревшее название для *m. brachioradialis* это *m. supinator longus*).

Gruber (1868) называл ее *m. brachioradialis minor s. brevis* а также *m. supinator longus II* (в случае, если он называл нормальную мышцу *m. brachioradialis*, а не *m. supinator longus I*).

Spinner и Spinner (1996) называли ее *m. brachioradialis brevis* или *m. supinator longus accessories*; последнее название было ранее использовано Lauth, 1830 (цит. по Bergman et al., 2000). Rodriguez-Nedenführ et al. (2001) описывают ее как *m. brachioradialis accessories*.

Такая аномальная мышца у человека обычно оканчивается приблизительно в середине лучевой кости (LeDouble, 1897). Более строго Gruber (1868) обозначил ее место прикрепления на лучевой бугристости и на конечном сухожилии *m. biceps brachii*, иногда на конечном сухожилии *m. supinator*. Согласно Rodriguez-Nedenführ et al. (2001), место ее прикрепления на лучевой кости очень проксимально – на антеролатеральной поверхности (в 2-х случаях), вместе с *m. biceps brachii* (в 2 случаях), из которых один представлен в Таблице 2.2.5 – 1 D, или вместе с *m. pronator teres* (1 случай). В целом, по расположению и, следовательно, по функции, и, что более важно, по топологической взаимосвязи с *n. radialis* (проксимально мышца латеральнее нерва, в то время как дистально она меняется с ним местами) такая аномальная мышца *m. brachioradialis accessories* более всего похожа на дополнительную (сверхчисленную) мышцу, которая была найдена нами у ревуна.

Заметим, что у гиббонов в норме *m. brachioradialis* прикрепляется гораздо проксимальнее, чем обычно, очень близко к середине лучевой кости

(Diogo, Wood, 2012), и таким образом кажется похожей на аномальную мышцу нашего ревуна и *m. brachioradialis accessorius* человека. Однако это недостаточное основание, считать, что у гиббонов удлинение конечностей привело к потере исходной мышцы, которую заменила необычная короткая *m. brachioradialis accessories*.

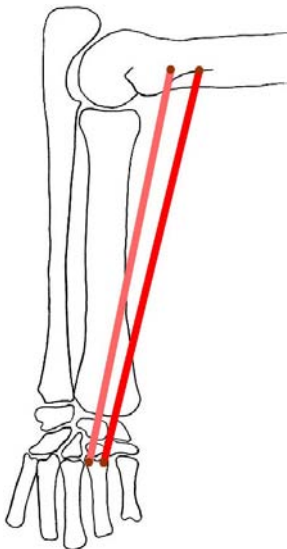
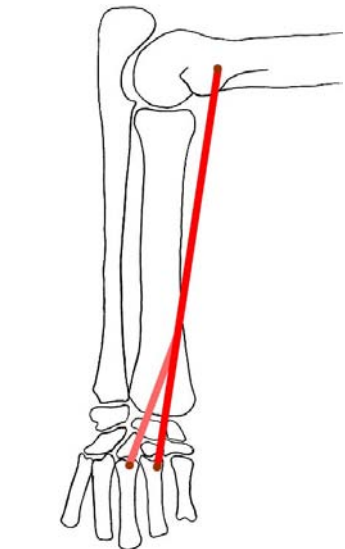
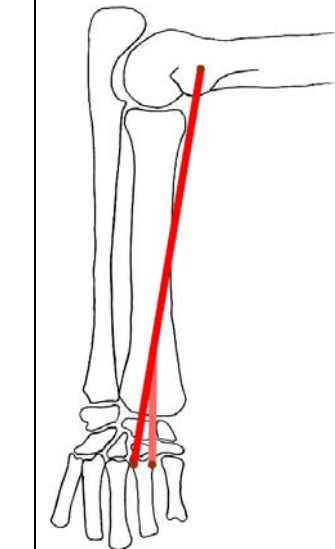
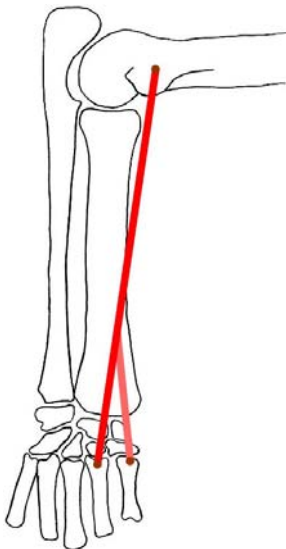
Wood (1867) сообщает, что он обнаружил гомологичную *m. brachioradialis accessorius* среди мышц утконоса и ехидны (*Tachyglossus aculeatus*). Westling (1889) для ехидны (*Tachyglossus aculeatus*) и Allen (1912) для проехидны (*Zaglossus bruijni*) рассматривают эту же самую мышцу как собственно *m. brachioradialis*. Во многих самых современных описаниях, охватывающих все три рода однопроходных, эта мышца определяется как лучевая головка общего локтевого сгибателя всех тетрапод, названная как *m. brachialis radialis* (Gambaryan et al., 2014). Эта мышца имеет флексорную иннервацию, и мы не можем исключить правоту Haines (1939) в отношении того, что эта мышца гомологична предковому *m. tractor radii* (см. ниже).

Расщепление *mm. extensores carpi radiales*

Самые вариабельные из преаксиальных разгибателей предплечья две мышцы *mm. extensores carpi radials*. В норме у большинства приматов, включая человека, они вполне самостоятельны и отделены друг от друга, идут начиная от латерального надмыщелка бок о бок – *m. extensor carpi radialis longus* более передняя из двух и оканчивается на основании пястной кости II, в то время как *m. extensor carpi radialis brevis* более задняя и оканчивается на основании пястной кости III. Однако удобно рассматривать их вариации вместе, поскольку во время эмбрионального развития они обе дифференцируются из одной закладки (Albright and Linburg, 1978; Cankur and Özdemir, 2003). Их единство иногда сохраняется даже во взрослом состоянии: аномалия, известная у человека (Wood, 1867), когда конечные сухожилия к пястным костям II и III (которые можно было разделить максимум на 5 сухожильных веточек) выходили из общего мышечного

брюшка, представляющего собой обе мышцы вместе: *mm. extensores carpi radiales*.

Вариации этих мышц хорошо известны у человека из-за особого интереса к их исследованию, связанному с использованием их сухожилий в хирургии включая пересадку сухожилий, противопоставление большого пальца, хирургическую реабилитацию пациентов с паралитическими нарушениями и т.п. (Wood, 1988; Khaledpour and Schindelmeiser, 1994; Cankur and Özdemir, 2003; Rao et al., 2006; Nayak, 2008). Удвоение мышцы или наличие дополнительной головки или сухожилия встречается у 12-50% людей; дополнительные структуры часто встречаются на обеих руках (Albright and Linburg, 1978; Khaledpour and Schindelmeiser, 1994; Gümüřalan et al, 1997; Claassen and Wree, 2002; Cankur and Özdemir, 2003; Hong and Hong, 2005; Rao et al. 2006; Nayak et al., 2008; Chakravarthi, 2013). Чаще у человека встречается раздвоение структур. Проксимальное раздвоение выглядит как дополнительный пучок, который отщепляется от верхней части мышечного брюшка *m. extensor carpi radialis longus* или *m. extensor carpi radialis brevis*, в то время как дистальное удвоение выглядит как дополнительная веточка сухожилия, ответвляющаяся от нормального сухожилия одной из мышц и

<i>M. extensor carpi radialis longus</i>			
А – удвоение  Albright, 1978; Chakravarthi, 2013	В – удвоение с дополнительным окончание на MtIII  Albright, 1978	С – удвоение с дополнительным окончание на MtII  Albright, 1978	Д – удвоение с дополнительным окончание на MtI  Cankur, 2003; Claassen, Wree, 2002

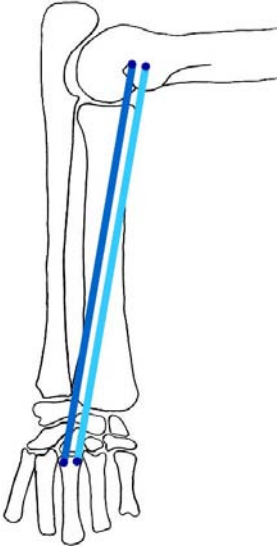
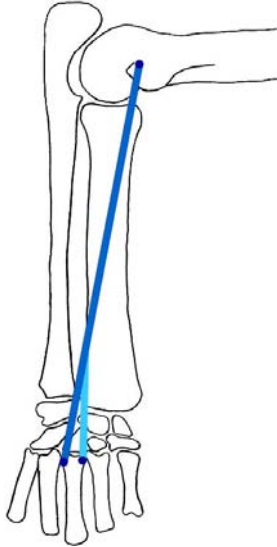
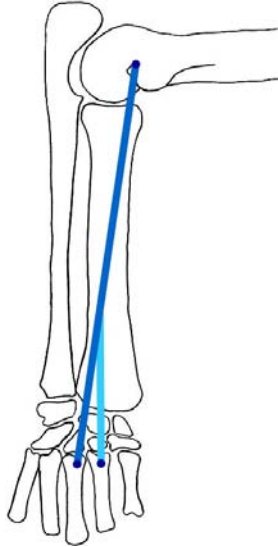
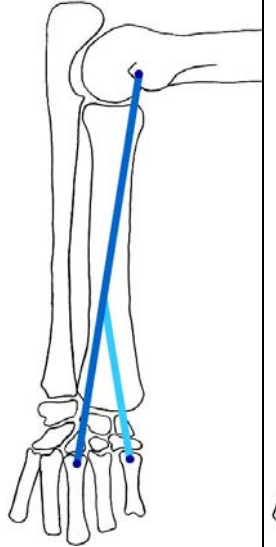
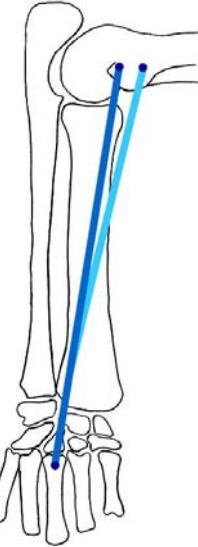
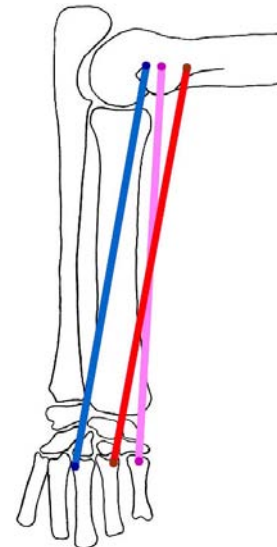
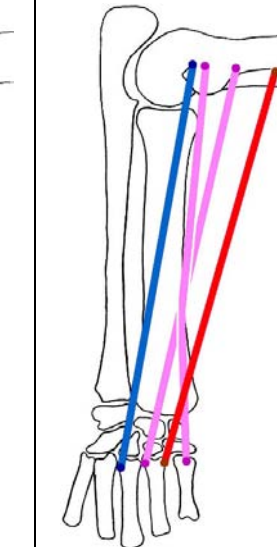
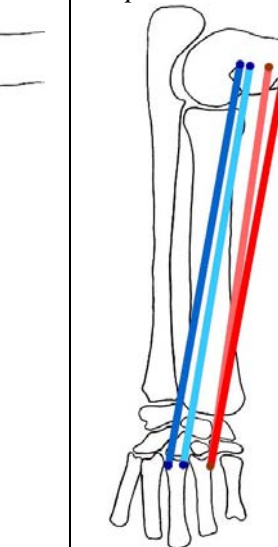
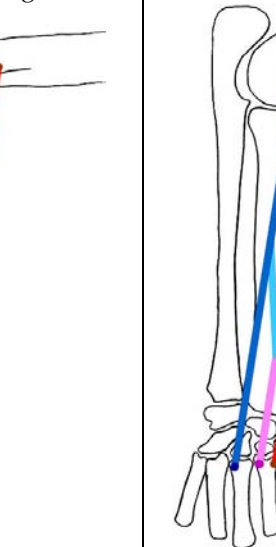
<i>M. extensor carpi radialis brevis</i>				
А – удвоение  Rao et al., 2006	В – удвоение с дополнительным окончание на МtIII  Frohse, Frfinkel, 1908 (цит. по Jeti, 2010)	С – удвоение с дополнительным окончание на МtII  Albright, Linburg, 1978	Д – удвоение с дополнительным окончание на МtI  Wood, 1867	Е – добавочная головка  Rao et al., 2006
<i>M. extensor carpi radialis accessorius</i> (ECRA) и <i>m. extensor carpi radialis intermedius</i> (ECRI) согласно Wood, 1867				
А – ECRA (оканчивается на МtI)  Kaplan, Taleisnik, 1984 (цит. по Claassen, Wree, 2002)	В – ECRA (оканчивается на МtI), ECRI (оканчивается на МtII)  Khaledpour, Schindelmeiser, 1994	С – удвоение ECRI за счет удвоения <i>m. extensor carpi radialis brevis</i> и добавочной головки <i>m. extensor carpi radialis longus</i>  Rao et al., 2006	Д – ECRI оканчивается на МtII, образован из двух тяжей от нормальных <i>mm. extensores carpi radiales</i>  Gümüřalan et al., 1997	

Таблица 2.2.6. Сводка известных вариантов расщепления *mm. extensores carpi radiales* у млекопитающих (преимущественно на основе аномалий человека). Красным – нормальная топография *m. extensor carpi radialis longus*, розовым – ее вариации; синим – нормальная топография *m. extensor carpi radialis brevis*, голубым ее вариации; сиреневым – *m. extensor carpi radialis accessorius* и *m. extensor carpi radialis intermedius*.

прикрепляющаяся к пястной кости I, II или III (Таблица 2.2.6). Известен также случай, когда *m. extensor carpi radialis longus* давал пучок, который присоединялся к *m. brachioradialis* (Wood, 1867). Раздвоение сухожилия *m. extensor carpi radialis brevis* с прикреплением на пястных костях II и III упоминается как нормальное состояние у некоторых капуцинов (Hill, 1960) и гиббонов (Michilsens et al., 2009 cited after Diogo, Wood, 2012).

Более редкая дополнительная мышца, которая начинается от плеча (от латерального надмыщелка) самостоятельно, независимо от нормальных *mm. extensores carpi radiales*. В 1867 году Wood описал две таких самых распространенных вариации плечевых дополнительных мышц как *m. extensor carpi radialis intermedius* and *m. extensor carpi radialis accessorius* (Таблица 2.2.6). Они могут присутствовать одновременно и отличаться друг от друга по месту прикрепления: *m. extensor carpi radialis intermedius* прикрепляется к пястным костям II или III, подобно обоим *m. extensor carpi radialis longus* или *m. extensor carpi radialis brevis* соответственно; *m. extensor carpi radialis accessories* имеет более необычное прикрепление – к пястной кости I. Оба этих дополнительных мускула достаточно вариабельны, но они никогда не оканчиваются на лучевой кости, даже на ее самом дистальном конце, и в этом отношении они резко отличаются от дополнительной мышцы, обнаруженной нами у ревуна.

Суммируя все вышесказанное, мы можем заключить, что дополнительная мышца, которую мы обнаружили у ревуна, может быть интерпретирована в рамках Вавиловского закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Vavilov, 1922) как вариация, гомологичная аномальной мышце человека *m. brachioradialis accessories*. Однако даже в отношении этой человеческой аномалии до сих пор не совсем ясно, является ли обсуждаемая аномальная мышца именно дубликацией *m. brachioradialis* или чем-то фундаментально иным.

Затруднение, которое возникает при идентификации этой мышцы, связано с ее наименованием "*m. brachioradialis accessorius*", под которым

были упомянуты две топографически различных аномалии человека. Действительно, эти аномальные мышцы выглядят похожими, если судить по их отношению к окружающим мышцам и костям, но их положение кардинально различается относительно *n. radialis r. superficialis*. В одном случае (Spinner, Spinner, 1996) короткая дополнительная мышца была найдена латеральнее нерва, как и нормальная *m. brachioradialis*. В другом случае (Rodriguez-Nedenführ et al., 2001) такая же дополнительная мышца располагалась медиальнее нерва, т.е. этот нерв отделял ее от нормальной *m. brachioradialis* (Рисунок 2.1.2 - D). У нашего экземпляра ревуна обнаружен второй вариант из только что описанных. Действительно, если подумать, то на рисунке 2.1.2 С ясно показано, что этот вариант аномальной мышцы никак не может появиться ни от одной из окружающих мышц, не "перепрыгнув" через нерв – внутренняя головка супинатора должна была бы "прыгать" латерально относительно начала, а остальные мышцы медиально относительно мест их прикрепления. Идея о том, что этот "прыжок" мог бы отделить *m. brachioradialis* раньше, чем другие мышцы, тяготеет к другому типу аномалий человека (Bergman et al., 2000; Shetty et al., 2014), когда *n. radialis r. superficialis* проникает между пучками и расщепляет конечное сухожилие *m. brachioradialis*, что выглядит так, как если бы медиальный пучок сухожилия перепрыгнул через нерв.

Предковый мускул

В обзоре разгибателей передних конечностей тетрапод Haines (1939) обращает внимание на необычный мускул, который он называет *m. tractor radii*. У черепах Haines различает на предплечье четыре преаксиальных разгибателя. Три из них выглядят вполне гомологичными мышцам млекопитающих:

m. extensor radialis profundus = *m. supinator*,

m. extensor radialis intermedius = *m. brachioradialis*,

m. extensor radialis superficialis = *m. extensor carpi radialis longus* + *brevis*

m. tractor radii = ???

Если третий черепаший разгибатель соответствует двум мышцам млекопитающих, то четвертая черепашая мышца, которая и есть *m. tractor radii*, видимая сразу под кожей, должна быть гомологичной чему-то пятому – и почему бы не так называемой *m. brachioradialis accessorius* ревуна и человека? Но резким контрастом с другим тремя упомянутыми мышцами, которые иннервируются *n. radialis* (Haines называет этот нерв *n. extensorius cranialis*), является то, что *m. tractor radii* иннервируется особой веточкой от нерва, обслуживающего сгибательную мускулатуру (из которой ближе всего к этому комплексу располагается *m. brachialis*). Согласно Haines (1939), у гаттерии и варана тоже есть *m. tractor radii*. Он рассматривает эту мышцу как сериальную гомологию с преаксиальной головкой *gastrocnemius* в задней конечности. Haines выдвигает гипотезу, что *m. tractor radii* был в изначальном мышечном комплексе у примитивных тетрапод, таких как *Eryops*, и что современные амфибии, крокодилы и млекопитающие вторично его потеряли вместе с соответствующим нервом; менее удачным Haines кажется слияние этой мышцы с *m. brachioradialis* (*m. extensor radialis intermedius* по Haines). Haines даже рассматривает гомологию *m. tractor radii* у однопроходных (основываясь на описании Westling, 1889). Если Haines прав, то *m. tractor radii* должна присутствовать в эволюционной истории млекопитающих и может обнаружить себя в редких атавистических аномалиях. Таким образом, чтобы доказать гомологию дополнительной мышцы ревуна с *m. tractor radii*, нужно убедиться в двух вещах одновременно: (1) в гипотезе Haines о наличии *m. tractor radii* у архетипа всех тетрапод, и (2) в атавистической природе рассматриваемой аномалии. Однако эта гипотеза мгновенно опровергается. Существенное отличие *m. tractor radii* от всех других мышц, начинающихся на латеральном надмыщелке плечевой кости – это иннервация. Несомненно, "флексорная" иннервация *m. tractor radii* полностью исключает возможность того, что

добавочная мышца, обнаруженная у ревуна и человека, иннервирующаяся *n. radialis r. profundus* – это атавизм *m. tractor radii*.

По той же причине "экстенсорная" иннервация обнаруженной нами аномальной мышцы исключает идею о том, что она может быть пучком, отщепившимся от рядом расположенных *m. brachialis* или *m. biceps brachii* – главных локтевых сгибателей, идущих вдоль плеча.

С одной стороны, нельзя гомологизировать обнаруженную мышцу ревуна с какой-либо мышцей позвоночных. С другой стороны, единственная встретившаяся у человека аномалия, которая похожа на аномальную мышцу ревуна, не может рассматриваться как дупликация типично устроенного *m. brachioradialis* из-за положения по отношению к нерву. Поэтому мы считаем необходимым дать обнаруженной нами мышце собственное название, чтобы избежать ложных ассоциаций о ее гомологии, а именно *m. contrahens cubiti* – что отражает функцию этой мышцы.

Глава 2.3. Морфометрический анализ строения скелета передней конечности

Как было показано, длина лучевой кости оказалась четко скоррелирована с длиной плечевой и почти равна ей по длине. То есть можно сказать, что проксимальные отделы свободной конечности у изученных приматов любых размеров, локомоторных и экологических специализаций развиты одинаково. Что касается пропорций ладони и пальцев, то наш анализ дал достаточно интересные и ожидаемые на основании изучения типов захвата результаты. Однако мы не будем отдельно останавливаться на этом вопросе, поскольку он достаточно подробно изложен в главе Результаты, а обсудим здесь самый вариабельный по длине элемент руки – большой палец.

В отряде приматов большой палец часто подвергается редукции, вплоть до полного исчезновения. Обычно считается, что уменьшение большого пальца у обезьян связано с локомоторной специализацией. Действительно, полная редукция (палец не виден на ладони) происходит у брахирующих обезьян, например, у коат. Однако исследовав различных широконосых обезьян, мы предположили, что редукция большого пальца не всегда связана с деградацией, а может объясняться, наоборот, повышением функциональности (в определенных случаях). Мы считаем, что у ряда приматов уменьшение размеров первого пальца может быть связано с выполнением захвата мелких предметов.

Как было сказано выше, точный захват "подушечка к подушечке" (pad-to-pad), обычный для человека, для обезьян сложен в силу еще не совершенного противопоставления. Однако это не значит, что захват обезьян не совершенен. Для выполнения точных захватов (см. описание в главе Методика) они прижимают предмет подушечкой большого пальца к боковой стороне указательного пальца (pad-to-side).

В связи с этим укорочение большого пальца может быть функционально выгодным именно для достижения более точного контакта большого пальца с другими пальцами (особенно при короткой кисти). При этом важно, чтобы при контакте подушечка большого пальца точно попадала

на боковую поверхность указательного, а не промахивалась (как в случае относительно короткой кисти и длинного большого пальца). Мы также предположили, что для того, чтобы различить два направления редукции (деградационное и функциональное), нужно выяснить, за счет каких структур она происходит. Можно ожидать, что уменьшение пальца за счет пястных костей будет соответствовать функциональной редукции для захвата, а уменьшение за счет фаланг, наоборот, деградационной редукции для локомоции.

Чтобы проверить наше предположение мы проанализировали вклад каждого отдела большого пальца в его длину (рис. 1.3.10) и отношение отделов первого пальца к третьей метакарпалии (рис. 1.3.9).

Изучив скелеты разных видов приматов, Jouffroy (1991) делает заключение, что у большинства представителей отряда длина первой пястной кости (mtc I) составляет около 50-70% от длины третьей (mtc III). Короткие первые пястные кости (< 52% от mtc III) имеют колобиновые, а также орангутан, шимпанзе, руконожка и шерстистый лемур. По данным Жеденова (1962), длина первого луча от длины третьего у орангутана 39%, гориллы 43%, человека 64%.

Взрослые ревуны, саки, шерстистые обезьяны (*Lagothrix*) при четвероногом хождении по толстым веткам используют для захвата группы пальцев I-II против III-V (схизодактилия), при этом кисть ставится параллельно направлению ветки (предплечье пронировано); паукообразные (*Brachyteles*) и коаты (*Ateles*), наоборот, обычно ставят кисть "боком" (частично супинированное положение):



Alouatta



Brachyteles



Ateles

Рис. 2.3.1 Постановка конечностей у обезьян со схизодактильным захватом (*Alouatta*) и у брахиаторов (*Brachyteles* и *Ateles*).

Любопытно, что у представителей двух родов *Atelinae* (паукообразные обезьяны и коаты) большой палец либо исчезает полностью (*Ateles belzebuth*, *Brachyteles arachnoids*), либо сохраняется в виде рудимента (*Brachyteles hypoxanthus*, *Ateles paniscus*), в то время как у шерстистых обезьян (*Lagothrix*) он всегда присутствует и хорошо развит (рис. 2.3.2.).



Lagothrix lagotricha

Lagothrix lagotricha

Ateles belzebuth

Ateles paniscus

Рис. 2.3.2 Кисти широконосых обезьян

Таким образом, у паукообразных в широком смысле укорочение большого пальца очевидным образом связано с "потерей функции" при передвижении, поскольку в их локомоторном репертуаре преобладает медленная брахиация ("перебрасывание" с одной передней конечности на другую) с использованием хвоста (Ackermann, 2003, Mittermeier, 1978). При этом укорочение большого пальца происходит в первую очередь за счет фаланг, хотя и пястная кость тоже укорочена по отношению к ладони.

В связи с редукцией первого пальца, способы захвата предметов у паукообразных обезьян имеют специфические особенности, а именно: второй палец становится очень подвижным и может функционально замещать первый при обхватывании объекта (Дерягина, 1986); увеличивается участие запястья и преаксиального края кисти, к которым объект прижимается обычно пальцами:

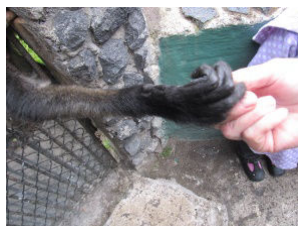


Рис. 2.3.3 Захваты паукообразных обезьян *Ateles*

Дерягина (1986) отмечает сходные элементы фиксации объекта с участием запястья и подвижного второго пальца у капуцинов.

Длинная первая метакарпalia у лориевых обусловлена тем, что они используют "клещевидный" захват с противопоставлением большого пальца всем остальным. Поэтому вполне логично, что Jouffroy (1991) обнаружил у них самые длинные первые пястные кости: 103% у арктоцебуса и 91% у лори по отношению к ладони (определяемой длиной $mtc\ III$).

Увеличение длины первой пястной кости у лориевых, скорее всего, связано с необходимостью увеличить общую длину первого луча для увеличения рабочего диаметра "клещевидного" захвата. Наоборот, уменьшение первой пястной кости по отношению к ладони у паукообразных обезьян связано с редукцией всего первого пальца.

У всех полуобезьян и широконосых обезьян (за исключением коат, у которых наблюдается редукция первого пальца) суммарная длина его фаланг преобладает над пястным элементом, а у всех узконосых (за исключением орангутана и человека) пястная кость незначительно, но обгоняет фаланги. У приматов, согласно Жеденову (1962), длина кисти довольно широко варьирует по отношению к длине тела, и составляет $<1/3$ у лемуру и широконосых, около $1/3$ у макак и павианов, $3/4$ у гиббонов, $<1/2$ у коаты и от $1/2$ до $2/3$ у антропоидов. Schultz (1936, цит. по Юровская, 1973) предположил, что как раз из-за удлинения II-V пальцев (а значит, и всей кисти), большой палец у антропоидов кажется таким коротким, и если отнести его длину не к длине кисти, а к длине туловища, то у всех высших приматов большой палец окажется длиннее, чем у низших, например, макак. Однако согласно Юровской (1973), у приматов наблюдается укорочение туловищного отдела, которое было обнаружено при последовательном сравнении длины позвонков во всех отделах позвоночника приматов. Особенно явно это укорочение выражено в шейном и туловищном отделе, что обычно связывают со сдвигом верхних (передних) конечностей к голове (Жеденов, 1962). Для игрунковых отношение длины первого луча к длине

тела приведено в статье Jouffroy (1991): относительная длина I пястной кости практически не изменяется с уменьшением длины тела.

У *Cebus* и *Lagothrix*, немного в большей степени у последнего, большой палец "посажен" проксимальнее, чем у других Cebidae. Такое состояние является более характерным для узконосых обезьян, человекообразных и человека (Midlo, 1934):

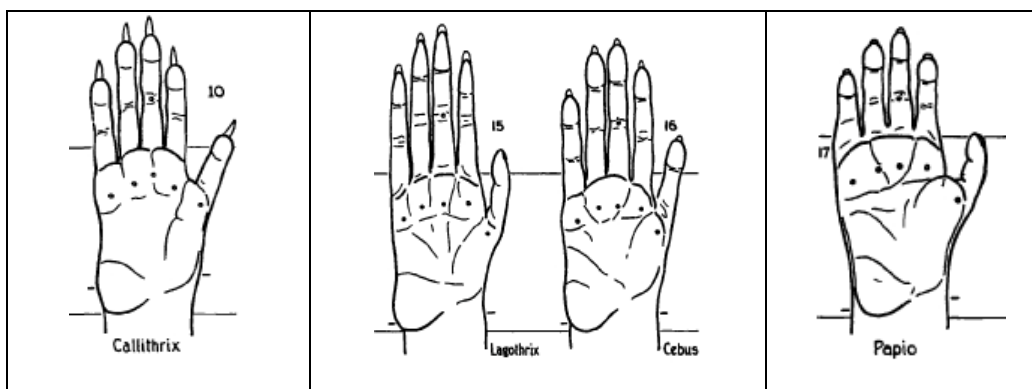


Таблица 2.3.1 "Посадка" первого пальца у некоторых широконосых

Можно сказать, что с уменьшением длины первой пястной кости метакарпо-фаланговый сустав большого пальца мигрирует проксимально. Тогда, если пренебречь углом поворота первой пястной кости относительно остальных (который, однако, может быть значительным, например, у лори), об относительной степени развития пястной кости первого пальца можно судить по глубине отхождения свободной части пальца от ладони (Midlo, 1934).

Вероятно, такое проксимальное смещение пальца может быть связано с манипуляторной деятельностью этих обезьян. По оценкам Дерягиной (1997) капуцин и шерстистая обезьяна выделяются из всех широконосых обезьян (за исключением уакари, который их обгоняет) высокими показателями манипуляторной активности, выше многих узконосых обезьян.

Jouffroy и Lessertisseur (1960, цит. по Юровская, 1973) приходят к выводу, что большой палец у человекообразных обезьян – не рудиментарный орган, а его редукция, связанная с брахиаторной локомоцией, замедлена тактильными и хватательными потребностями. Это особенно наглядно, по мнению Юровской (1973), демонстрирует гиббон – типичный брахиатор,

сохранивший тем не менее хорошо развитые большие пальцы. Однако по нашим данным у него сохраняется скорее длина I пястного элемента, чем фаланг первого пальца, в противоположность тому, что наблюдается у *Pongo*.

Несмотря на видимую редукцию большого пальца у понгид, Schultz (1936) и Hooton (1947) (цит. по Юровская, 1973) отмечают его исключительную подвижность. Наблюдения Дерягиной (1986) выявили у орангутана наибольшее разнообразие способов фиксации объектов среди приматов (в том числе одной передней конечностью). Наши данные демонстрируют материальную базу такой способности – I палец орангутана короток, но фаланги преобладают над пястным элементом даже больше, чем у человека.

Гиббона по уровню развития манипулятивной активности Дерягина (1997) помещает лишь немного выше белолобого капуцина. При этом интересно отметить, что Napier считает, что у капуцина (который получил по Дерягиной самый высокий индекс манипуляторной активности среди широконосых обезьян) использование орудий не связано с высокой подвижностью большого пальца (Napier, 1980, цит. по Aversi-Ferreira, 2010). Наши данные поддерживают утверждение о том, что манипуляторные способности гиббона невелики. Во-первых, его палец вовсе не так велик по сравнению с длиной кисти, как принято считать. Во-вторых, большую часть его длины составляет метакарпalia, а вовсе не манипуляторная фаланговая компонента.

Благодаря седловидному запястно-пястному суставу I пальца, всем узконосым обезьянам может быть доступно его истинное противопоставление, которое состоит в приведении в соприкосновение подушечек большого и указательного (и других) пальцев и зависит от длины этих пальцев и развития обслуживающих их мышц (Юровская, 1973). При этом большой палец совершает сгибание, приведение и ротацию (сумму этих движений иногда называют циркумдукцией).

Napier (1960) описал механизм силового захвата пальцами у человекообразных обезьян ("double-locking"), которому способствует особое соотношение длин фаланг пальцев. У шимпанзе длина проксимальной фаланги пальца равна или больше, чем суммарная длина средней и дистальной фаланг, поэтому при сгибании пальца его вершина упирается в складку кожи в области метакарпо-фалангового сустава. У человека это затруднительно, т.к. суммарная длина средней и дистальной фаланг превышают длину проксимальной, и палец касается межпальцевой подушечки. Napier считает, что такое плотное смыкание фаланг пальцев обеспечивает более надежный и сильный захват тонких и гладких лиан.

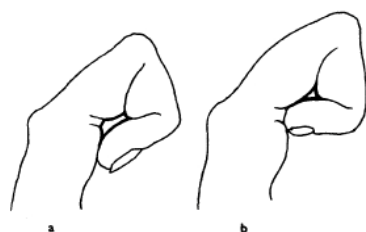
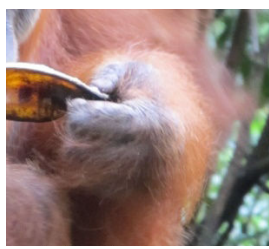


Рис. 2.3.3 Палец человека (а) и шимпанзе (b) по Napier (1960)

При силовом захвате большой палец обезьян не задействован, поскольку расположен несколько проксимальнее остальных пальцев (Napier, 1960), а точный захват с касанием подушечек I и II пальцев, как уже было сказано, невозможен из-за его короткости. Однако все это не означает, что понгиды не используют большой палец. Так, шимпанзе при захвате мелких объектов ("точный захват" по Napier, 1960) всегда пользуются большим пальцем – объект зажимается между его подушечкой и медиальной стороной указательного (pad-to-side precision grip), либо между их смежными сторонами (scissor precision grip), либо между спинкой большого пальца и подушечкой указательного. При таких способах захвата предмета наиболее удобным может оказаться именно укороченный большой палец, т.к. его концевая подушечка располагается как раз напротив медиальной стороны проксимальной фаланги указательного пальца в его согнутом положении, в то время как длинный палец будет неизбежно промахиваться (рис. 2.3.4).



Hylobates sp.



Pongo pygmaeus



Macaca fascicularis



Symphalangus syndactylus

Рис. 2.3.4 Точный захват мелких предметов (*pad-to-side precision grip*) у обезьян.

В таком случае, укорочение должно происходить за счет пястной кости, а не фаланг, чтобы не препятствовать подвижности пальца, что и подтверждают наши данные.

Мы можем сделать заключение о том, что укорочение большого пальца нельзя рассматривать всегда как простую редукцию. Развитие большого пальца приматов определяется обслуживанием двух функций – локомоторной и манипуляторной, которые могут оказывать на него разное влияние и предъявлять противоположные требования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам наших исследований мы можем предложить следующий сценарий морфологических путей эволюции хватательной функции у широконосых обезьян и приматов в целом. Важнейшие пункты нашего сценария сведены в Таблице 4. Итак, предки приматов, скорее всего, занимали древесную экологическую нишу и уже имели предрасположенность к лазанию при помощи охвата опоры пальцами, которая в дальнейшем усиливалась. Это позволило им: (1) осваивать максимально разнообразные типы субстрата для передвижения (и в первую очередь тонкие ветви), и (2) используя манипуляторные способности пальцев, добывать разнообразные типы корма (с использованием пальцевых захватов).

У предковых приматов поверхность ладони, по-видимому, выглядела как у тупай: **хорошо развитые ладонные подушечки** и окаймляющие их **желобки**; настоящие **сгибательные складки** еще **отсутствовали**. Скорее всего, у предковых форм сохранялись и настоящие **когти** (пример игрунок наводит на мысль о взаимосвязанном присутствии когтей и ладонных подушечек). Базовой спецификой приматов на этой стадии становится усиление обособления (автономизации) большого пальца и формирование захватов с его участием.

Обособленность большого пальца – это черта, присущая и другим млекопитающим, однако у приматов она усиливается разными способами, что находит отражение в строении скелета кисти. У большинства низших приматов трапециевидная (многоугольная) кость занимает развернутое по отношению к другим костям запястья положение (ее суставная поверхность ориентирована не дистально, а вбок), что приводит к так называемой "дивергенции" большого пальца – отхождению его пястного элемента под большим углом к продольной оси ладони. Эта позиция позволяет направить подушечку большого пальца навстречу ладони простым его сгибанием. Это

движение внешне может напоминать противопоставление большого пальца человека, однако, не является настоящим противопоставлением в строгом смысле этого слова. Противопоставление большого пальца – это его ротация (точнее циркумдукция), т.е. перемещение его из общей плоскости ладони, в параллельную плоскость с разворотом "лицом к лицу" с остальными пальцами. У полуобезьян же поворот трапециевидной кости уже ставит большой палец в обособленное положение, поэтому, чтобы совершить захват подушечка к подушечке, остается только выполнять сгибательные движения большим пальцем в направлении ладони, но не ротацию. Так у лори формируется мощный клещевидный захват, но при этом не осуществляется противопоставление большого пальца как ротационное движение, поскольку большой палец у них уже изначально развернут по отношению к остальным. Можно сказать, что у лори противопоставление осуществляется как позиция, а у высших обезьян – как движение.

Усиление обособленности большого пальца у приматов находит отражение в постепенном формировании настоящей сгибательной складки большого пальца (тенарной линии). Эта линия закономерным образом формируется на месте желобка, окаймлявшего тенар. Наши наблюдения показывают, что эта линия присутствует у всех современных приматов без исключения, независимо от степени и характера подвижности большого пальца. Она сохраняется даже тогда, когда исчезает сам большой палец. Эмбриональные данные по человеку (ранние сроки закладки), позволяют предполагать, что и в истории приматов эта линия сформировалась на самых ранних ее этапах.

В базовом наборе приматов помимо тенара, гипотенара и межпальцевых подушечек, присутствовали и несколько центральных подушечек. Между ними, по мере уплощения поверхности ладони, тоже начинали закладываться продольные сгибательные складки (продольные линии) – как правило, две, идущие в межпальцевые промежутки II-III и IV-V. Продольные складки свидетельствуют о возможности складывания ладони

желобком для лучшего прилегания к субстрату. Они скорее связаны именно с локомоторными адаптациями, чем с манипуляторными (исключение, вероятно, представляет продольная линия львиных игрунок).

К базовой специфике приматов также относится утеря гиперэкстензии пальцев в метакарпо-фаланговых суставах и изменение типа прикрепления глубоких разгибателей пальцев. У приматов они оканчиваются не самостоятельно на вторых фалангах, как у большинства плацентарных, а через прикрепление к сухожилиям поверхностного разгибателя на дистальных фалангах. Оба эти свойства очевидно связаны с утерей когтей и механизма их использования и приобретением, взамен, возможности разгибать пальцы отдельно (свойство глубоких разгибателей) вплоть до последних суставов (свойство прикрепления сухожилий поверхностного разгибателя).

Раздельное управление пальцами требует развития самостоятельных мышц (или обособленных мышечных головок). К мышцам, обеспечивающим раздельное управление пальцами, относятся глубокий разгибатель и поверхностный сгибатель пальцев, дотягивающиеся из предплечья до предкогтевых фаланг. Конечно, в раздельном управлении пальцами участвуют и короткие мышцы кисти, но они значительно меньше по размерам и механическим возможностям. Глубокий разгибатель и поверхностный сгибатель у низших тетрапод тоже были короткими, то есть целиком лежали в кисти, но у млекопитающих они разрослись в область предплечья и благодаря этому стали больше и сильнее. Глубокий разгибатель в действительности представляет собой комплекс из трех мышц, которые "делят между собой" пальцы. Поверхностный сгибатель имеет четыре головки, каждая из которых управляет одним из четырех пальцев (II-V).

К базовой специфике приматов можно отнести лабильную морфологию этих мышц. У разных родов приматов три глубоких разгибателя делят между собой пальцы по-разному, часто с перекрытием; они могут иметь по несколько головок или разветвленные сухожилия. У разных представителей

отряда можно увидеть также разные стадии вползания мышечных головок поверхностного сгибателя пальцев от кисти до плечевой кости. У самых примитивных представителей отряда (например, у лориевых) он занимает сравнительно дистальное положение и полностью начинается от конечного сухожилия глубокого сгибателя. Такая топография этой мышцы отражает достаточно примитивную стадию ее проксимального вползания (как у тупай). У настоящих обезьян поверхностный сгибатель уже хотя бы частью своих головок дотянулся вверх до медиального надмыщелка плечевой кости.

Вариабельная (на уровне родов) морфология головок поверхностного сгибателя и глубокого разгибателя, а также сухожильных разветвлений последнего говорит о мультипотентности их кисти: о том, что ими реализованы весьма различные способы захвата объектов пальцами, требующие весьма разного мышечного контроля.

На фоне полуобезьян, в качестве базовой специфики обезьян, можно отметить такие особенности морфологии кисти как: формирование **плоской ладони** – ладонные подушечки сглаживаются, а на месте желобков между ними начинают формироваться настоящие сгибательные складки; развитие **силового захвата** объекта между II-V пальцами и ладонью, которое приводит к формированию по проксимальному краю межпальцевых подушечек четкой **четырепальцевой линии** – обезьяньей (у широконосых и узконосых это, скорее всего, синапоморфия, но не исключено, что и параллелизм).

Широконосые обезьяны, в отличие от узконосых, оказались в условиях "великолепной изоляции", прославленной Симпсоном (1983). Загадочным образом попав на Южноамериканский материк, широконосые обезьяны оказались изолированы не только от "сородичей", но и от "земли". Гилея Южной Америки и в настоящее время представляет собой огромный лесной массив, который в течение одной половины года остается целиком затопленным, а в другую половину представляет собой мозаику небольших участков относительно сухой почвы, разделенных лагунами. В итоге

широконосые обезьяны вынуждены проводить почти всю жизнь исключительно на деревьях, занимая разные экологические ниши в пределах древесных ярусов. В результате широконосые обезьяны стали использовать разные способы захвата, отвечающие требованиям субстрата – не только основной для обезьян силовой захват между пальцами и ладонью, но и разнообразные способы захвата без участия ладони (так называемые "точные захваты" пальцами). В связи с этим пальцы у широконосых существенно преобладают по длине над ладонью (в противоположность узконосым).

Для того чтобы осуществить определенный захват объекта пальцами, необходимо предварительно сконфигурировать их соответствующим образом – правильно выполнить так называемый подготовительный жест. Его точность зависит от нервной координации и дифференцировки уже упоминавшихся мышц, отдельно управляющих пальцами, а надежность воплощения жеста в захват – силой этих мышц, потому что пальцы еще надо удержать в правильном положении при "столкновении" с объектом. Неудивительно поэтому, что у широконосых наблюдается проксимальное смещение головок поверхностного сгибателя пальцев по сравнению с полуобезьянами. Ни у кого из широконосых обезьян эта мышца уже не начинается только от конечного сухожилия глубокого сгибателя, как у полуобезьян.

В связи с огромным разнообразием захватов морфология кисти, как внешняя, так и внутренняя, очень лабильна и значительно превосходит по вариабельности таковую других современных групп приматов. Это проявляется и в наборах сгибательных линий, и в строении мышц, управляющих пальцами, и в пропорциях скелета кисти.

Большой палец, несмотря на свою изначальную обособленность у приматов и неукоснительное сохранение оконтуривающей его основание тенарной линии, у широконосых обезьян обычно теряет самостоятельное управление разгибателем большого пальца (исключение *Cebus*, *Cacajao*). Этот мускул подключился к управлению вторым пальцем, что особенно ярко

выражено в виде общего сухожилия I-II при специализации в схизодактилии – у ревунов (см. ниже).

Самыми мелкими представителями широконосых обезьян являются игрунки. Чтобы освоить "локомоторную нишу" белок (ниша которых в Южной Америке к моменту радиации игрунковых еще пустовала), то есть лазанье по толстым стволам, игрунки приобрели когти, вторично сформированные из ногтей. Вместе с когтями у игрунок восстанавливаются и ладонные подушечки, по-видимому, одно без другого работать не может (исключение – крайне специализированная львиная игрунка). О том, что у игрунок это не предковое состояние, а реверсия из состояния плоской приматной ладони, свидетельствует наличие между подушечками отчетливых продольных складок (одной или двух продольных линий).

Такая морфологическая реверсия кисти игрунок приводит к тому, что мышцы, отвечающие за раздельное управление пальцами у других обезьян, здесь, напротив, консолидируются. Наблюдается тенденция к совместному контролю всех пальцев объединяющимися глубокими разгибателями. Их конечные сухожилия не только ветвятся на кисти, но и образуют единую апоневротическую пленку между ветвями.

У игрунок вместе с восстановлением "до-приматной" морфологии кисти (когтей и ладонных подушечек), произошла и редукция других приматных черт – силового захвата и обособленности большого пальца. Первое находит отражение в том, что поперечная сгибательная складка у игрунок менее ясная, чем у других обезьян, второе – в том, что она отсекает не четыре, а все пять пальцев. Это происходит потому, что первый палец игрунок значительно сильнее выровнен с остальными, чем у остальных приматов – он выдвинут дистально и встал в "одну шеренгу" с остальными пальцами "по ту сторону" от поперечной складки. Соответственно, у игрунок большой палец (фаланги плюс пястный элемент) очень удлинен по отношению к ладони (измеряемой длиной третьего пястного элемента).

Утратив качественный силовой захват, некоторые игрунки, а именно львиные, как мы предполагаем, изобрели свой уникальный способ точного захвата добычи пальцами. Казалось бы, этому противоречит специфичное для них срастание оснований II-IV пальцев (синдактилия). Они могут сгибаться только вместе и охвачены единой пястно-фаланговой складкой. Сама ладонь при этом крайне вытянута, внешне очень напоминая стопу, а ее рельеф сглажен. Остается только одна четко выраженная продольная линия, которая облегчает сворачивание ладони желобком. Мы предполагаем, что такая форма кисти отвечает специфике кормодобыывания львиных игрунок – необходимости извлекать пищевые объекты (насекомых) из узких щелей (например, из пазух листьев бромелиевых). При складывании ладони желобком по продольной линии, I и V пальцы могут сдвигаться друг к другу и вместе прижимать извлекаемый объект к сросшимся II-IV пальцам наподобие пинцетного захвата.

У самых крупных представителей широконосых обезьян (ревуны, саки, уакари) формируется другой вариант точного (пальцевого, не требующего участия ладони) захвата – схизодактилия. Это зажимание объекта между смежными боковыми поверхностями II и III пальцев. Таким способом, при перемещении по толстым горизонтальным или наклонным ветвям эти обезьяны охватывают их, широко разводя в стороны II и III пальцы. При этом кисть ставится более продольно по отношению к ветке, а предплечье более пронировано, чем при силовом захвате (I против II-V).

Пальцы при схизодактильном захвате разбиваются на две группы сцепления: большой палец вместе с указательным охватывает ветку с одной стороны, а остальные три – с другой. Группа сцепления III-V закономерным образом отражена на поверхности ладони в виде трехпальцевой складки, которая, как мы считаем, является дериватом поперечной четырехпальцевой складки, базовой для обезьян. Пространство между пальцами II и III при схизодактилии, естественно, увеличено. Разделение пальцев на две таких группы сцепления отразилось и на строении мускулатуры. У

схизодактильных обезьян наблюдается тенденция к объединенному контролю пальцев I и II. У ревуна они подготавливаются к захвату через раздвоенное сухожилие разгибателя большого пальца. К тому же у ревуна из всех измеренных нами приматов (даже игрунок) – самый длинный по отношению к ладони большой палец (фаланги плюс пястный элемент). Это и требуется, чтобы он вместе с указательным пальцем достаточно равноценно противостоял остальным трем в широком охвате толстой ветви дерева.

Однако схизодактильность не всегда противоречит отдельному использованию большого пальца от указательного. Уакари, по исследованиям Дерягиной, обгоняет по разнообразию пальцевых захватов (индексам манипуляторной активности), в том числе с использованием большого пальца, многих не только широконосых, но и узконосых обезьян. Мы обнаружили морфологическую основу для этого: глубокий разгибатель пальцев уакари имеет полностью отдельные головки для пальцев I и II. Поверхностный сгибатель всеми головками полностью переместился на внутренний надмыщелок плеча, что уникально среди широконосых и представляет высшую эволюционную ступень разрастания данного мускула. По композиции длинных сгибателей и разгибателей пальцев уакари больше всех широконосых обезьян похож на зеленую мартышку, хотя она, как и другие узконосые, никак не специализирована в схизодактильном захвате.

В направлении совершенствования точных захватов с использованием большого пальца среди широконосых обезьян дальше всех продвинулись капуцины. У капуцинов набор сгибательных складок ладони представлен обязательной тенарной линией (первого пальца) и поперечной четырехпальцевой (обезьяньей) линией. От базового для всех широконосых набор складок капуцина отличается сглаживанием продольных линий. Нужно отметить, что такой же набор линий характерен для узконосых обезьян.

У капуцинов большой палец не претерпевает таких существенных изменений в размерах и положении, как у игрунок и схизодактильных

широконосых. Оставаясь в исходном положении, он сохраняет и базовую тенденцию к обособлению. По мнению Даниловой большой палец капуцинов способен в какой-то степени даже противопоставляться остальным пальцам, за счет увеличенной подвижности в ладьевидно-трапециевидном суставе. Его противопоставление в литературе обычно относят к размытой категории "ложных противопоставлений", чтобы отличать его от противопоставления, достигшего совершенства среди узконосых обезьян (а именно, у человека). В качестве подтверждения того, что у капуцинов не только совершенствуются движения большого пальца, но и вообще увеличивается разнообразие точных захватов, можно привести литературные данные о том, что капуцины способны использовать указательный жест для извлечения объектов из узких полостей.

Описанные способности к разнообразным точным захватам у капуцинов вполне соответствует наблюдаемому у них строению мускулатуры. По нашим и литературным данным, у капуцинов самый дифференцированный контроль пальцев глубокими разгибателями. И разгибатель большого пальца, и разгибатель указательного дополнительно подразделены на головки с самостоятельными сухожилиями к разным пальцам. Причем у *Cebus capucinus* разгибатель указательного пальца подразделен даже не на две, а на три головки. Таким образом, наши морфологические данные показывают материальную базу для разнообразия точных захватов, а экспериментальные данные из литературы подтверждают ее реальное использование капуцином. Нервный контроль, надо полагать, вообще значительно лабильнее мышечных конструкций, и пример капуцина убеждает в том, что мы действительно имеем право судить о хватательных способностях обезьян по данным миологии.

Узконосые обезьяны, несмотря на свое большее родовое разнообразие, чем у широконосых обезьян (30 против 20), не показывают такого разнообразия способов захватов, как последние. Оно у них даже меньше. В противоположность широконосым обезьянам, которые увеличивали

разнообразие пальцевых захватов, узконосые обезьяны в основном совершенствовали силовой захват и противопоставление большого пальца. Как и у капуцинов, у них наблюдается редукция продольных линий. Основной в наборе сгибательных складок, кроме обязательной тенарной линии, у узконосых обезьян является обезьянья (четырехпальцевая) линия. При удлинении ладони у человекообразных наблюдается ее удвоение. В противоположность полуобезьянам, и тем более широконосим обезьянам, у узконосых обезьян наблюдается укорочение всех пальцев по отношению к ладони. Это может быть связано с тем, что узконосые обезьяны не были поставлены в столь жесткие условия сугубо древесного образа жизни, как широконосые. Многие узконосые обезьяны ведут наземный образ жизни (макаки, павианы), и передвигаются по земле и по толстым ветвям с опорой на ладонь. Тенденция к совершенствованию истинного противопоставления первого пальца (циркумдукция в метакарпо-трапецивидном суставе) и силового захвата (между пальцами II-V и ладонью) связана у них не только с локомоторной спецификой, но и с манипуляторной активностью. Узконосые обезьяны чаще и охотнее манипулируют предметами, причем не только в целях извлечения корма из труднодоступных мест.

Среди узконосых и широконосых обезьян выделяются две группы, использующие для передвижения брахиацию. На примере этих узко специализированных обезьян – коаты (широконосые) и гиббоны (узконосые, орангутанов мы здесь опускаем) – можно наблюдать конвергенцию в строении кисти. Для маятникообразного раскачивания на кисти используется крюкообразный захват, при котором совместно работают II-V пальцы. Это вариант точного захвата, поскольку ладонь в нем не участвует – ветка зажимается между подушечками и основаниями тех же пальцев. Этот совершенно специфический крюкообразный захват широконосые и узконосые обезьяны сформировали независимо, и это привело и к возникновению сходных морфологических черт.

Поперечная четырехпальцевая сгибательная линия (обезьянья) хорошо выражена и у коат, и у гиббонов (у последних может даже удваиваться). Тенарная линия, как всегда сохраняется, даже у коат, у которых большой палец сильно редуцирован (его остатки спрятаны внутри ладони). Однако положение тенарной линии у гиббона и у коат оказывается разным. Поскольку она изначально возникла на месте желобка, окаймлявшего тенар, то она "сопровождает" его сглаженный остаток, куда бы он ни сместился, тем самым маркируя положение места "выхода" большого пальца из ладони. У гиббонов большой палец заметно "оголен": за счет глубокой кожной вырезки первая пястная кость на редкость сильно выступает из ладони. Тенарная линия гиббона окаймляет, по сути, основание этой пястной кости в самой проксимальной части ладони, далеко от четырехпальцевой линии. У коат тенарная линия занимает гораздо более обычное положение, чем у гиббона – она тянется по ладони дистально почти до уровня четырехпальцевой линии, как будто большой палец не редуцирован, а выступает из ладони на самом обычном месте.

Можно говорить о сходной тенденции укорочения большого пальца у брахиаторов в обеих группах. Хотя у коат он уменьшен значительно сильнее, но, как и у гиббонов, больше за счет фаланг, чем пястного элемента. Пропорции остальных пальцев относительно ладони при этом в обеих группах брахиаторов унифицируются, чтобы все пальцы могли дотягиваться своим терминальными подушечками до собственных оснований, формируя прочный "крюкообразный захват".

Специализация человека в орудийной деятельности дала в отряде приматов второй всплеск разнообразия захватов после широконосых обезьян. Расширение ассортимента "точных" (пальцевых) захватов привело у человека к распадению поперечной четырехпальцевой линии на две – подуказательную линию и трехпальцевую. Последняя помогает сгибать только III-V пальцы при использовании указательного в распрямленном состоянии.

Тонкий контроль подготовительных жестов привел к полному обособлению длинных мышц самых используемых пальцев. Самостоятельные головки глубокого разгибателя пальцев обслуживают I, II и V пальцы (III и IV не имеют тонкого контроля разгибателями). Поверхностный сгибатель, разделяющий сгибанием пальцев, у человека гипертрофирован и не только полностью вполз на надмыщелок плечевой кости (это состояние наблюдается уже у всех узконосых, а среди широконосых – только у уакари), но и вытеснил оттуда глубокий сгибатель пальцев. Из состава последнего выделился самостоятельный длинный сгибатель первого пальца, в то время как у обезьян и полуобезьян сухожилие глубокого сгибателя к большому пальцу всегда отходит как ветвь от общей сухожильной пластинки. В нарушение общего для узконосых обезьян правила, у человека наблюдается удлинение первого пальца по отношению к ладони. Это связано тем, что именно у человека достигнуто самое совершенное противопоставление большого пальца для точного захвата между пальцевыми подушечками I и II пальцев.

	Рельеф ладони	Миология	Остеометрия	Фото- и Видеосъемка	Литература
Базовая специфика приматов	• Намечаются сгибательные складки между ладонными подушечками. • Лучше заметны продольные складки (связаны с охватом субстрата ладонью) – продольные линии и тенарная линия (окаймляет тенар и отделяет I палец от II). Поперечная складка нечеткая	• Лабильная морфология глубоких разгибателей пальцев. • Дистальное расположение поверхностного сгибателя пальцев – начинается от конечного сухожилия глубокого сгибателя (Miller, 1943)			• Замена когтей на ногти и когтевого цепляния на охват пальцевыми подушечками. • Частичное обособление I пальца (Maiolino, 2016). • Гиперэкстензия метакарпо-фаланговых суставов заменяется на "глубокое" сгибание (Boyer, 2013)
Базовая специфика обезьян – широконосовых и узконосовых вместе	• Формирование плоской ладони: сглаживание ладонных подушечек. • Появление четкой четырехпальцевой поперечной линии (обезьяньей) по проксимальному краю межпальцевых подушечек в связи с развитием силового захвата объекта между пальцами II-V и ладонью	• Проксимальная экспансия поверхностного сгибателя пальцев вплоть до внутреннего надмыщелка плеча (для усиления раздельного сгибания пальцев)			
Базовая лабильность широконосовых	• Сохранение рудиментарных ладонных подушечек – простор для формирования разных сгибательных складок в	• Подключение разгибателя I пальца к обслуживанию также II-го (предпосылка к	• Удлинение всех пальцев по отношению к ладони	• Разнообразие форм точного захвата (между пальцами)	

	промежутках между ними (вариабельность сочетаний линий, только тенарная линия постоянна)	схизодактилии). • Следы неполного проксимального перемещения поверхностного сгибателя (головок II, IV и V)			
Реверсивная специализация игрунок	• Подушечки ладони хорошо развиты (вторично). • Продольные линии четко выражены, поперечная линия менее ясная и отсекает все пять пальцев – I равноценен остальным	• Тенденция к объединенному контролю всех пальцев через общие сухожилия глубоких разгибателей		• Отсутствие тонкого контроля подготовительного жеста, несовершенный силовой захват	• Вторичное когти (Ford, 1986)
Специализация львиной игрушки – предположительно пинцетный захват – (I+V) против (II+III+IV)	• Синдактилия II-IV с единым базальным кольцом. • Четко выражена только одна продольная линия (облегчает сворачивание ладони желобком)		• Крайне удлиненная пясть		• Добывание корма из узких щелей (Stafford, 1996)
Специализация схизодактильных широконосовых	• Поперечная складка ладони становится трехпальцевой (III-V) линией. • Увеличивается проем между пальцами II и III	• Тенденция к объединенному контролю пальцев I и II через раздвоенное сухожилие разгибателя I пальца	• Тенденция к удлинению I пальца по отношению к ладони		
Специализация капуцинов	• Набор складок ладони как у узконосовых – тенарная линия и поперечная обезьянья (от базового набора	• Самый дифференцированный для широконосовых контроль пальцев глубокими			• Способность использовать указательный жест и ложное противопоставление

	широконосых отличается сглаживанием продольных линий)	разгибателями			I пальца (Данилова, 1979)
Специализация узконосых	• Редукция продольных линий и (при удлинённой ладони) удвоение поперечной обезьяньей линии		• Укорочение всех пальцев по отношению к ладони	• Совершенствование истинного противопоставления I пальца и силового захвата между пальцами II-V и ладонью	
Конвергенция брахиаторов (коат и гиббонов)	• Сохранение тенарной линии даже при редукции первого пальца		• Укорочение I пальца главным образом за счёт фаланг • Унификация пропорций длины других пальцев и ладони		• Крюкообразный захват между концами и основаниями пальцев II-V (Napier, 1960)
Специализация человека	• Распадение поперечной четырехпальцевой линии на две (показательную и трехпальцевую линии) – последняя помогает сгибать только пальцы III-V при использовании указательного жеста	• Поверхностный сгибатель, отдельно управляющий пальцами, гипертрофирован и вытеснил общий глубокий сгибатель с плечевой кости. • Глубокий разгибатель обслуживает только I, II и V пальцы	• Удлинение I пальца по отношению к ладони		• Самое совершенное противопоставление I пальца для точного захвата между пальцевыми подушечками I и II пальцев (Napier, 1960)

Таблица 4. Важнейшие пункты сценария эволюции хватательной функции у приматов по результатам наших исследований рельефа ладони, миологии, остеологии на собственном и литературном материале.

ВЫВОДЫ

1. В морфологии руки широконосых обезьян выявлены "очаги" наибольшего морфологического разнообразия: (1) рисунок сгибательных линий на ладони и (2) набор головок и сухожилий глубокого разгибателя и поверхностного сгибателя пальцев. Наблюдается соответствие морфологических вариантов этих структур с типами хватательной специализации их обладателей.
2. Основные сгибательные линии ладони адекватно отражают "группы сцепления пальцев" и служат полезными внешними маркерами различных направлений специализации руки к захвату объектов. У широконосых обезьян выше разнообразие способов захвата, чем у узконосых, что отражено в разнообразии ладонных линий.
3. Подготовительный жест перед захватом зависит не только от нервного контроля, но и от морфологии мышечного обеспечения пальцев. Точность этого жеста обеспечивается в первую очередь глубоким разгибателем и поверхностным сгибателем – двумя крупнейшими мышцами, обслуживающими пальцы отдельно.
4. Вариативность глубокого разгибателя пальцев имеет два направления: деление брюшек и ветвление сухожилий. Первое отражает возможность тонкого контроля пальцев при формировании подготовительного жеста, второе – общий контроль над пальцами для захвата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность за помощь в постановке цели и задач исследования и постоянное внимание к работе научному руководителю А. Н. Кузнецову. За ценные советы, помощь на всех этапах исследования и в оформлении работы А. А. Панютиной. А также сотрудникам, студентам и аспирантам лаборатории эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова Биологического ф-та МГУ, за помощь и поддержку в апробации работы.

Материал, послуживший основой данной работы был любезно предоставлен кафедрой антропологии МГУ, Государственным Дарвиновским Музеем, Музеем Антропологии МГУ, Зоологическим музеем МГУ им. Ломоносова и Зоологическим Институтом РАН. Автор выражает благодарность сотрудникам этих организаций С. Б. Боруцкой, А. А. Лисовскому, Е. В. Оболенской, Д. Ю. Милосердову, М. В. Саблину, О. В. Жеребцовой и А. А. Евтееву за помощь в получении материала и создание комфортных условий для проведения исследований:.

За возможность проведения наблюдений и экспериментов с животными автор выражает благодарность заведующей Экспериментальным отделом мелких млекопитающих Московского зоопарка О. Г. Ильченко, а также С. Р. Сапожниковой и другим сотрудникам отдела, оказавшим помощь в проведении экспериментальных исследований.

За предоставленный фото- и видеоматериал для работы автор благодарит сотрудника Московского зоопарка Н. В. Карпова, сотрудников зоопарка г. Ростов на Дону и сотрудника Парка птиц "Воробыи" Д. Назаренко.

Отдельно хотелось бы выразить благодарность И. А. Колмановскому за внимательное изучение работы и ценные советы, которые помогли осмыслить полученные результаты под новым углом зрения.

За ценные советы, моральную поддержку и помощь в оформлении и апробации работы автор выражает благодарность сотрудникам Ботанического сада МГУ Е. Е. Мжельской, Т. В. Карпиковой, Е. В. Каплун, Е. С. Романовой, И. О. Филатовой, А. В. Раппопорту, С. В. Купцову, а также за моральную поддержку и вдохновение Г. Ю. Новиковой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ackermann R. R. 2003. / Ackermann R. R. (ed) A Comparative Primate Dissection Guide. Dissection Manual. Электронный ресурс:
<http://web.uct.ac.za/depts/age/people/dissect.pdf>
- Albright J. A., Linburg R. M. 1978. Common variations of the radial wrist extensors. // The Journal of Hand Surgery V. 3. P. 134–138.
- Allen G. M. 1912. *Zaglossus*. / Memoirs of the Museum of Comparative Zoology. Harvard College. V. 40. P. 253–307.
- Ankel-Simons F. 2007. Postcranial Skeleton. / Primate Anatomy: An Introduction. Durham, North Carolina, USA. P. 335–365.
- Asano H. 1985. Hands: The Complete Book of Palmistry. Tokyo, Japan Pubns. Japan.
- Aversi-Ferreira T. A., Diogo R., Potau J. M., Bello G., Pastor J. F., Aziz M. A. 2010. Comparative Anatomical Study of the Forearm Extensor Muscles of *Cebus libidinosus*, Modern Humans, and Other Primates, With Comments on Primate Evolution, Phylogeny, and Manipulatory Behavior. // The Anatomical Record. V. 293(12). P. 2056–2070.
- Aziz M. A., Dunlap S. S. 1986. The Human Extensor Digitorum Profundus Muscle with Comments on the Evolution of the Primate Hand. // Primates. V. 27(3). P. 293–319.
- Bali R. S. 1994. Anthropology of Crease Morphogenesis: A Scientific Analysis. New Delhi, Concept Publishing Company, India.
- Barnard W. S. 1876. Observations on the membral musculation of *Simia satyrus* (Orang) and the comparative myology of man and the apes. P.
- Beattie J. 1927. The Anatomy of the Common Marmoset (*Hapale jacchus* Kuhl). // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 97(3). P. 593–718.
- Bergman R. A., Afifi A. K, Miyauchi R. 2000. Illustrated Encyclopedia of Human Anatomic Variation. Part I: Muscular System. Электронный ресурс:
<http://www.anatomyatlases.org>

- Bininda-Emonds O. R., Cardillo M., Jones K. E., MacPhee R. D., Beck R. M., Grenyer R., and Purvis A. 2007. The delayed rise of present-day mammals. // *Nature*. V. 446(7135). P. 507–512.
- Bishop A. 1962. Control of the hand in lower primates. // *Annals of the New York Academy of Sciences*. V. 102. P. 316–337.
- Boyer D. M., Yapuncich G. S., Chester S. G. B., Bloch J. I., Godinot M. 2013. Hands of early primates. // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 152. P. 33–78.
- Burmeister H., 1846. Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin, G. Reimer (ed), Germany.
- Cankur N. Ş., Özdemir S. T. 2003. Accessory slip of the extensor carpi radialis longus muscle. // *Gazi Medical Journal*. V.14. P. 197–199.
- Carrington R. E., Horrocks P., Hale White W. 1883. Abnormalities observed in the dissecting room of Guy's Hospital during the sessions 1880–1881 and 1881–1882. // *Guy's Hospital Reports*. V. 41. P. 57–81.
- Chakravarthi K. K. 2013. An additional extensor carpi radialis longus muscle and its clinical significance. // *International Journal of Bioassays*. India. P. 887–888.
- Chapman H. C. 1878. On the Structure of the Gorilla. / *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* V. 30. P. 385–394.
- Chauhan P., Kalra S., Jain S. K., Munjal S., Anurag A. 2011. Relationship between palmar skin creases and osseous anatomy – a radiological study identification. // *Journal of Morphological Science*. V. 28. P. 184–188.
- Čihák R. 1977. Differentiation and rejoining of muscular layers in the embryonic human hand. / *Birth defects original article series*. V. 13. P. 97–110.
- Čihák R. 1991. Phylogenetically Ancient Pattern in Ontogenesis of Limb Muscles. / *Developmental Patterning of the Vertebrate Limb*. Springer, US. P. 355–363.
- Claassen H., Wree A. 2002. Multiple variations in the region of mm. extensores carpi radialis longus and brevis. // *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*. V. 184(5). P. 489–491.
- Clark W. E. 1924. The Myology of the Tree-Shrew (*Tupaia minor*). // *Journal of Zoology*. V. 94(2). P. 461–497.

- Deniker J. 1885. Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes, foetus de gorille et de gibbon. // Archives de zoologie expérimentale et générale. V. 3. P. 1–265.
- Diogo R., Richmond B. G., Wood B. 2012. Evolution and homologies of primate and modern human hand and forearm muscles, with notes on thumb movements and tool use. // Journal of Human Evolution. T. 63(1). P. 64–78.
- Diogo Rui, Wood Bernard. 2012. Comparative Anatomy and Phylogeny of Primate Muscles and Human Evolution. Oxford, Taylor & Francis, UK.
- Duckworth W. L. H. 1904. Studies from the Anthropological Laboratory: The Anatomy School. Cambridge, University Press, UK.
- Dunlap S. S., Thorington R. W. Jr., Aziz M. A. 1985. Forelimb Anatomy of New World Monkeys: Myology and the Interpretation of Primitive Anthropoid Models. // American Journal of Physical Anthropology. V. 68(4). P. 499–517.
- Elliot D., Khandwala A. R., Kulkarni M. 1999. Anomalies of the flexor digitorum superficialis muscle. // Journal of Hand Surgery. V. 24(5). P. 570–574.
- Ford S. M. 1986. Comment on the evolution of claw-like nails in callitrichids (marmosets/tamarins) // American Journal of Physical Anthropology. V. 70(1). P. 25–26.
- Fragaszy D. M., Crast J. 2016. Functions of the hand in primates. / The Evolution of the Primate Hand. Springer, New York. P. 313–344.
- Frohse F., Frankel M. 1908. Die muskeln des menschlichen Armes. / Handbuchs der Anatomie des Menschen. Fischer, Jena. P. 160–161.
- Gambaryan P. P., Zhrebtsova O. V. 2014. Short muscles of the hand and foot in *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae) and some other rock-dwellers. // Russian Journal of Theriology. V. 13(2). P. 83–95.
- Gasser R. F. 1967. The development of the facial muscles in man. // American Journal of Anatomy. V. 120(2). P. 357–375.
- Gegenbauer C. 1887. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig, Germany.

- Geipel G. 1961. Die Vierfingerfurche bei afrikanischen und melanesischen Pygmäen im Vergleich mit Negern und Deutschen. // Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. V. 51. P. 339–345.
- Groves C. P. 2001. Primate Taxonomy. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Groves C. P. 2005. Order Primates. / Wilson D. E., Reeder D. M. (eds.). Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press. Baltimore. P. 111–184.
- Gräfenberg E. 1905. Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und der für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln des Unterarmes. // Anatomische Hefte. V. 30. P. 5–154.
- Gruber W. 1868. Über die Varietäten des musculus brachioradialis. // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg. St. Petersburg. V. 12. P. 277–287.
- Gümüşalan Y., Kalaycıoğlu A., Yazar F., Arifoğlu Y., Sinav A. 1997. Accessory Extensor carpi radialis Muscle and Interconnecting Muscular Bundle. // Acta Anatomica. Ankara, Turkey. V. 159. P. 57–60.
- Haines R. W. 1939. A revision of the extensor muscles of the forearm in tetrapods. // Journal of Anatomy. V. 73(2). P. 211–233.
- Handbook of Mammals of the World. 2013. V. 3. Primates. Lynx Edicions, Barcelona. Spain.
- Hershkovitz P. 1977. Living new world monkeys (*Platyrrhini*). University of Chicago Press, USA.
- Hill W. C. O. 1970. Primates Comparative Anatomy and Taxonomy. Cynopithecinae. V. 8. Edinburgh University Press, UK.
- Hill W. C. O. 1953. Primates Comparative Anatomy and Taxonomy: Strepsirrhini. V. 1. University Press. Edinburgh, UK.
- Hill W. C. O. 1957. Primates Comparative Anatomy and Taxonomy: Pithecoidea, Platyrrhini (Families Hapalidae and Callimiconidae). V. 3. University Press, Edinburgh, UK.

- Hill W. C. O. 1960. *Primates Comparative Anatomy and Taxonomy: Cebidae*. V, 4. Edinburgh, University Press, UK.
- Hill W. C. O. 1966. *Primates comparative anatomy and taxonomy, Catarrhini: Cercopithecoidea, Cercopithecinae*. V. 6. Edinburgh, University Press, UK.
- Hong M. K., Hong M. K. 2005. An uncommon form of the rare extensor carpi radialis accessories. // *Annals of Anatomy. Anatomischer Anzeiger*. V. 187(1). P. 89–92.
- Hooton E. A. 1947. *Up from the ape*. New York, Macmillan Co, USA.
- Horovitz I., Zardoya R., Meyer A. 1998. Platyrrhine systematics: a simultaneous analysis of molecular and morphological data. // *American Journal of Physical Anthropology*. 106(3). P. 261–281.
- <http://www.anatomyatlases.org/AnatomicVariants/AnatomyHP.shtml>
- Janecka J. E., Miller W., Pringle T. H., Wiens F., Zitzmann A., Helgen K. M., Springer M. S., Murphy W. J. 2007. Molecular and genomic data identify the closest living relative of primates. // *Science*. V. 318. P. 792–794.
- Jetti R., Nair V., Nair R. V., Mookambica R. V., Somayaj K. 2010. Variant insertion of extensor carpi radialis longus in a South Indian cadaver. // *International Journal of Anatomical Variations*. V. 3. P. 86–87.
- Jouffroy F.K., Lessertissier I. 1960. Les specializations anatomiques de la main chez les singes a progression suspendue. / *Mammalia*. V. 24.
- Jouffroy F. K. 1971. Musculature des membres. In *Traité de Zoologie*, XVI: 3 (Mammifères). Grassé P. P (ed), Paris, France. P. 1–475.
- Jouffroy F. K. 1962. La musculature des membres chez les Lémuriens de Madagascar: étude descriptive et comparative. *Muséum National d'Histoire Naturelle* (ed), France.
- Jouffroy F. K. 1975. Osteology and myology of the lemuriform postcranial skeleton. // *Lemur Biology*. Plenum. New York, USA. P. 149–192.
- Jouffroy F. K., Godinot M., Nakano Y. 1991. Biometrical characteristics of primate hands. // *Journal of Human Evolution*. V. 6(4). P.269–306.

- Kachlik D., Musil V., Baca V. 2015. Terminologia Anatomica after 17 years: Inconsistencies, mistakes and new proposals. // *Annals of Anatomy*. V. 201. P. 8–16.
- Kallner M. 1956. Die muskulatur und die funktion des schultergurtels und der vorderextremitat des orang-utans. / *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*. V 97. Leipzig, Germany. P. 554–665.
- Kaneff A. 1969. Sehr seltene Kombination von Muskelvarietiten der radialen und der dorsalen Muskelgruppen eines menschlichen Vorderarmes. // *Annals of Anatomy*. V. 125. P. 535–538.
- Kaneff A. 1980. Évolution morphologique des musculi extensores digitorum et abductor pollicis longus chez l'Homme. III. Évolution morphologique du m. extensor indicis chez l'homme, conclusion générale sur l'évolution morphologique des musculi extensores digitorum et abductor pollicis longus chez l'homme. / *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*. V.126. Leipzig, Germany. P. 774–815.
- Kaneff A., Cihak R. 1970. Modifications in the musculus extensor digitorum lateralis in phylogenesis and in human ontogenesis. // *Acta anatomica*. V. 77(4). P.583–604.
- Kaplan E. B., Taleisnik J. 1984 The wrist. / *Kaplan's functional and surgical anatomy of the hand*. Lippincott Company. Philadelphia. USA. P. 177–178.
- Kay R. F. 2015. Biogeography in deep time – What do phylogenetics, geology, and paleoclimate tell us about early platyrrhine evolution? // *Molecular phylogenetics and evolution*. V. 82. P. 358–374.
- Kesner M. H. 1986. The myology of the manus of microtine rodents. // *Journal of Zoology*. V. 210. P. 1–22.
- Khaledpour C., Schindelmeiser J. 1994. Atypical course of the rare accessory extensor carpi radialis muscle. // *Journal of Anatomy*. V. 184. P. 161–163.
- Kimura K. 1968. A Study of Palmar Crease in Ainus. // *Journal of the Anthropological Society of Nippon*. V. 76. P. 60–74.
- Kimura S. 1991. Embryologic development of flexion creases. / *Birth Defects: Original Article Series*. V. 27. P. 113–129.

- Kimura S., Kitagawa T. 1986. Embryological development of human palmar, plantar, and digital flexion creases. // *The Anatomical Record*. V. 216. P. 191–197.
- Kimura S., Schaumann B. A., Shiota K. 2002. Comparative investigations of human and rat dermatoglyphics: palmar, plantar and digital pads and flexion creases. // *Anatomical Science International*. V. 77. P. 34–46.
- Lacroix B., Wolff-Quenot M. J., Haffen K. 1984. Early human hand. // *Early Human Development*. V. 9. P. 127–136.
- Langdon-Down, R. L. 1909. Mongolian Imbecility. // *British Medical Journal*. P. 12–65.
- Lauth E. A. 1830. Varietes dans la distribution des muscles de l'homme. // *Mem. de la Soc. d'Histoire Naturelle de Strasbourg*. V. 1.
- Le Double A. F. 1897. *Traité des variations du système musculaire de l'homme: et de leur signification au point de vue de l'anthropologie zoologique*. V. 2. Schleicher frères, Paris.
- Le Gros Clark W. E. 1924. The Myology of the Tree-Shrew (*Tupaia minor*). // *Journal of Zoology*. V. 94(1). P. 461–497.
- Leche W. 1886. Über die Säugetiergattung *Galeopithecus*. // *Eine morphologische Untersuchung*. Kongl Sv. Vet-Akad Handlingar. V. 21(11). P. 1–92.
- Lewis O. J. 1989. *Functional morphology of the evolving hand and foot*. Clarendon Press. Oxford, UK.
- Lucae J. C. G. 1865. *Die Hand und der Fuss: ein Beitrag zur vergleichenden Osteologie der Menschen*. Christian Winter, Frankfurt.
- Mainland D. 1927. An Uncommon Abnormality of the Flexor Digitorum Sublimis Muscle. // *Journal of Anatomy*. V. 62(1). P. 86–89.
- Maiolino S. A., Kingston A. K., Lemelin P. 2016. Comparative and Functional Morphology of the Primate Hand Integument. // *The Evolution of the Primate Hand*. Springe. New York. P. 195–224.
- Martin R. 1928. *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden für Studieren, Ärzte und Forschungsreisende*. Band 3. Jena, Fischer (ed), Germany.

- Michilsens F., Vereecke E. E, D'Août K., Aerts P. 2009. Functional anatomy of the gibbon forelimb: adaptations to a brachiating lifestyle. // *Journal of Anatomy*. V. 215. P. 335–354.
- http://meduniver.com/Medical/travmi/svoistva_kogi_na_kisti.html
- Midlo C., Cummins H. 1942. Palmar and plantar dermatoglyphics in primates. // *American Anatomical Memoirs*. V. 20. P. 1–198.
- Midlo C. 1934. Form of hand and foot in Primates. // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 19(3). P. 337–389.
- Miller R. A. 1943. Functional and morphological adaptations in the forelimbs of the slow lemurs. // *Developmental Dynamics*. V. 73(2). P. 153–183.
- Miller R. A. 1952. The musculature of *Pan paniscus*. // *American Journal of Anatomy*. V. 91. P. 182–232.
- Miner R. W. 1925. The pectoral limb of *Eryops* and other primitive tetrapods. // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 51. P. 1875–1955.
- Mittermeier R. A. 1978. Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. // *Folia Primatologica*. V. 30(3). P. 161–193.
- Murie J., Mivart St. G. 1872. On the anatomy of the Lemuroidea. // *Transactions of the Zoological Society of London, UK*. V.7. P.1–113.
- Napier J. R. 1956. The prehensile movements of the human hand. // *Bone & Joint Journal*. V.38. P. 902–913.
- Napier J. R. 1961. Prehensility and opposability in the hands of primates. // *Symposia of the Zoological Society of London*. V. 5. P. 115–132.
- Napier J. R. 1960. Studies of the hand of living primates. // *Proceedings of the Zoological Society of London*. V. 134(4). P. 647–657.
- Napier J. R. 1980. *Hands*. Princeton University Press, USA.
- Nayak S. R., Krishnamurthy A., Prabhu L. V., Rai R., Ranade A. V., Madhyastha S. 2008. Anatomical variation of radial wrist extensor muscles: a study in cadavers. // *Clinics*. V. 63(1). P. 85–90.
- Nomina anatomica veterinaria, Fifth Edition. 2012. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature.

- Panyutina A. A., Korzun, L. P., Kuznetsov, A. N. 2015. Flight of mammals: from terrestrial limbs to wings. Springer.
- Park J. S., Shin D. S., Jung W., Chung M. S. 2010. Improved analysis of palm creases. // *Anatomy & Cell Biology*. V. 43. P. 169–177.
- Patterson E. L. 1942. The myology of *Rhinopithecus roxellanae* and *Cynopithecus niger*. // *Proceedings of the Zoological Society of London*, V. 112. P. 31–104.
- Pira A. 1913. Beiträge zur Anatomie des Gorilla, I, Das Extremitätenmuskelsystem. // *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*. V. 47. P. 309–354.
- Pocock R. I. 1917. The genera of Hapalidae (marmosets). // *Annals and Magazine of Natural History*. V. 20. P. 247–258.
- Popich G. A., Smith D. W. 1970. The genesis and significance of digital and palmar band creases: preliminary report. // *The Journal of Pediatrics*. V. 77. P. 1017–1023.
- Portius W. 1937. Beitrag zur Frage der Erbllichkeit der Vierfingerfurche. // *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, V. 3. P. 382–390.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- Rao M. K., Vollala V. R., Bhat S. M., Bolla S., Samuel V. P., Pamidi N. 2006. Four cases of variations in the forearm extensor musculature in a study of hundred limbs and review of literature. // *Indian Journal of Plastic Surgery*. V. 39. P. 141–147.
- Raven H. C. 1950. Regional anatomy of the Gorilla. / *The anatomy of the Gorilla* Columbia University Press. New York, USA. P. 15–188.
- Ray B., Saexena A., Nayak S., Pugazhendi B., Gayathri B. 2015. Morphometry and anatomical variations of flexor digitorum superficialis. // *Journal of Morphology*. V. 32(1). P. 8–11.
- Rodriguez-Nedenführ M., Vazquez T., Parkin I., Nearn L., Sañudo J. R. 2001. Incidence and morphology of the brachioradialis accessorius muscle. // *Journal of Anatomy*. V. 199. P. 353–355.
- Rosenberger A. L. 2011. Evolutionary morphology, Platyrrhine evolution, and systematics. // *The Anatomical Record*. V. 294(12). P. 1955–1974.

- Rylands A. B., Mittermeier R. A., Silva J. S. Jr. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. // International Zoo Yearbook. V. 46. P. 11–24.
- Schlaginhaufen O. 1905. Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. // Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. V. 33. P.577–671 and V. 34. P.1–125.
- Schneider H. 2000. The current status of the New World Monkey phylogeny. // Anals da Academia Brasileira de Ciências. V. 72(2). P. 165–172.
- Schneider H., Sampaio I. 2015. The systematics and evolution of New World primates. A review. // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 82. P. 348–357.
- Schön M. A. 1968. The muscular system of the red howling monkey. / Bulletin of the United States National Museum. V. 273(1). P. 1–185.
- Schultz A. H. 1936. Characters Common to Higher Primates and Characters Specific for Man. // The Quarterly Review of Biology. V. 11(3). P. 259–283.
- Schultz M. 1984. The forelimb of the Colobinae. In Comparative primate biology — systematics, evolution and anatomy. New York. V. 1. P. 559–661.
- Senft M. 1907. Myologie der vorderextremitaten von *Hapale jacchus*, *Cebus macrocephalus*, und *Ateles ater*. Unpublished PhD thesis, Bern: University of Bern, Switzerland.
- Sharma D. K., Sharma V. 2011. Prevalences of Simian, Sydney and Suwon Creases and their Association with Each Other, Body Sides, Handedness, Sex and Anomalies/Diseases/Syndromes in a Population of Central India. // International Journal of Morphology. V. 29. P. 1069–1075.
- Sherer D. M., Abramowicz J. S. 1991. Prenatal sonographic detection of simian crease at 15 weeks gestation. // Journal of Ultrasound in Medicine. V. 10. P. 298–299.
- Shetty P., Sirasanagandla S. R., Dsouza M. R. 2014. Possible entrapment of sensory branch of radial nerve by split brachioradialis tendon: an anatomical variation. // The Journal of Research in Health Sciences V. 4(6). P. 204–207.
- Shuttleworth G. E. 1909. Mongolian imbecility. // The British Medical Journal. P. 661–665.

- Shyamacharan S. T., Dayabati D. N. 2008. Palmar Crease Morphology: an Approach. // International Journal of Anthropology. V. 23. P. 51–59.
- Sidebotham, E. J. 1885. On the Myology of the Water-Opossum. // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 53. P. 6–22.
- Sirena S. 1871. Recerche sulla miologia del *Myctes fuscus*. // Giornale di Scienze Naturali ed Economiche di Palermo. Part I. Scienze naturali. V. 7. P. 164–244.
- Sonntag C. F. 1922. On the Myology and Classification of the Wombat, Koala, and Phalangers. // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 92(4). P. 863–896.
- Sonntag C. F. 1924. On the Anatomy, Physiology, and Pathology of the Orang-Outan. // Journal of Zoology. V. 94(2). P.349–450.
- Sonntag C. F. 1923. On the Anatomy, Physiology, and Pathology of the Chimpanzee. // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 93(2). P. 323–429.
- Spinner R. J, Spinner M. 1996. Superficial radial nerve compression at the elbow due to an accessory brachioradialis muscle: a case report. // The Journal of Hand Surgery (American Volume). V.21(3). P.369–372.
- Springer M. S., Meredith R. W., Gatesy J., Emerling C. A., Park J., Rabosky D. L., Stadler T., Steiner C., Ryder O. A., Janečka J. E., Fisher C. A., Murphy W. J. 2012. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. // PLoS ONE. V. 7(11). e49521.
- Stafford B. J., Rosenberger, A. L., Baker, A. J., Beck, B. B., Dietz, J. M., Kleiman, D. G. 1996. Locomotion of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). / In Adaptive Radiations of Neotropical Primates. Springer, US. P.111–132.
- Stein B. R. 1981. Comparative limb myology of two opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. // Journal of Morphology. V.169. P.113–140.
- Stephens N., Marques E., Livingston C. 2007. Anomalous flexor digitorum superficialis muscle belly presenting as a mass within the palm. // The Canadian Journal of Plastic Surgery. V. 15(1). P.44–46.

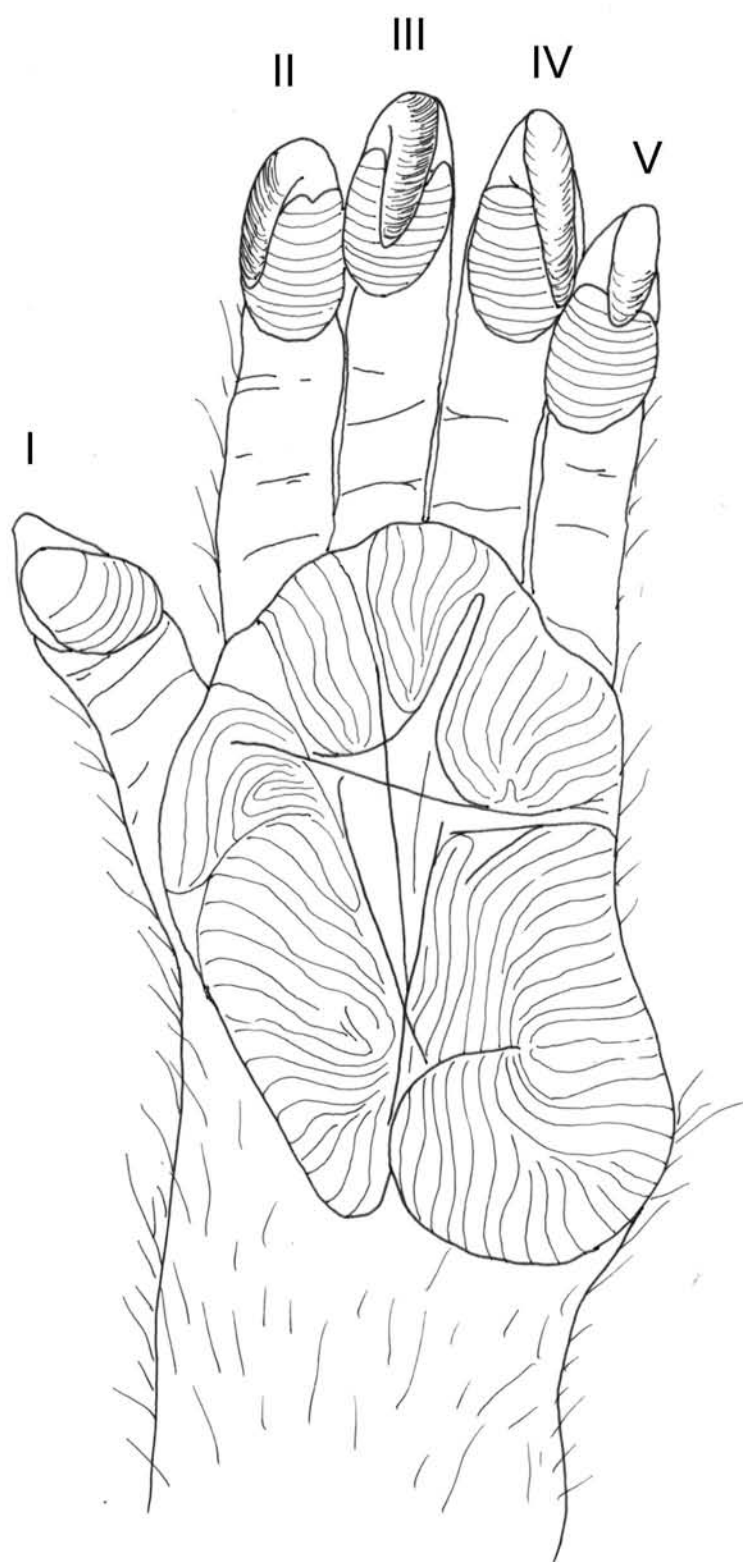
- Stevens C. A., Carey J. C., Shah M., Bagley G. P. 1988. Development of human palmar and digital flexion creases. // *Journal of Pediatrics*. V. 113. P.128–132.
- Stevens J. L., Deboran M. M., Edgerton V. R. 1977. Gross Anatomy of the Forelimb and Shoulder Girdle of the *Galago senegalensis*. // *Primates*. V. 18(2). P. 435-452.
- Straus W. L. 1941. The phylogeny of the human forearm extensors. // *Human Biology*. V. 13. P. 23–50.
- Straus W. L. 1942. The homologies of the forearm flexors: urodeles, lizards, mammals. // *American Journal of Anatomy*. V. 70. P. 281–316.
- Sullivan W. E., Osgood C. W. 1927. The musculature of the superior extremity of the orangutan, *Simia satyrus*. // *The Anatomical Record*. V. 35(3). P.193- 239.
- Susman R. L. 1994. Fossil evidence for early hominid tool use. // *Science*. V. 265. P. 1570–1573.
- Sutton J. B. 1883. On some points in the anatomy of the chimpanzee (*Anthropopithecus troglodytes*). // *Journal of Anatomy and Physiology*. V. 18. P. 66–85.
- Swindler D. R., Jenkins T. W., Weiss A. W. Jr. 1968. Fetal growth and development. / *Biology of the Howler Monkey (Alouatta caraya)*. Bibliotheca Primatologica. M.R. Malinow (Ed). New York, Karger, USA. P. 28–47.
- Swindler D. R., Wood C. D. 1973. An atlas of primate gross anatomy: baboon, chimpanzee, and man. Seattle: University of Washington Press, USA.
- Tillner I. 1953. Ueber die Vierfingerfurche und ihre Uebergangsformen, insbesondere bei Zwillingen. // *Acta Geneticae Medicae et Gemellologiae*. V. 3(1). P. 50–83.
- Turnquist J. G. 1983. Forelimb Musculature and Ligaments in *Ateles*, the Spider Monkey. // *Journal of Anatomy and Physiology. Anthropology*. V. 62(2). P. 209–226.
- Tuttle R. H. 1969. Quantitative and functional studies on the hands of the Anthropoidea—I, the Hominoidea. // *Journal of Morphology*. V. 128. P. 309–364.
- Vaughan T. A., Bateman, G. C. 1970. Functional morphology of the forelimb of mormoopid bats. // *Journal of Mammalogy*. V. 51(2). P. 217–235.
- Vavilov N. I. 1922. The law of homologous series in variation. // *Journal of Genetics*. V. 12. P. 47–89.

- Vichare N. A. 1970. Anomalous muscle belly of the flexor digitorum superficialis. Report of a case. // The Journal of Bone and Joint Surgery. V. 52(4). P. 757–759.
- Weninger M., Navratil L. 1957. Die Vierfingerfurche in atologische Betrachtung. // Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien. V. 87(1). P. 1–21.
- Westling C. 1889. Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. // Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Sweden. V. 15(3). P. 1–71.
- Wood J. 1867. On human muscular variations in their relation to comparative anatomy. // Journal of Anatomy and Physiology. V. 1. P. 44–59.
- Wood V. E. 1988. The extensor carpi radialis intermedius tendon. // The Journal of Hand Surgery. V. 13(2). P. 242–245.
- Würth A. 1937. Die Entstehung der Beugefurchen der menschlichen Hohlhand. // Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. V. 36. P. 187–214.
- Yamada T. K. 1995. Composite muscle structure found in m. flexor digitorum superficialis of slow lorries, *Nycticebus*. // Bulletin of the National Science Museum, Ser. A, Tokyo, Japan. V. 21(3). P. 189–201.
- Youlatos D. 1999. The Schizodactylous Grasp of the Howling Monkey. // Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. V. 82(2/3). P. 187–198
- Youlatos D. 2000. Functional anatomy of forelimb muscles in Guianan Atelines (*Platyrrhini*: Primates). // Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale. V. 21(4). P. 137–151.
- Young A. H. 1882. The Muscular Anatomy of the Koala (*Phascolarctos cinereus*): With Additional Notes. // Journal of Anatomy and Physiology. V. 16(2). P. 217–242.
- Ziemer L. K. 1972. An Atlas of the Skeleton and Musculature of the Shoulder, Arm, and Forearm of *Pithecia Monacha*. Unpublished MA Thesis. Johns Hopkins University, Baltimore.
- Воробьев В. П., Синельников Р. Д. 1946. Атлас анатомии человека. Т. 2. М.-Л., Медгиз.
- Боруцкая С. Б. 1996. Этологический и морфологический анализ локомоции приматов (в связи с проблемой происхождения бипедии гоминид). Дис. канд. биол. наук. М., МГУ.

- Вильямовская М. И. 1955. Сгибательные борозды кисти и стопы человека в их развитии, возрастных изменениях и сравнении с приматами. Дис. канд. биол. наук. Ленинград.
- Гладкова Т. Д. 1966. Кожные узоры кисти и стопы обезьян и человека. Наука.
- Гремяцкий М. А. 1933. Нервно-мышечный аппарат передних конечностей *Harale jacchus* Kuhl. // Антропол. Журнал. №1-2. С. 201–215.
- Гуртовой Н. Н., Держинский Ф. Я. 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие: Учеб. пособие для биол. Спец. Вузов. М., Высш. шк.
- Данилова Е. И. 1979. Эволюция руки. Киев, Вища школа, Головное изд-во.
- Дерягина М. А. 1986. Манипуляционная активность приматов (Этологический анализ в связи с проблемами антропогенеза). // Московское. общество испытателей природы, Т.109.
- Дерягина М. А. 1997. Эволюция поведения приматов: Автореф. дис. доктора биол. наук. М.
- Жеденов В. П. 1962. Сравнительная анатомия приматов (включая человека). Высшая школа.
- Звягинцева Т. Д. (Лабунина). 1940. Папиллярные узоры стопы и кисти у *Pario* и *Masacus*. / Сборник научных студенческих работ МГУ. Физиология-Антропология, Вып. XIII. С.19–37.
- Манзий С. Ф., Мороз В. Ф. 1978. Морфо-функциональный анализ грудных конечностей млекопитающих. Наук. Думка, Киев.
- Машкара К. И. 1955. Влияние профессиональной нагрузки на строение трубчатых костей и кисти рабочих некоторых профессиональных групп. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т.32 (3). С. 82–88.
- Новикова М. А. 2014. Графические способы представления морфологического материала на примере распределения сухожилий разгибателей пальцев у приматов. Актуальные вопросы антропологии. Минск, Вып. 9. С. 274–284.
- Панютина А. А. 2010. Морфо-функциональные предпосылки возникновения полета млекопитающих. Дис. канд. биол. наук. МГУ, М.

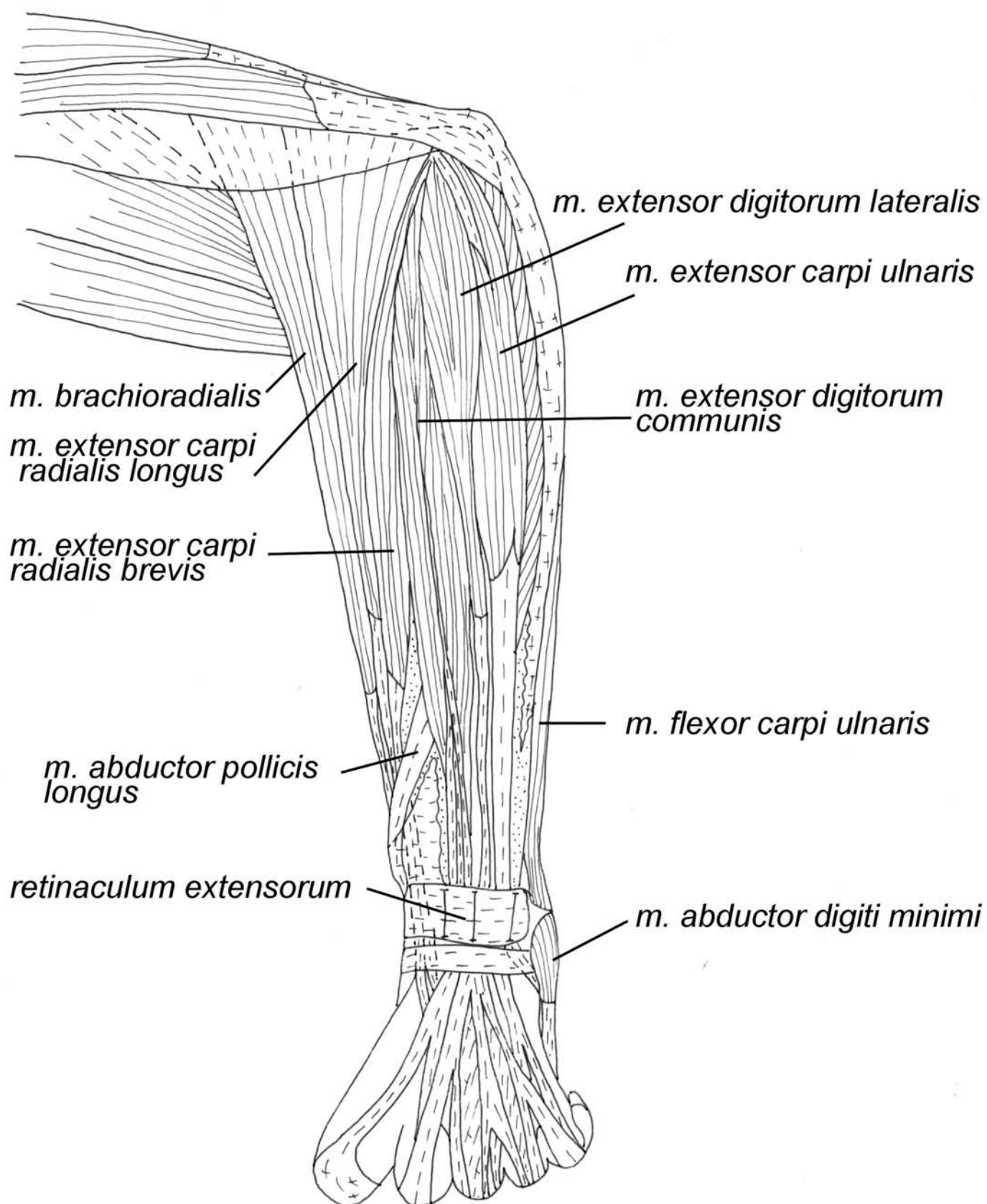
- Самсонов Б. П. 1953. Типы строения костно-мышечной системы конечностей у некоторых грызунов в связи с их различной функциональной деятельностью. Дис. канд. биол. наук.
- Симпсон Дж. Г. 1983. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. Мир, М.
- Синельников Р. Д., Синельников Я. Р. 1996. Мышцы и фасции верхней конечности. // Атлас анатомии человека. Медицина, М. Т. 1.
- Соловьева М. А. 2013. Локомоторный аппарат обыкновенной летяги (*Pteromys volans*): в поисках компромисса: курсовая работа. / М. А. Соловьева; ф-т биологический МГУ. М.
- Тегако Л. И. 2008. Научная хиромантия. Эксмо. М.
- Фридман Э. П. 2009. Моя энциклопедия приматов. Бослен, М.
- Хрисанфова Е. Н. 2005. Антропология: учебник. / Е. Н. Хрисанфова, И. В. Перевозчиков. Изд-во Моск. ун-та, Наука, М.
- Юровская В. З. 1973. "Брахииаторная проблема" в свете некоторых данных по сравнительной анатомии приматов. // Вопросы антропологии. Вып. 44. С.59-74.
- Юровская В. З. 1974. Обоснование брахиаторной теории происхождения человека. // Вопросы антропологии. Вып. 47. С. 74-86.

Приложение 1. Рисунки мускулатуры исследованных животных
Cebuella pygmaea

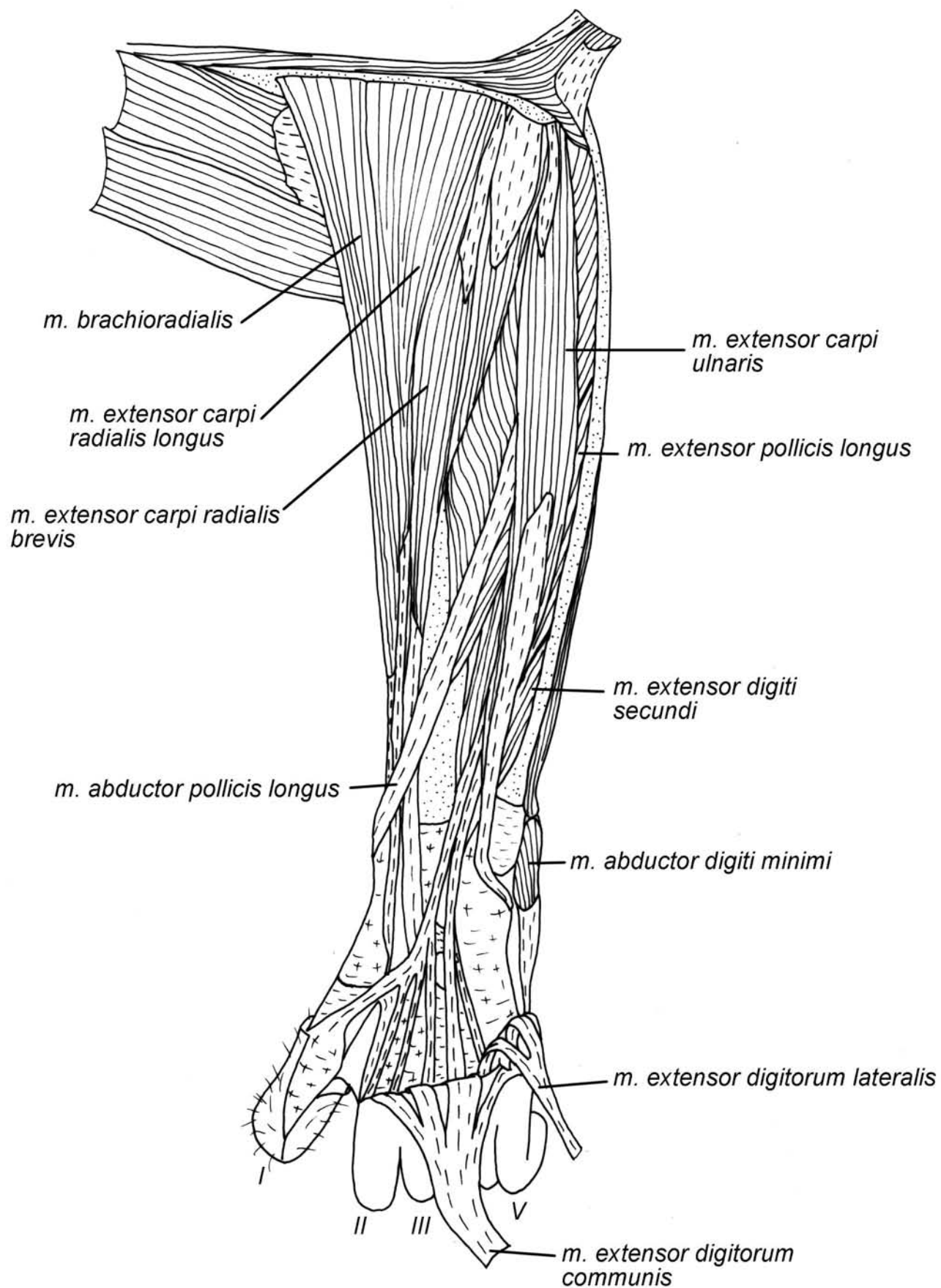


Ладонь *Cebuella pygmaea*

Cebuella pygmaea

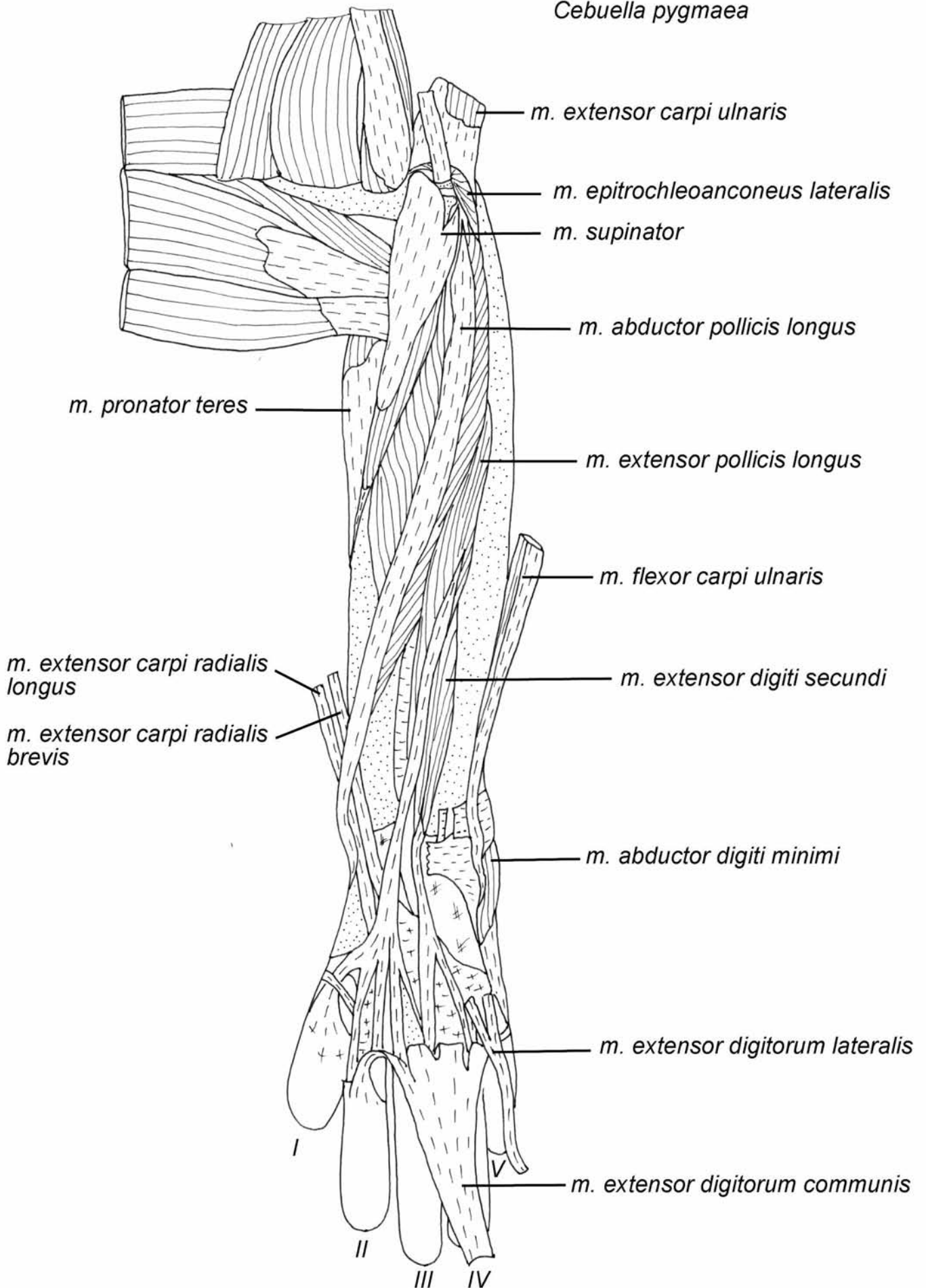


Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Cebuella pygmaea*



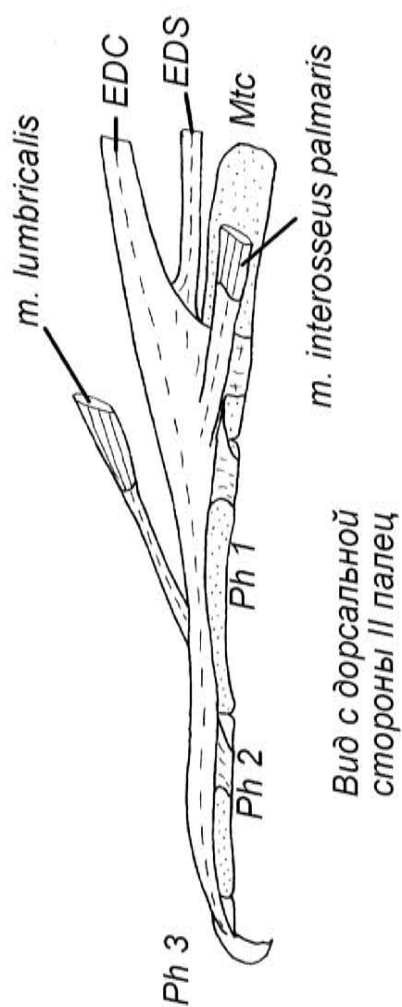
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Cebuella pygmaea*

Cebuella pygmaea

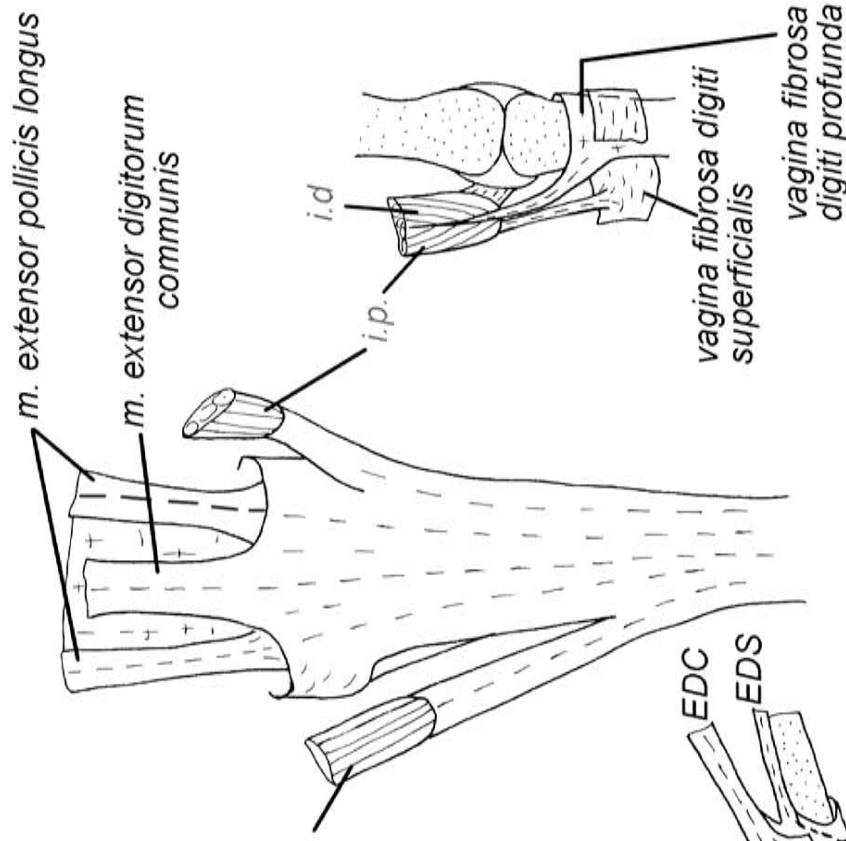


Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Cebuella pygmaea*

Вид с медиальной стороны II палец

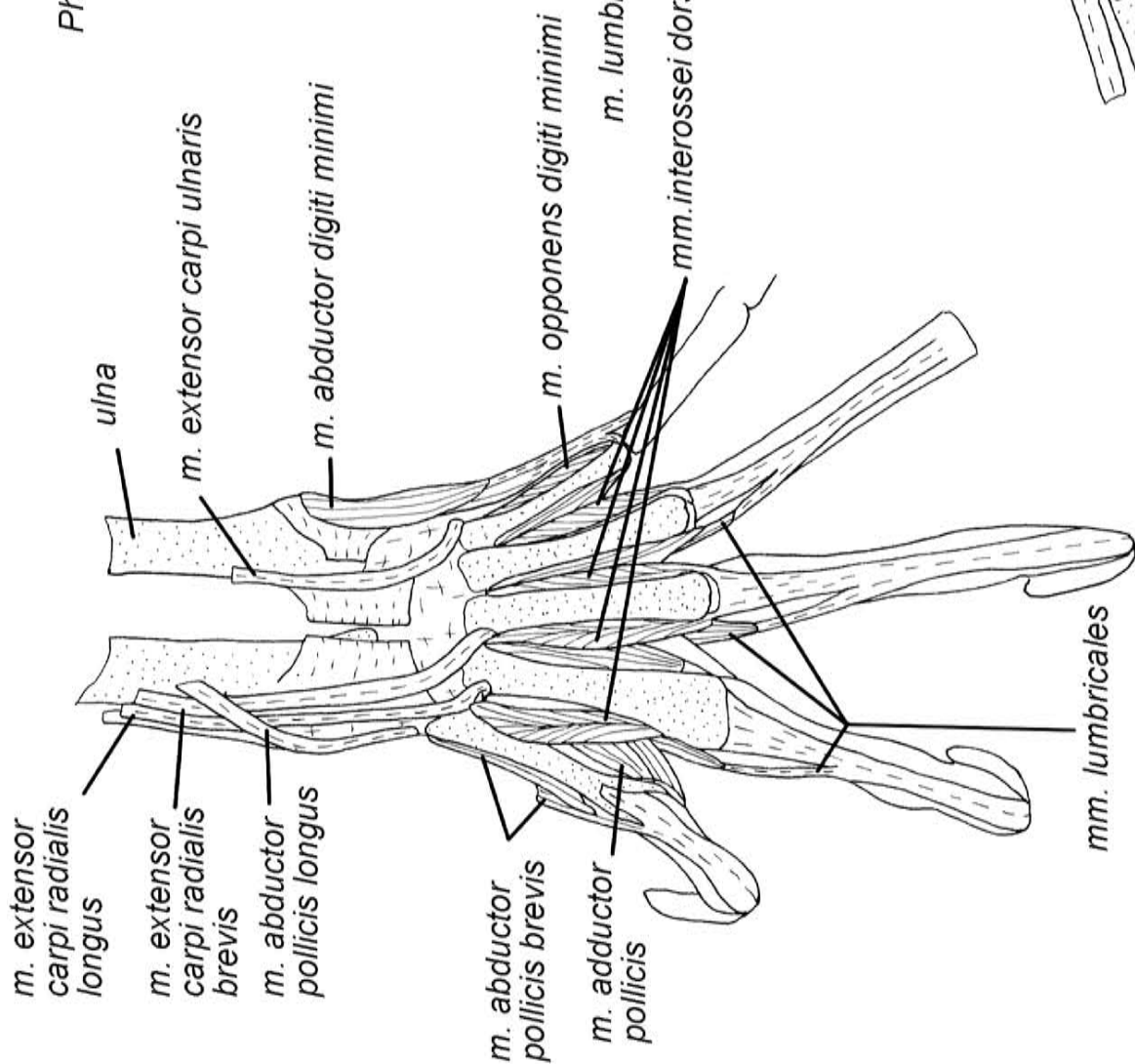


Вид с дорсальной стороны II палец



i.d. - *mm. interossei dorsales*
i.p. - *mm. interossei palmares*

Cebuella pygmaea



vagina fibrosa digiti

Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Cebuella pygmaea*

Cebuella pygmaea

m. epitrochleoanconeus medialis

m. flexor carpi ulnaris

m. flexor carpi radialis

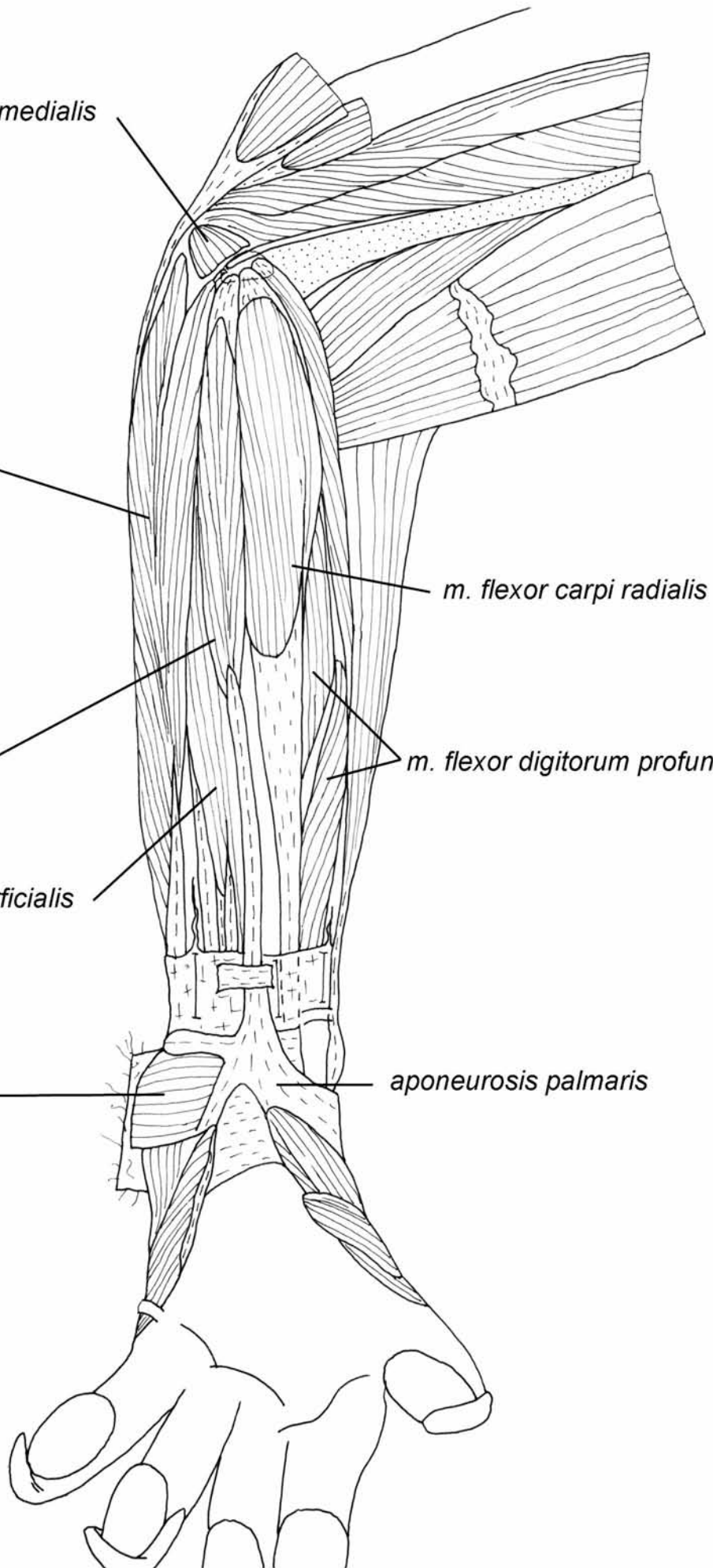
m. palmaris longus

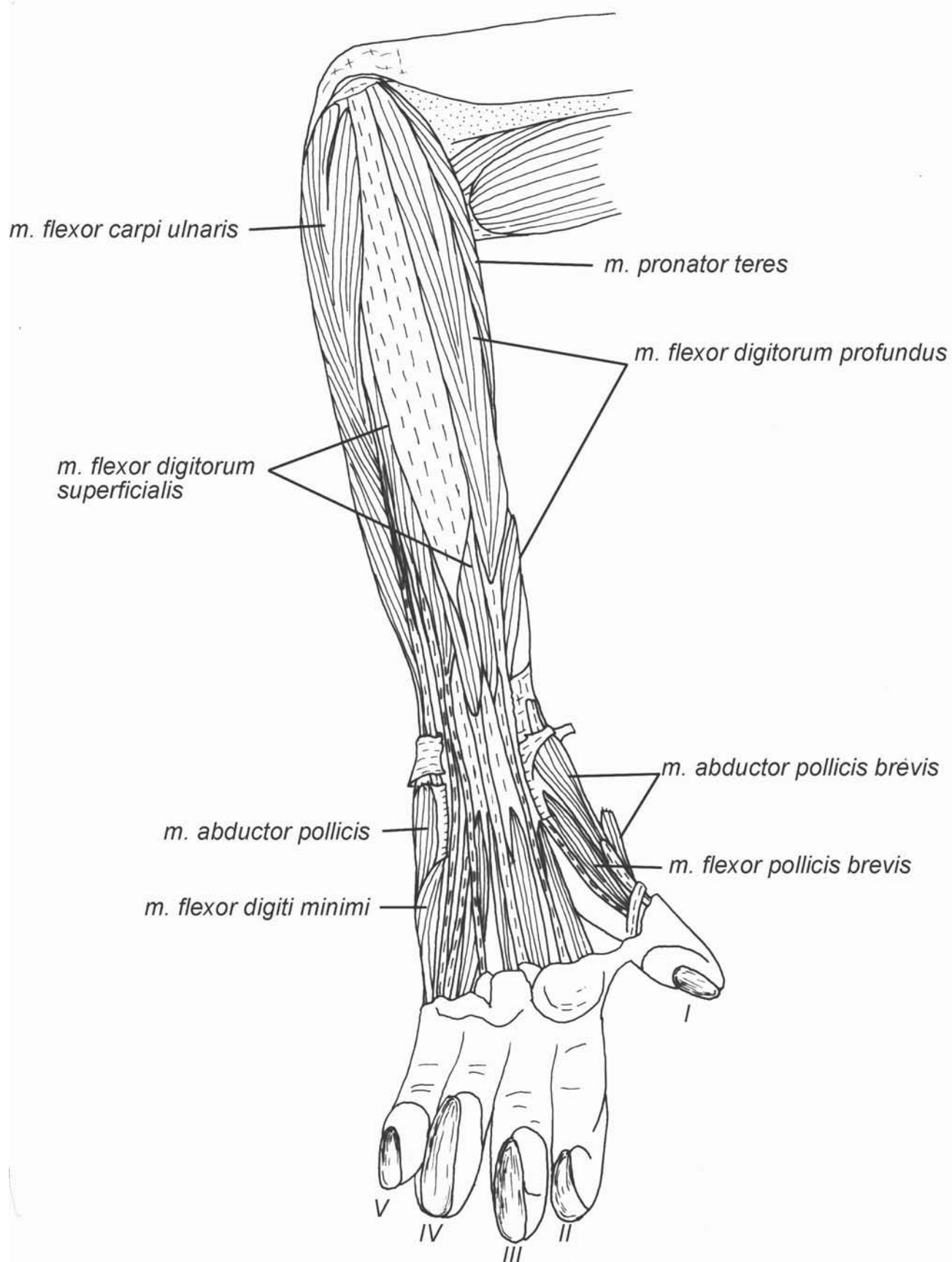
m. flexor digitorum profundus

m. flexor digitorum superficialis

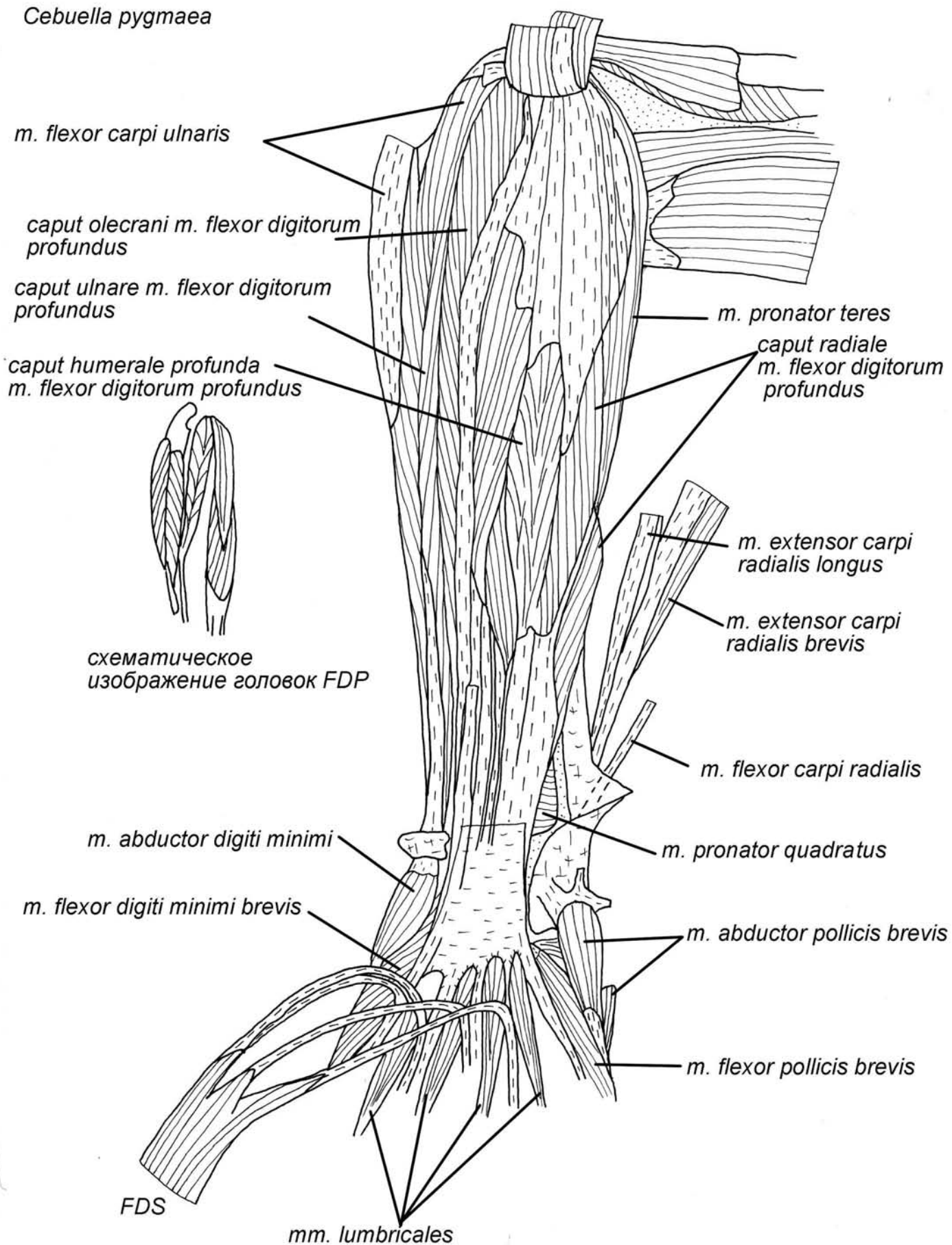
m. palmaris brevis

aponeurosis palmaris

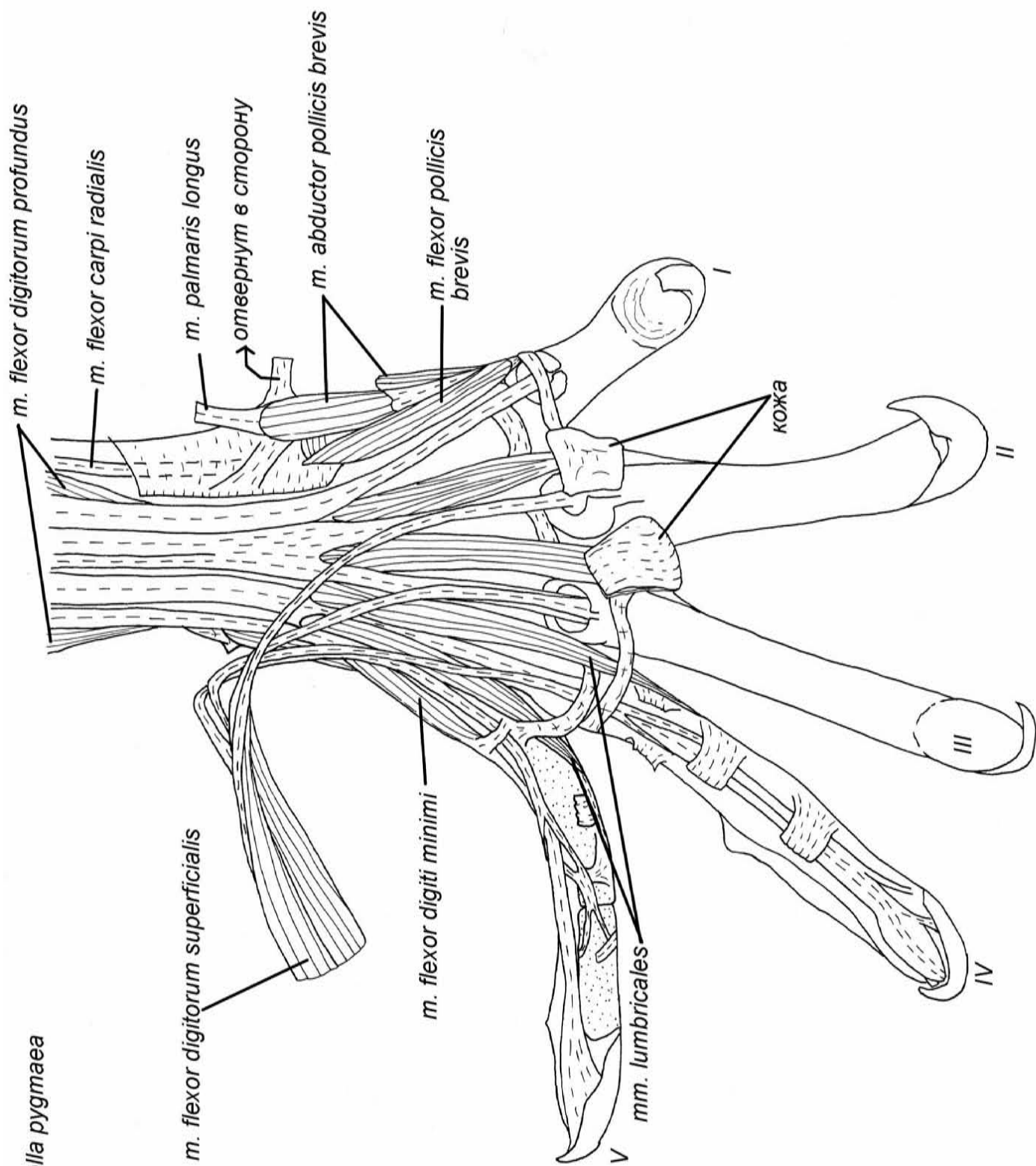


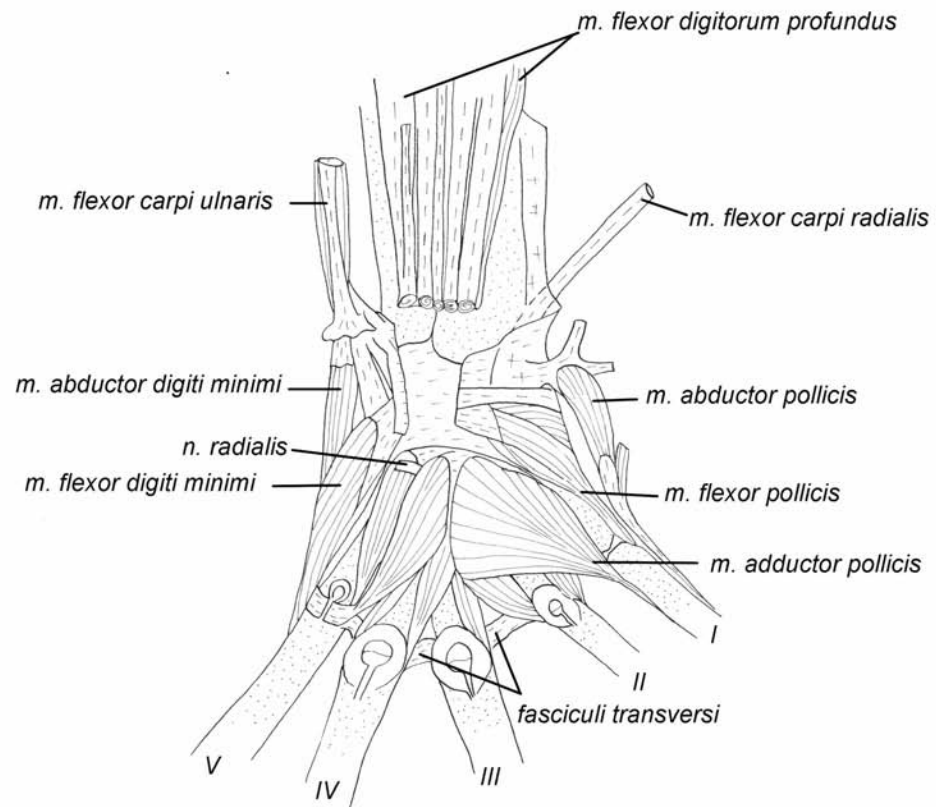


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Cebuella pygmaea*



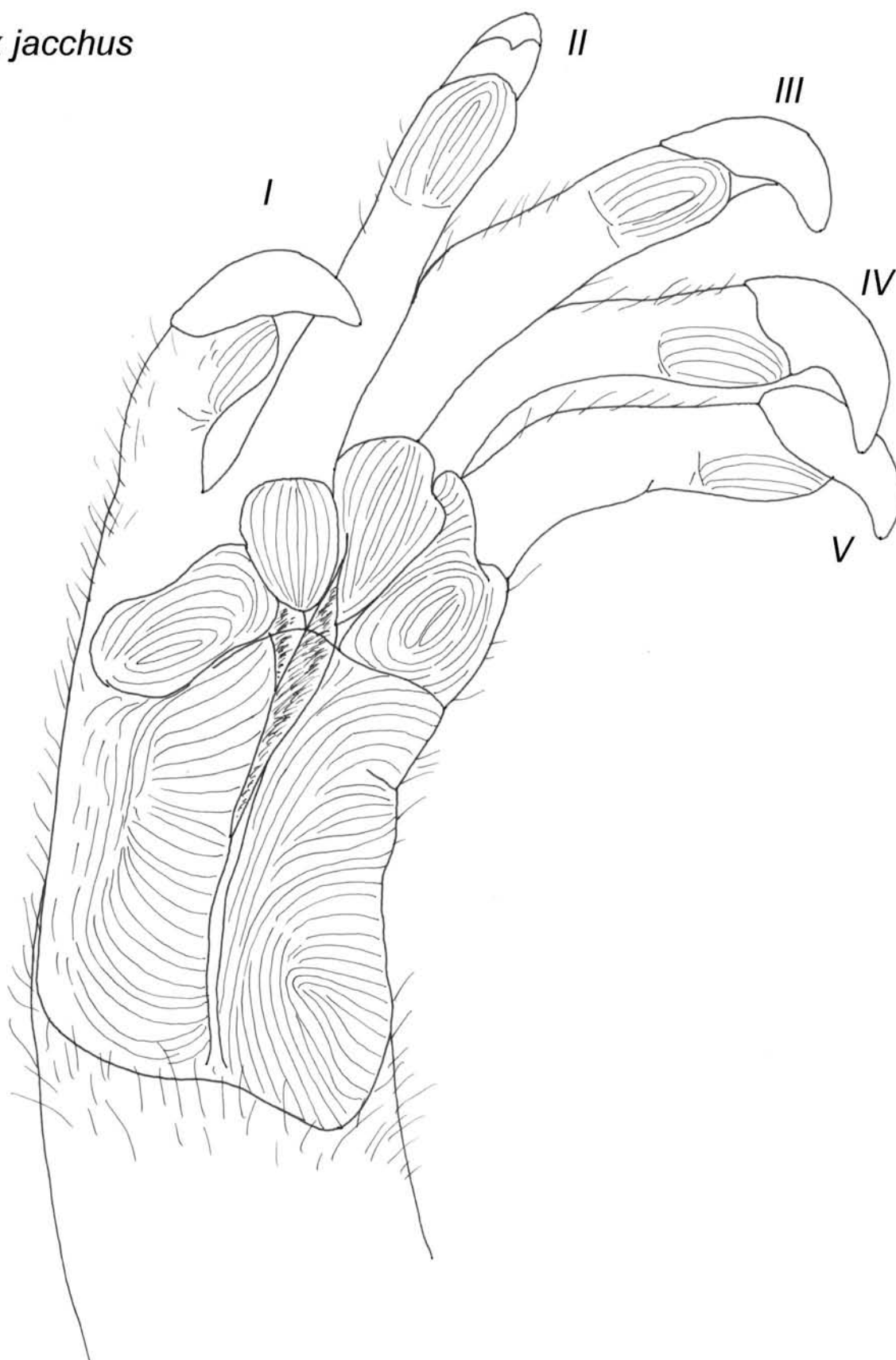
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Cebuella pygmaea*





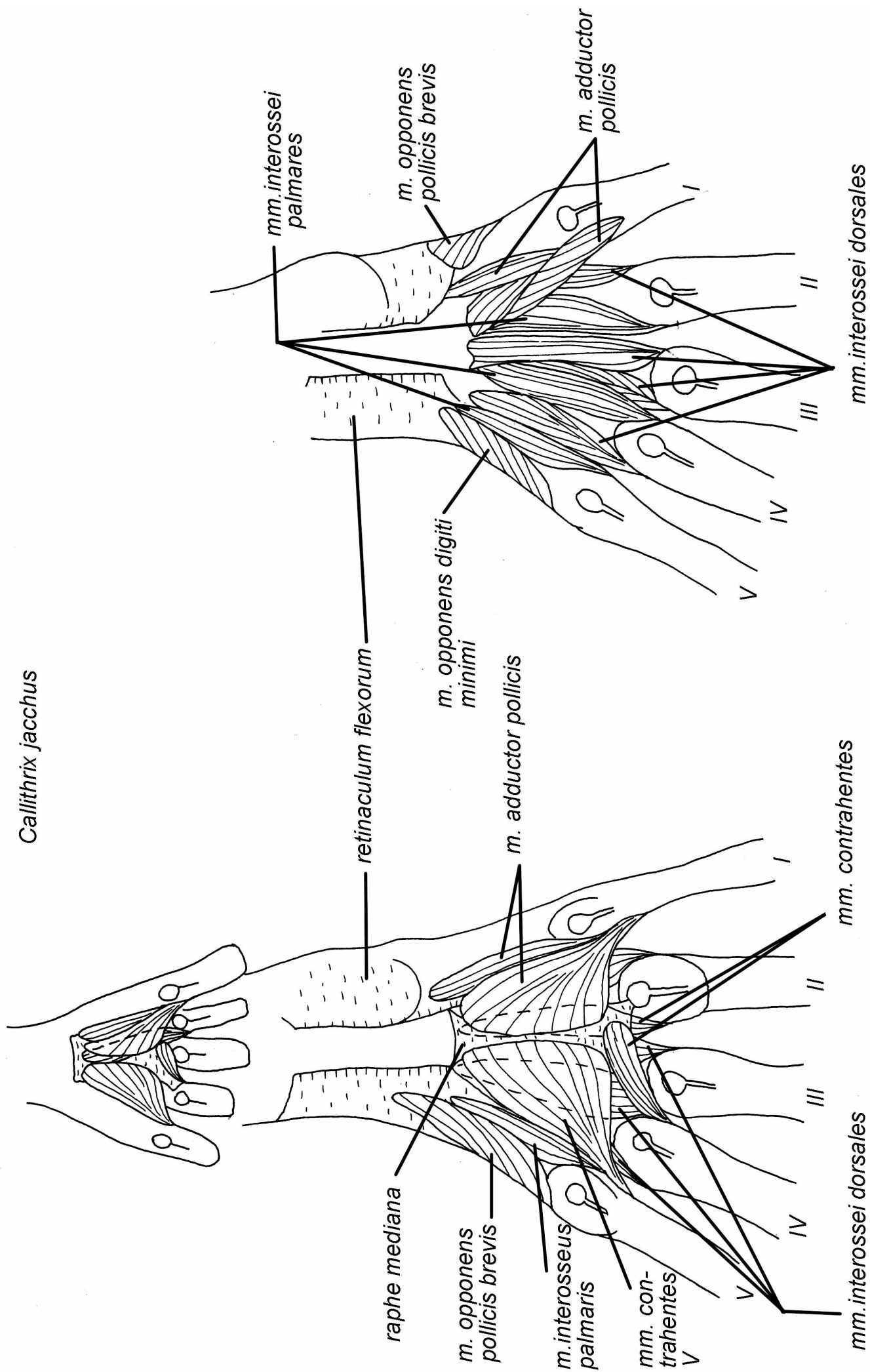
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cebuella pygmaea*

Callithrix jacchus



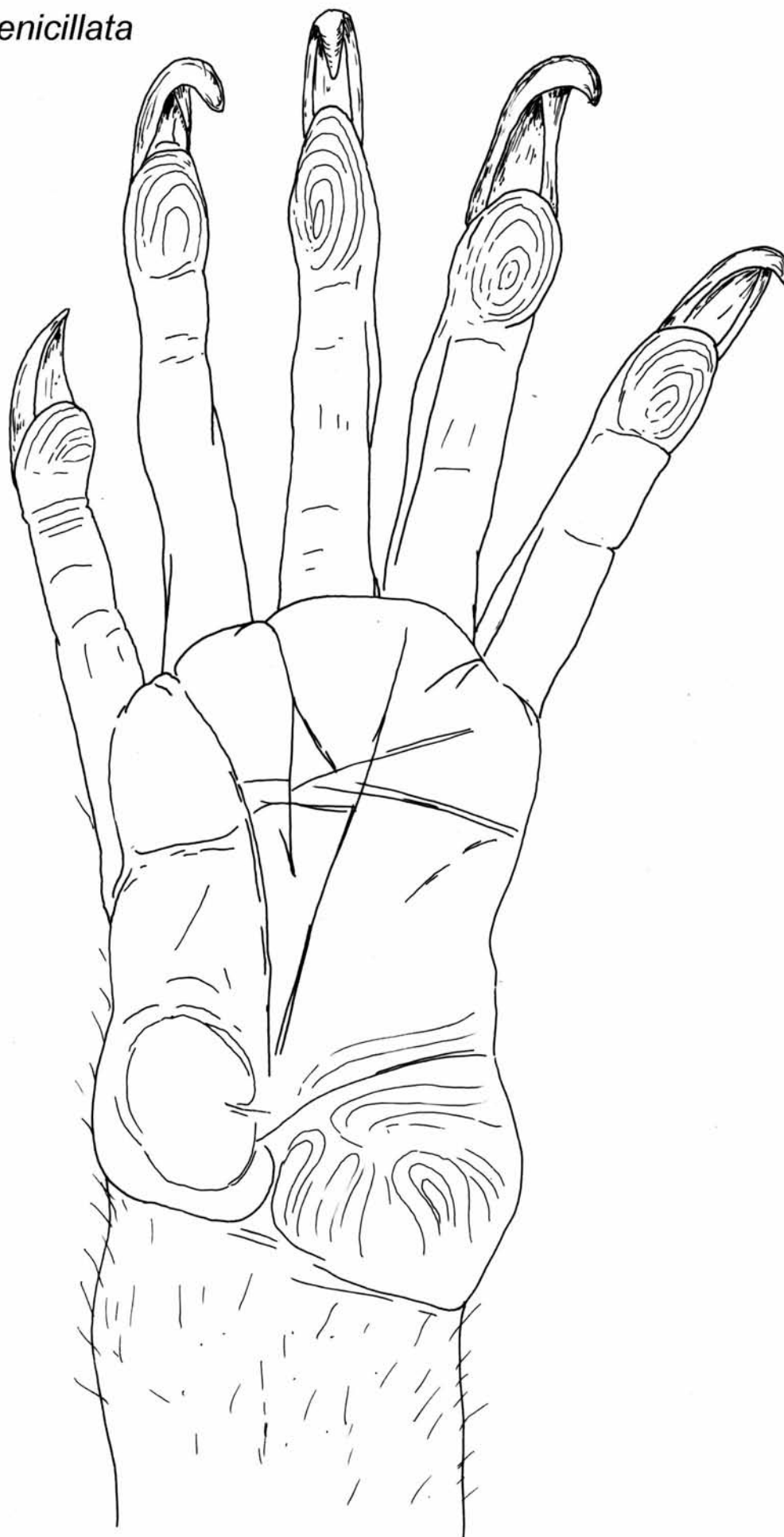
Ладонь *Callithrix jacchus*

Callithrix jacchus

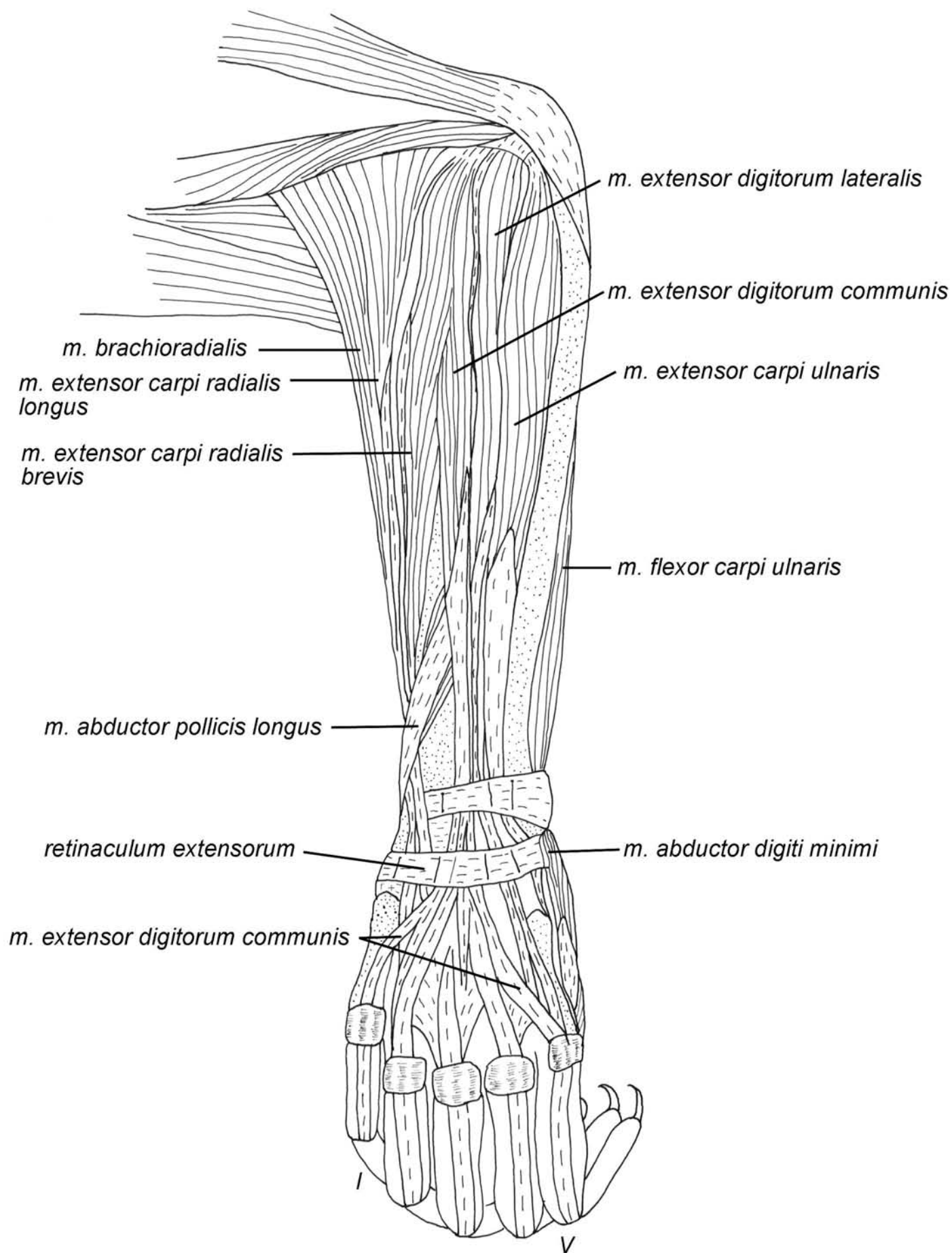


Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Callithrix jacchus*

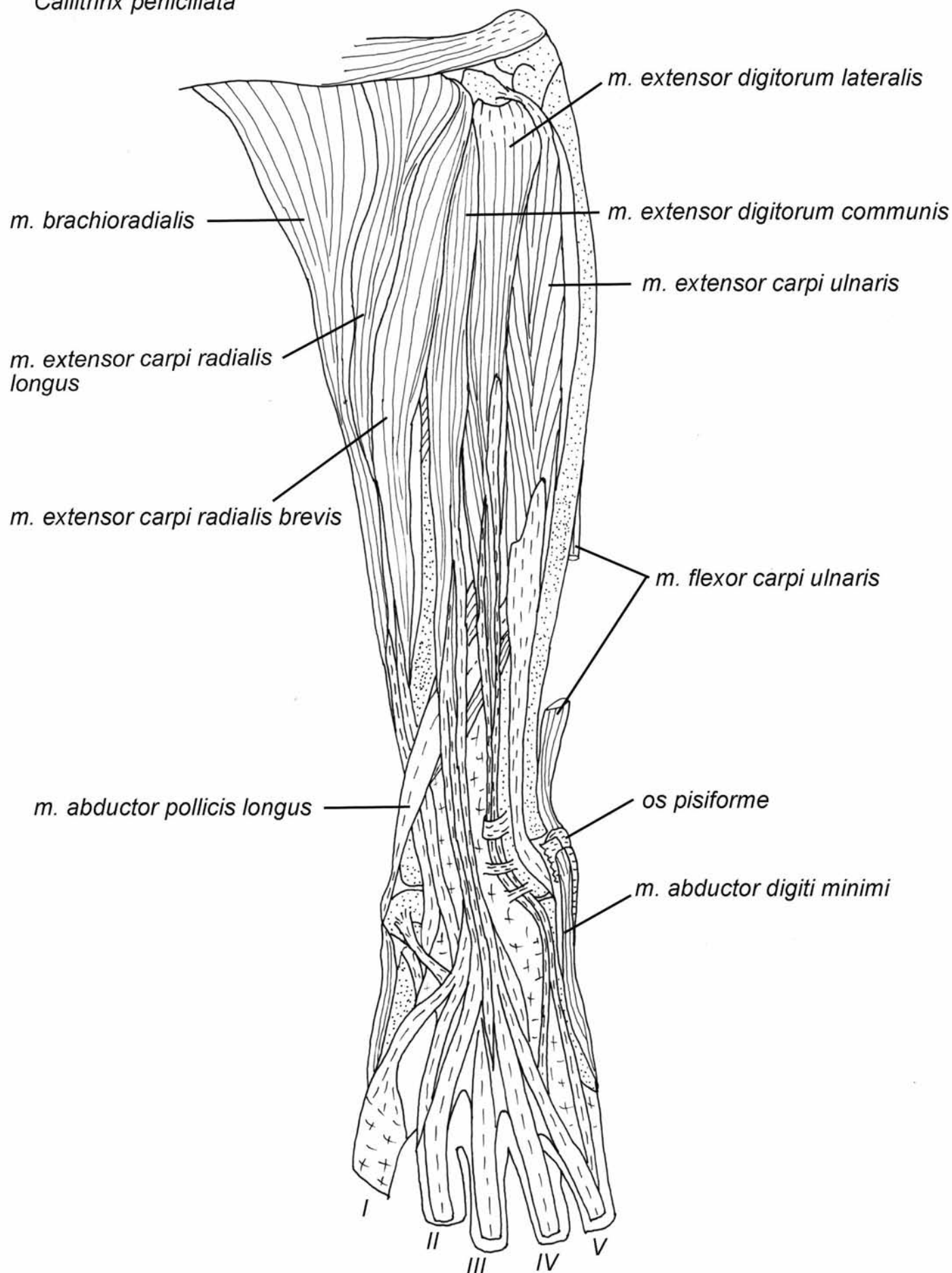
Callithrix penicillata



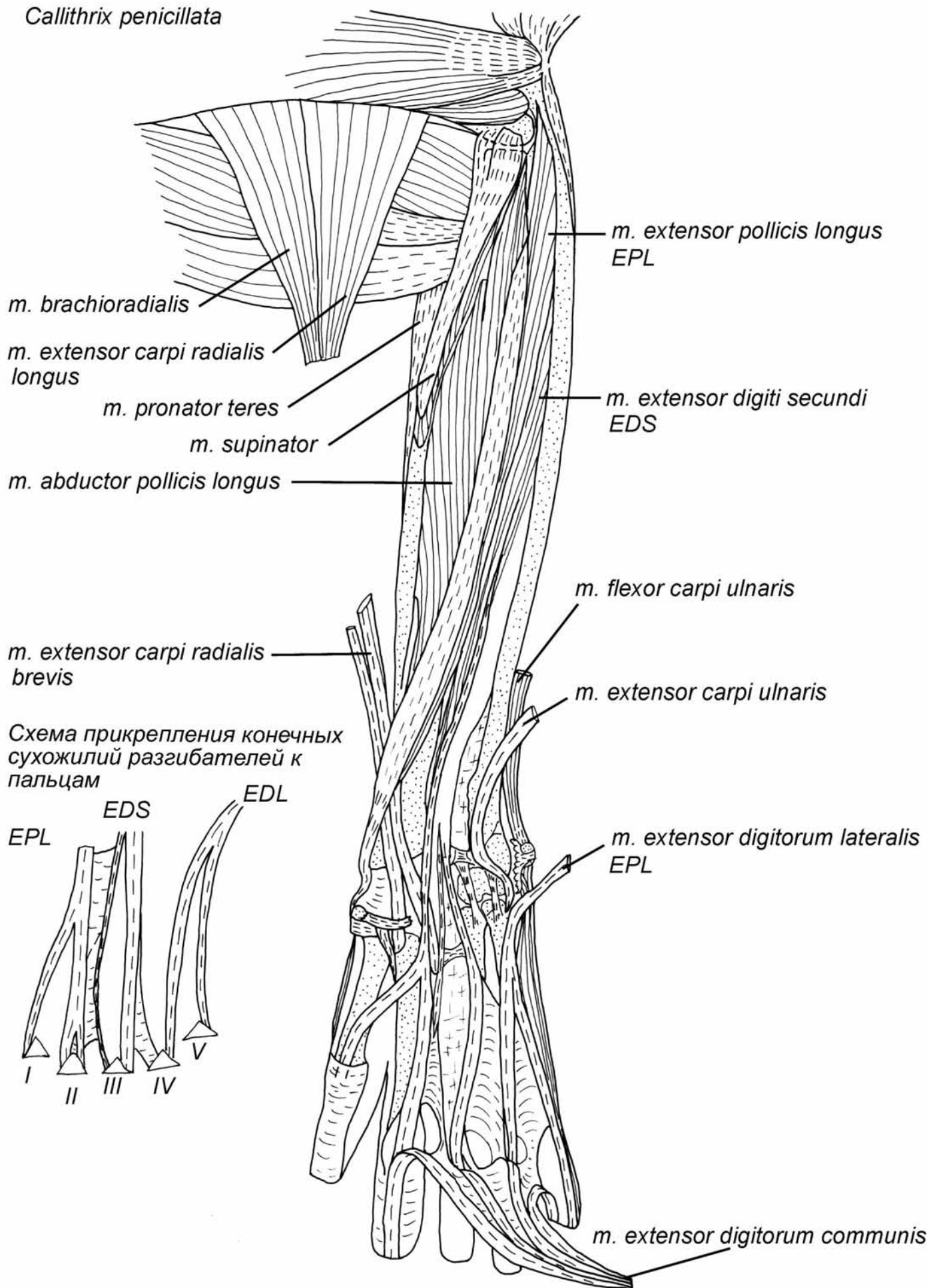
Ладонь *Callithrix penicillata*



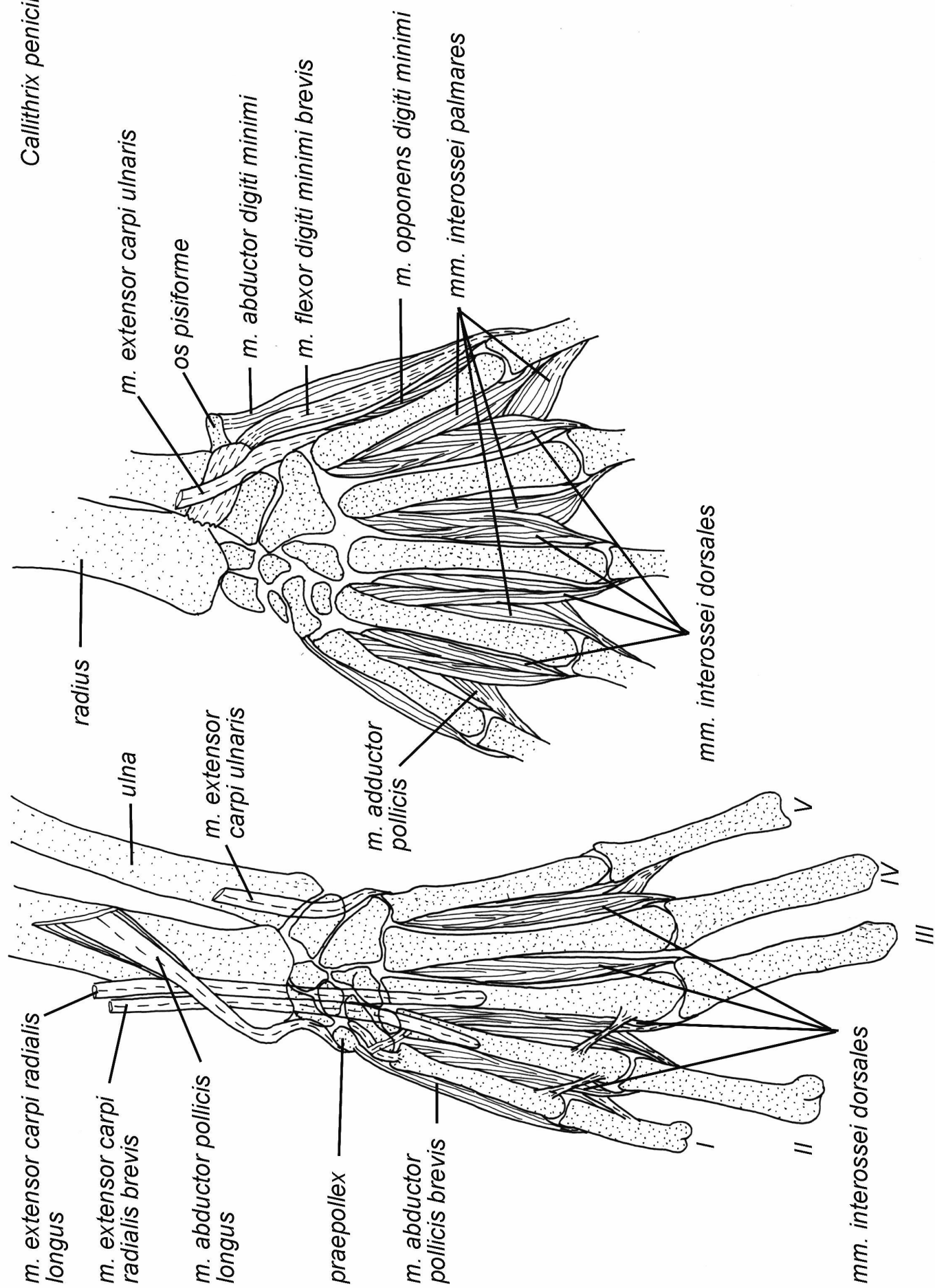
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Callithrix penicillata*



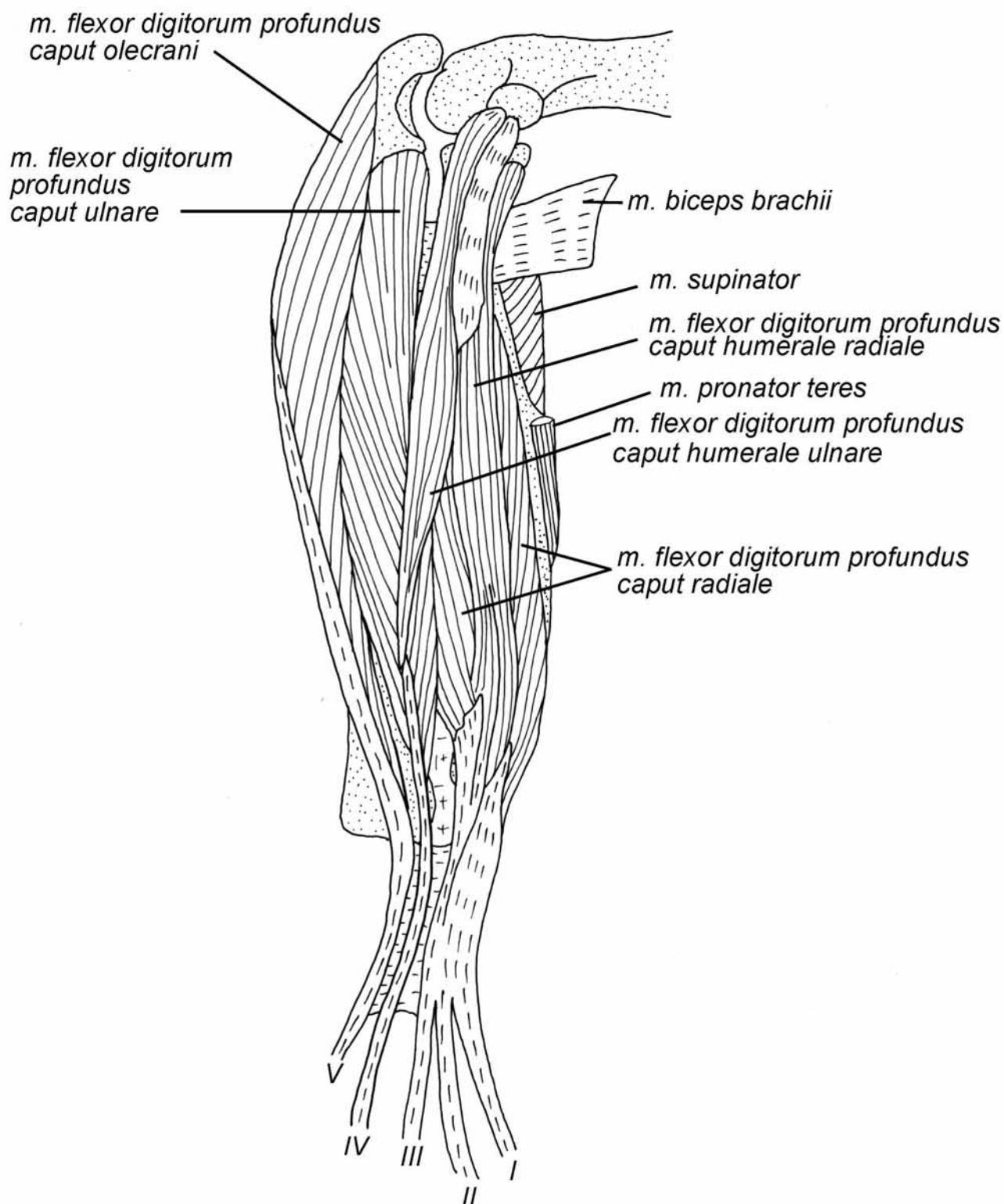
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Callithrix penicillata*



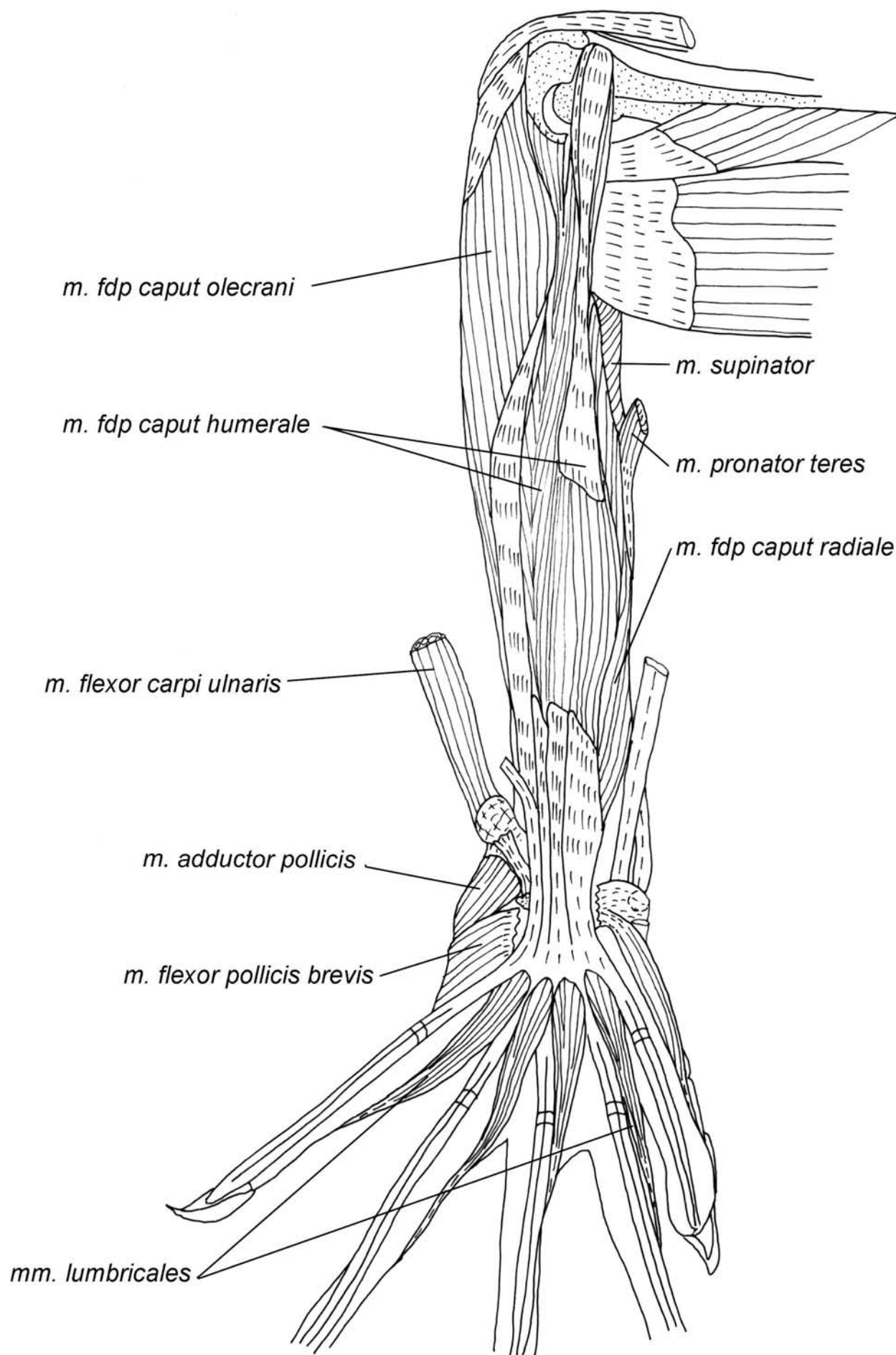
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Callithrix penicillata*



Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Callithrix penicillata*

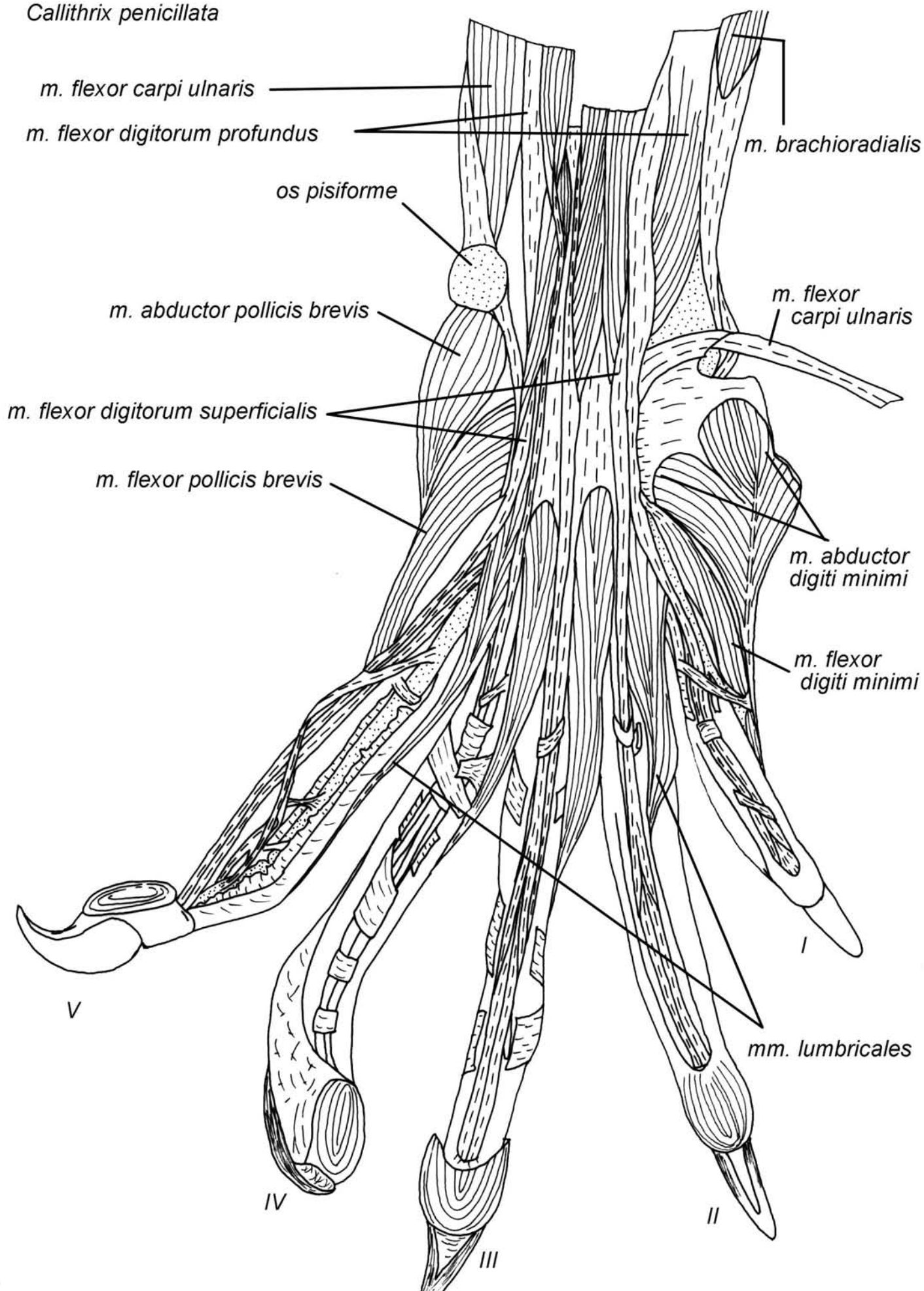


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Callithrix penicillata*



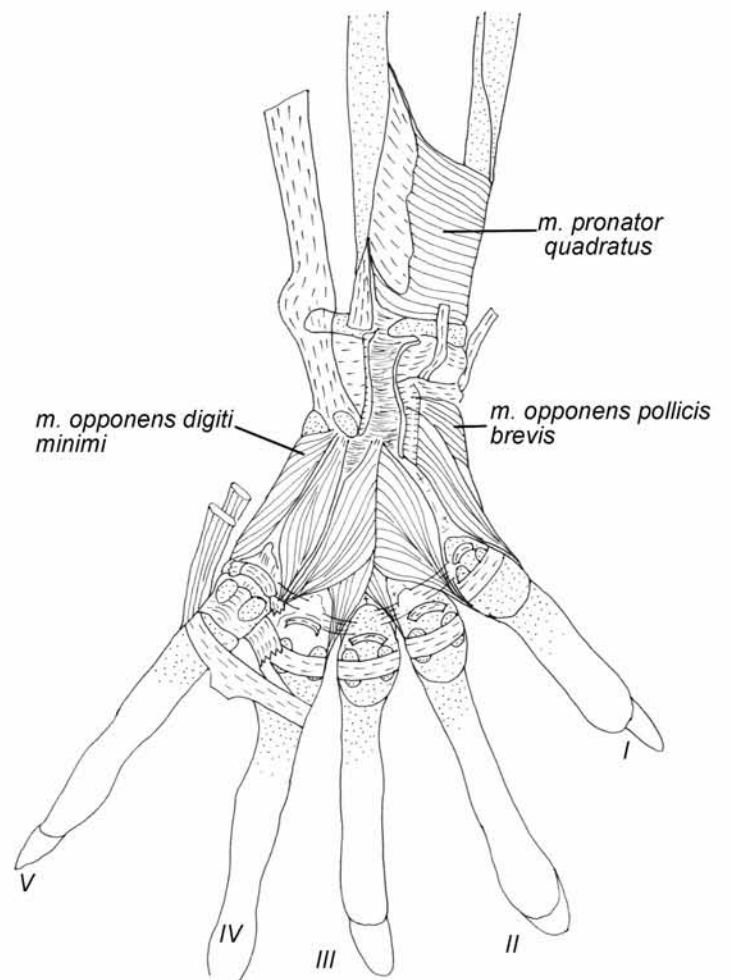
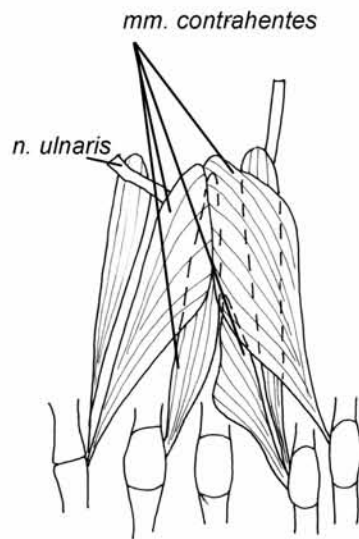
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Callithrix penicillata*

Callithrix penicillata



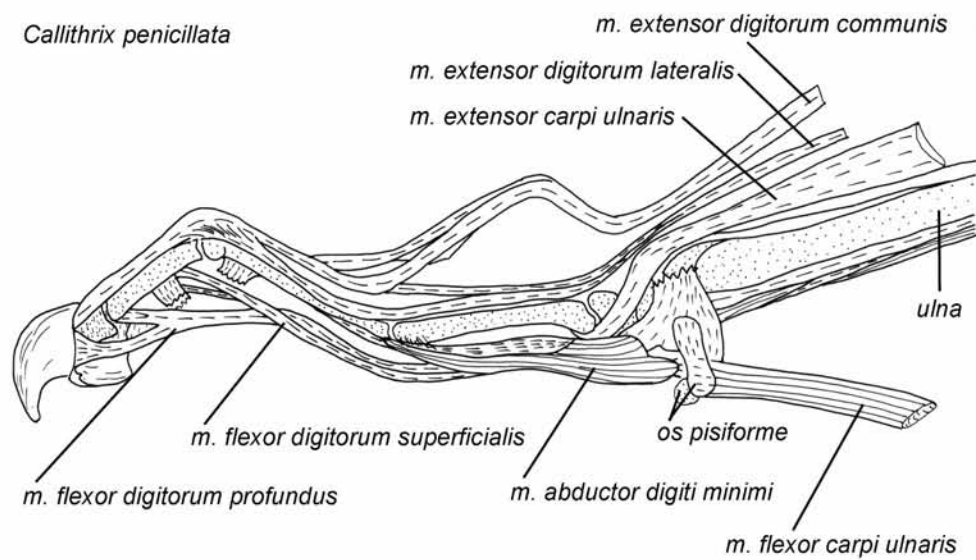
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Callithrix penicillata*

Callithrix penicillata

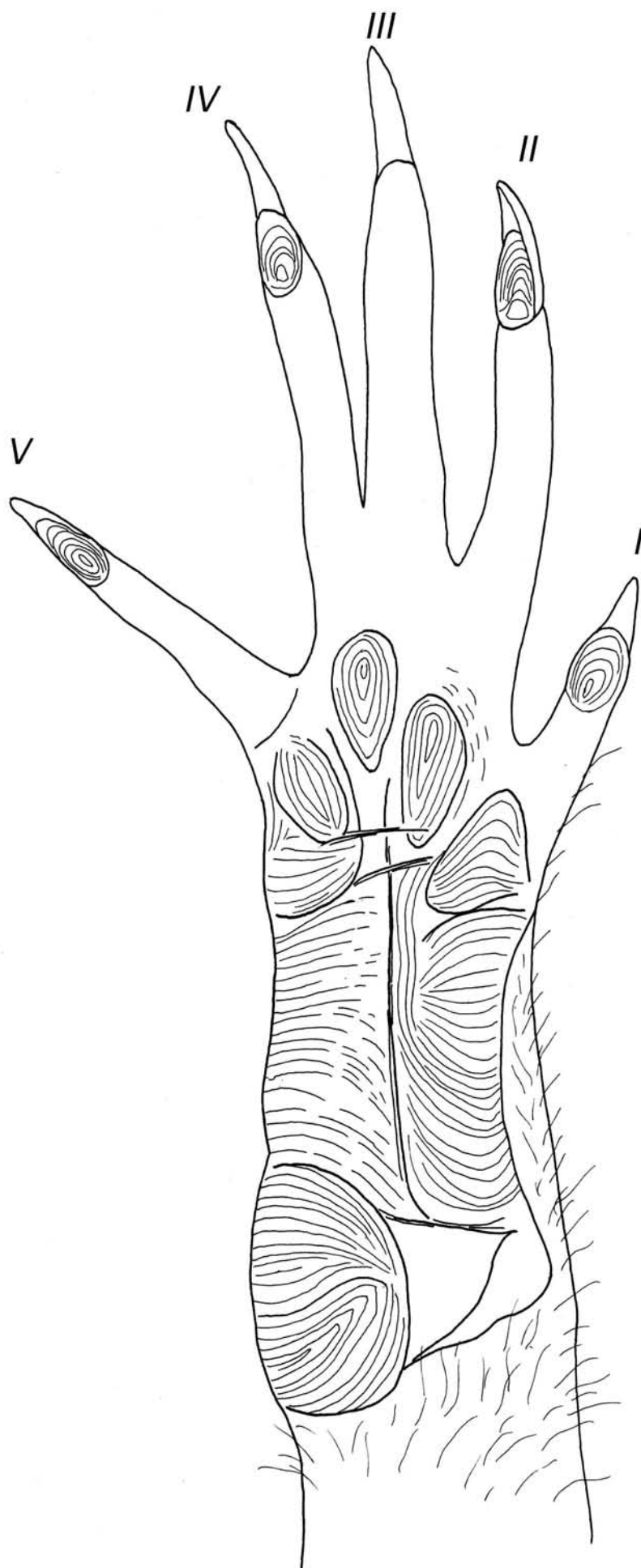


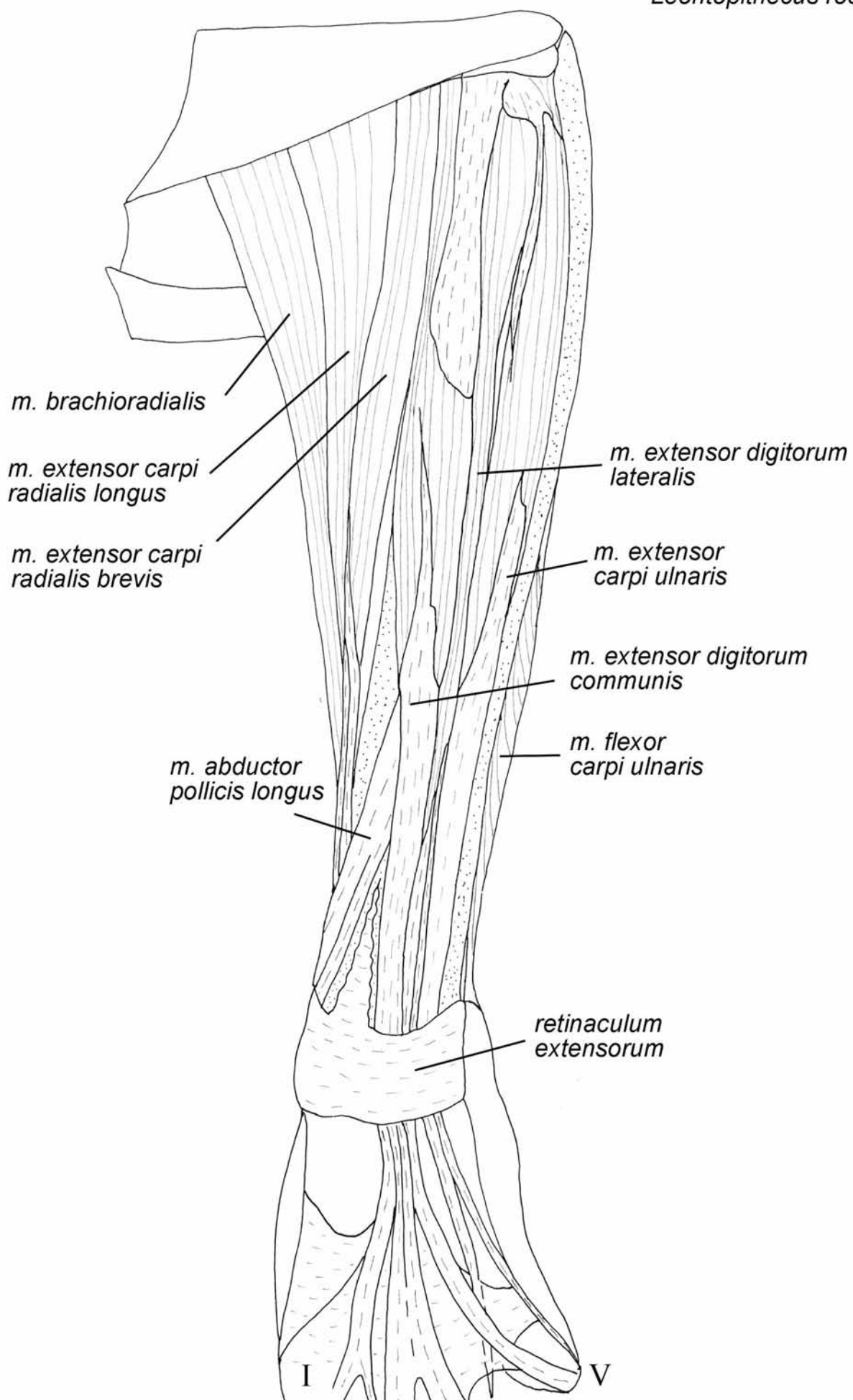
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Callithrix penicillata*

Callithrix penicillata

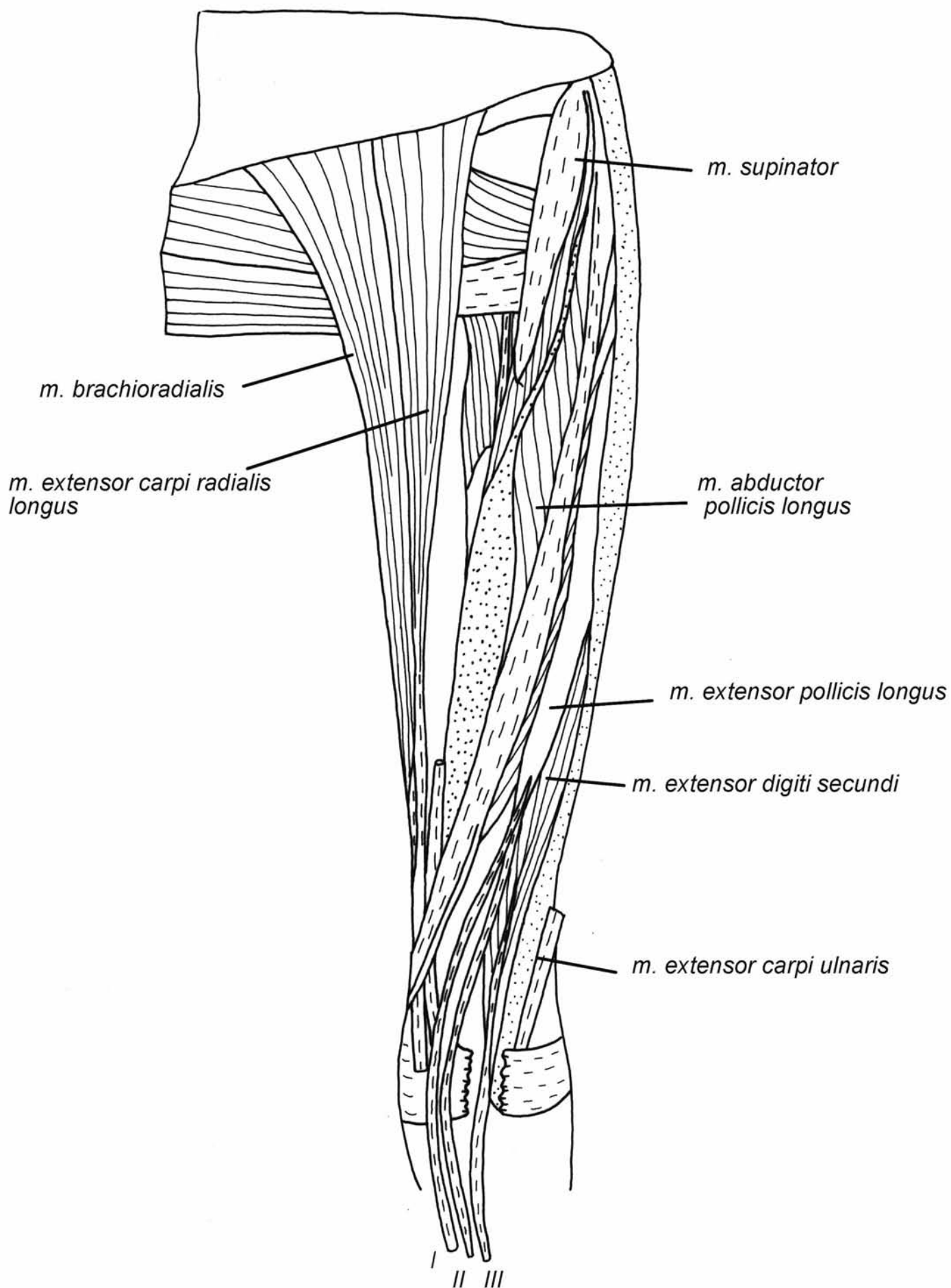


Прикрепление сухожилий на скелете кисти *Callithrix penicillata*





Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*



Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*

Leontopithecus rosalia

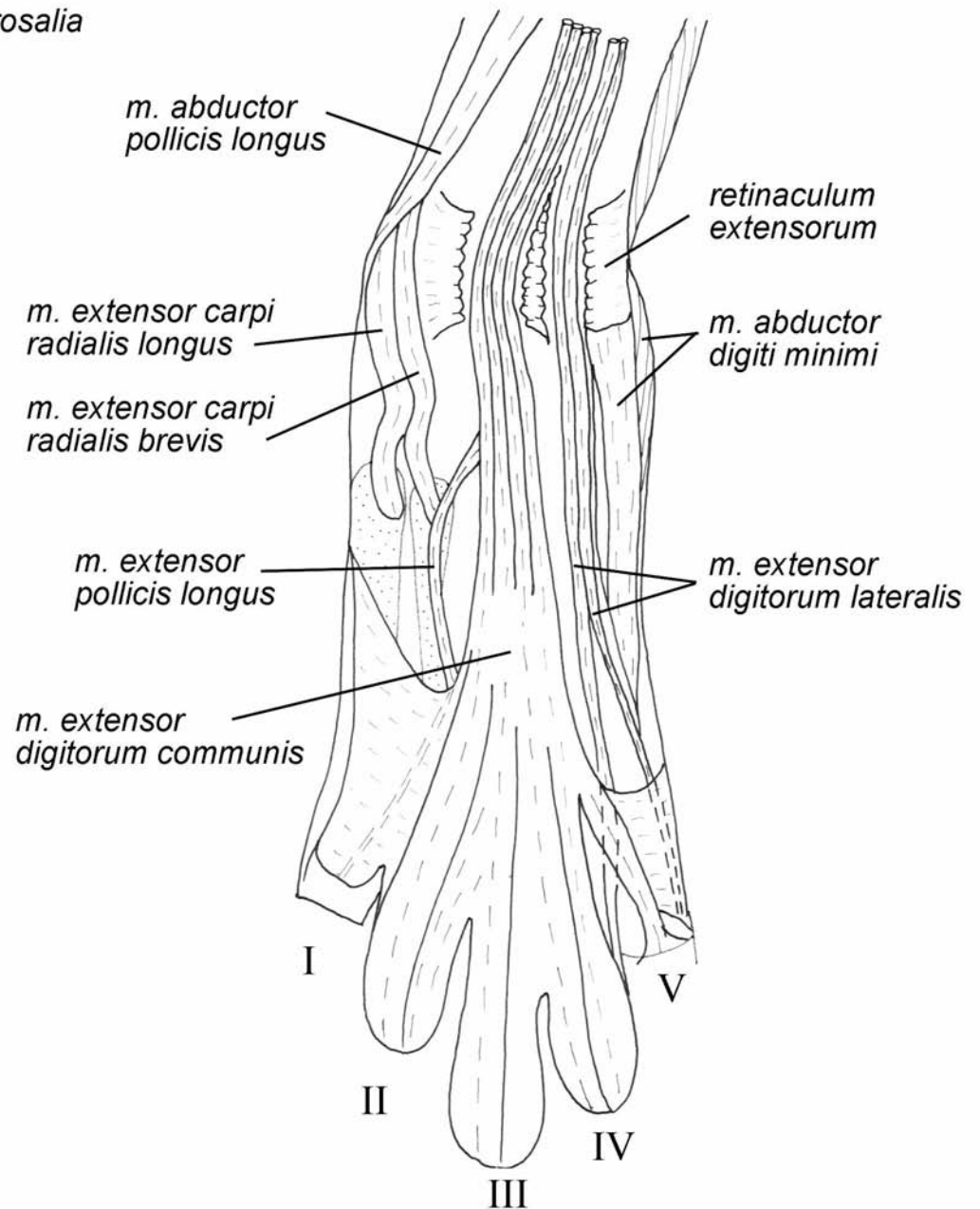
m. extensor carpi radialis brevis

m. extensor digitorum communis

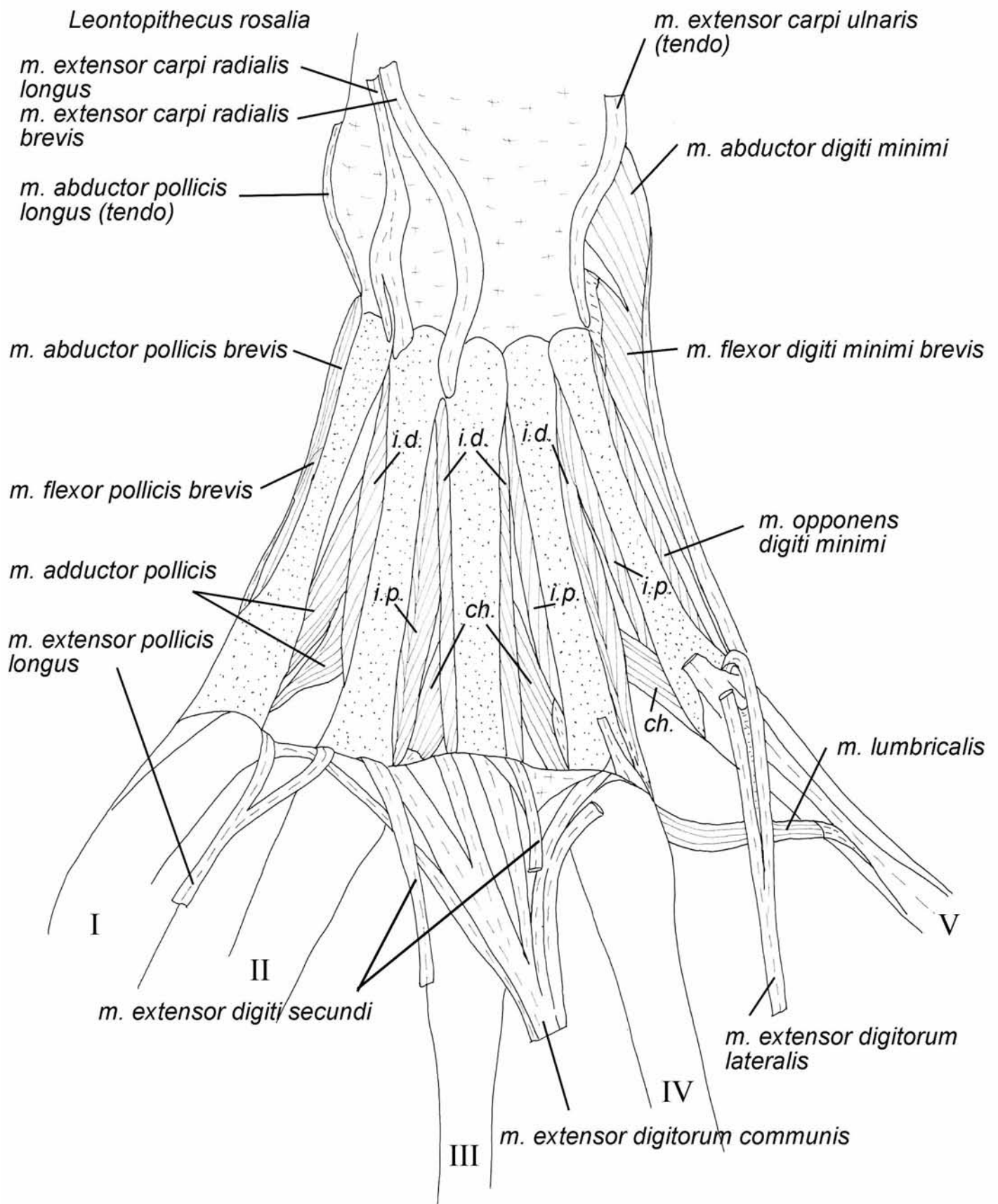
m. extensor digitorum lateralis
IV-V

II III-IV V

Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*

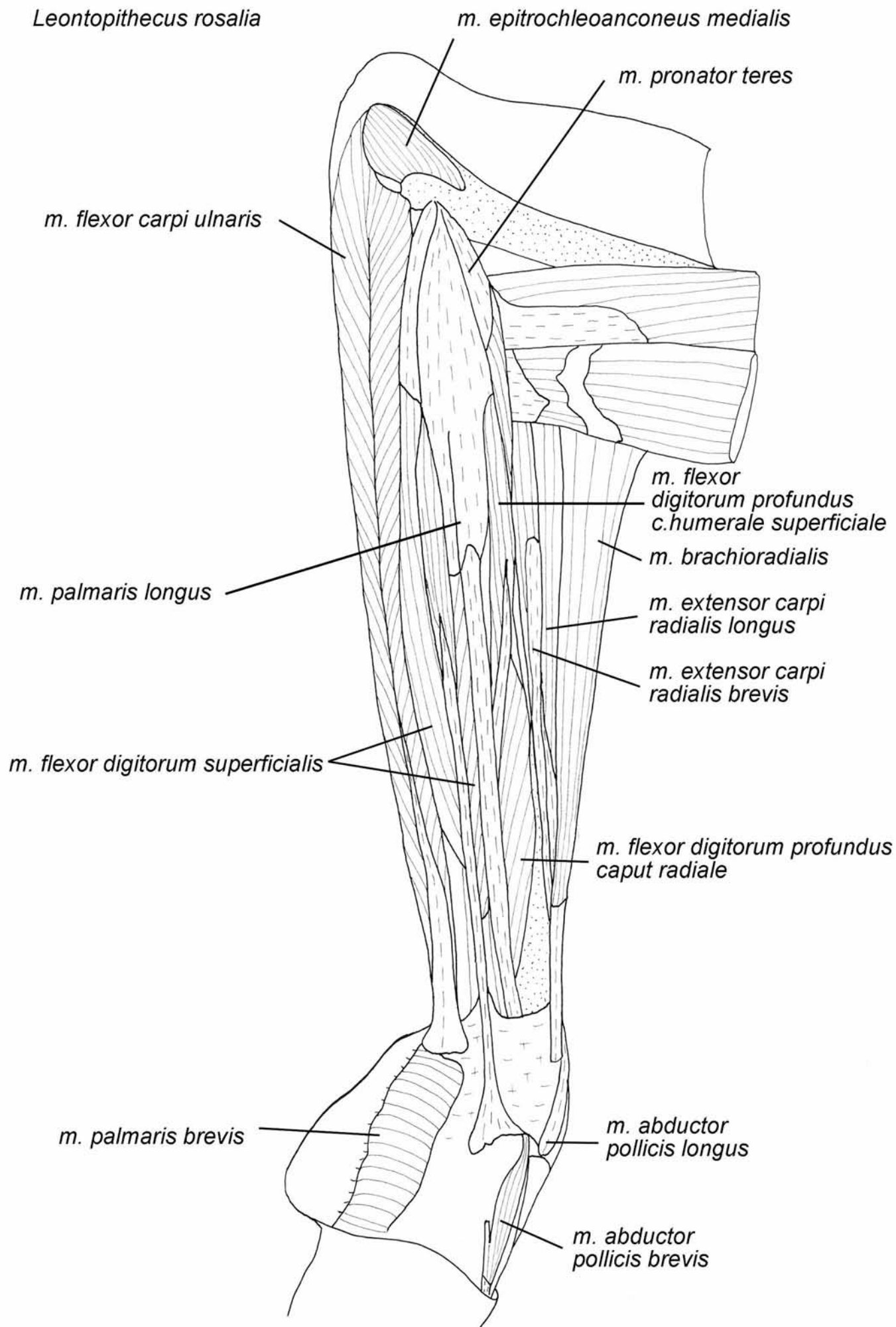


Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Leontopithecus rosalia*

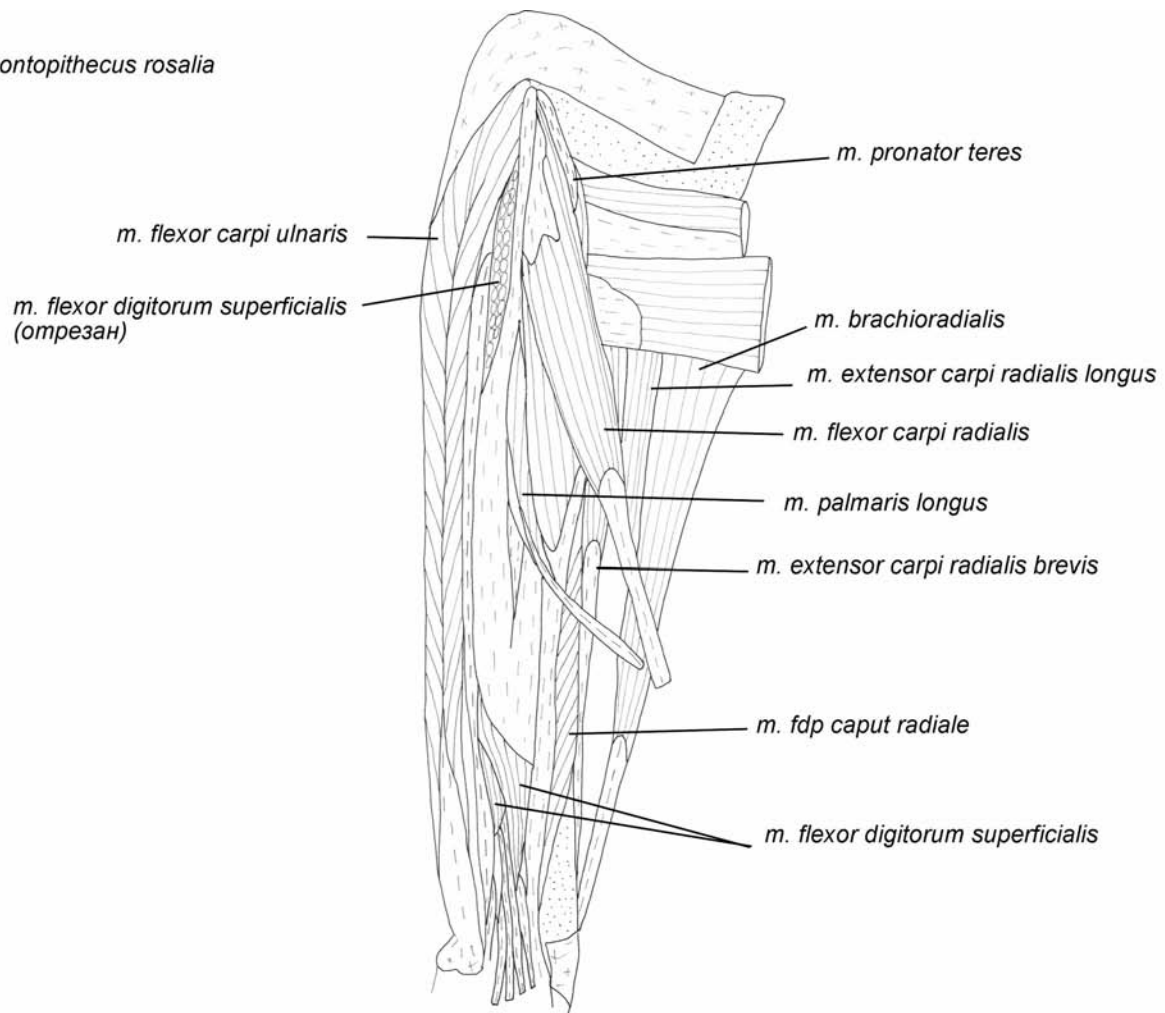


i.d. – *mm. interossei dorsales*
i.p. – *mm. interossei palmares*
ch. – *mm. contrahentes*

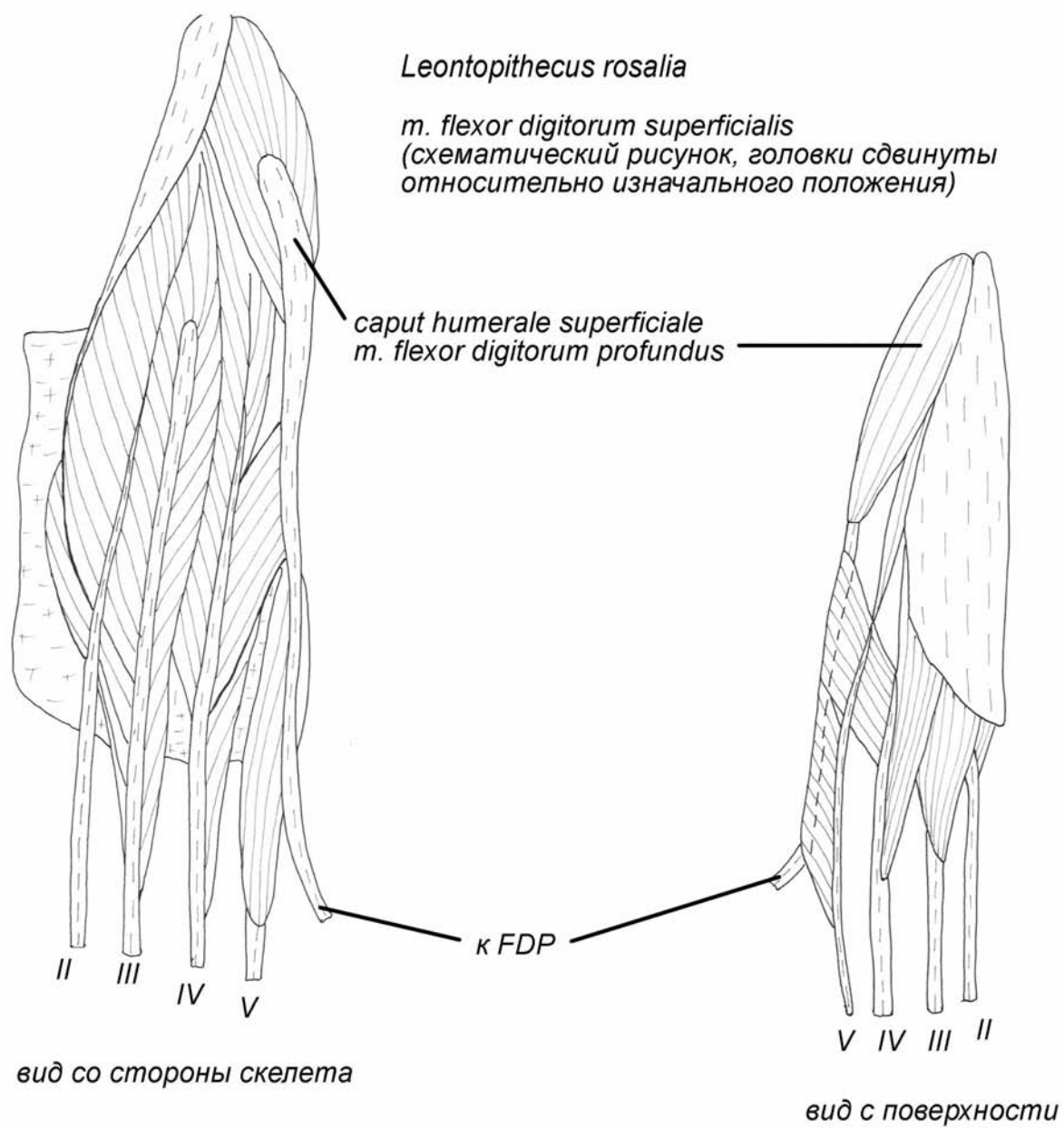
Leontopithecus rosalia



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*

Leontopithecus rosalia

m. epitrochleoanconeus
medialis

m. fdp caput humerale ulnare

m. fdp caput ulnare

m. fdp caput olecrani

m. pronator
teres

m. fdp
caput humerale

m. flexor digitorum profundus
схема, конечные сухожилия
раздвинуты

c.olecrani

c.humerale

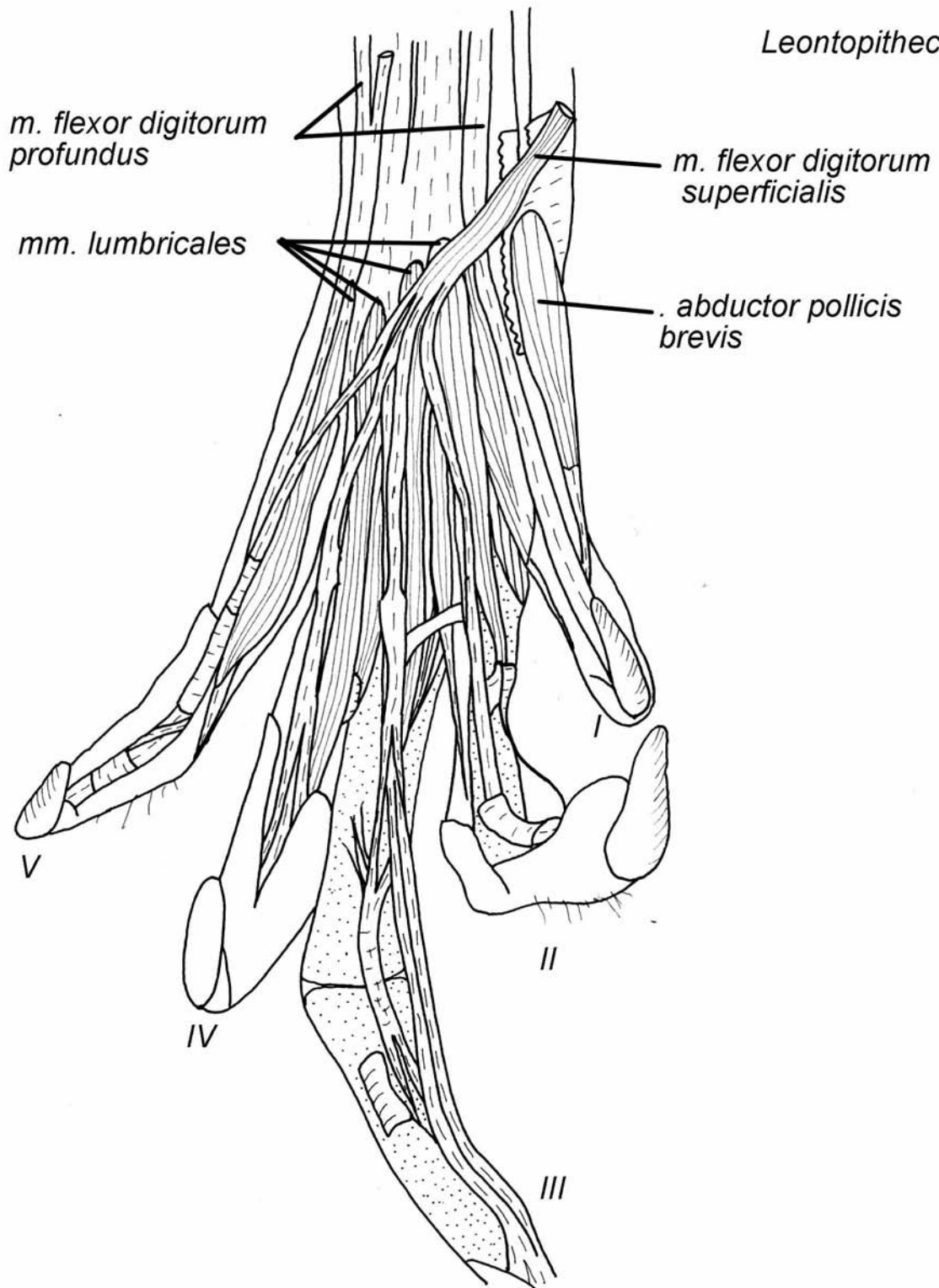
caput
humero-
ulnare

c.radiale

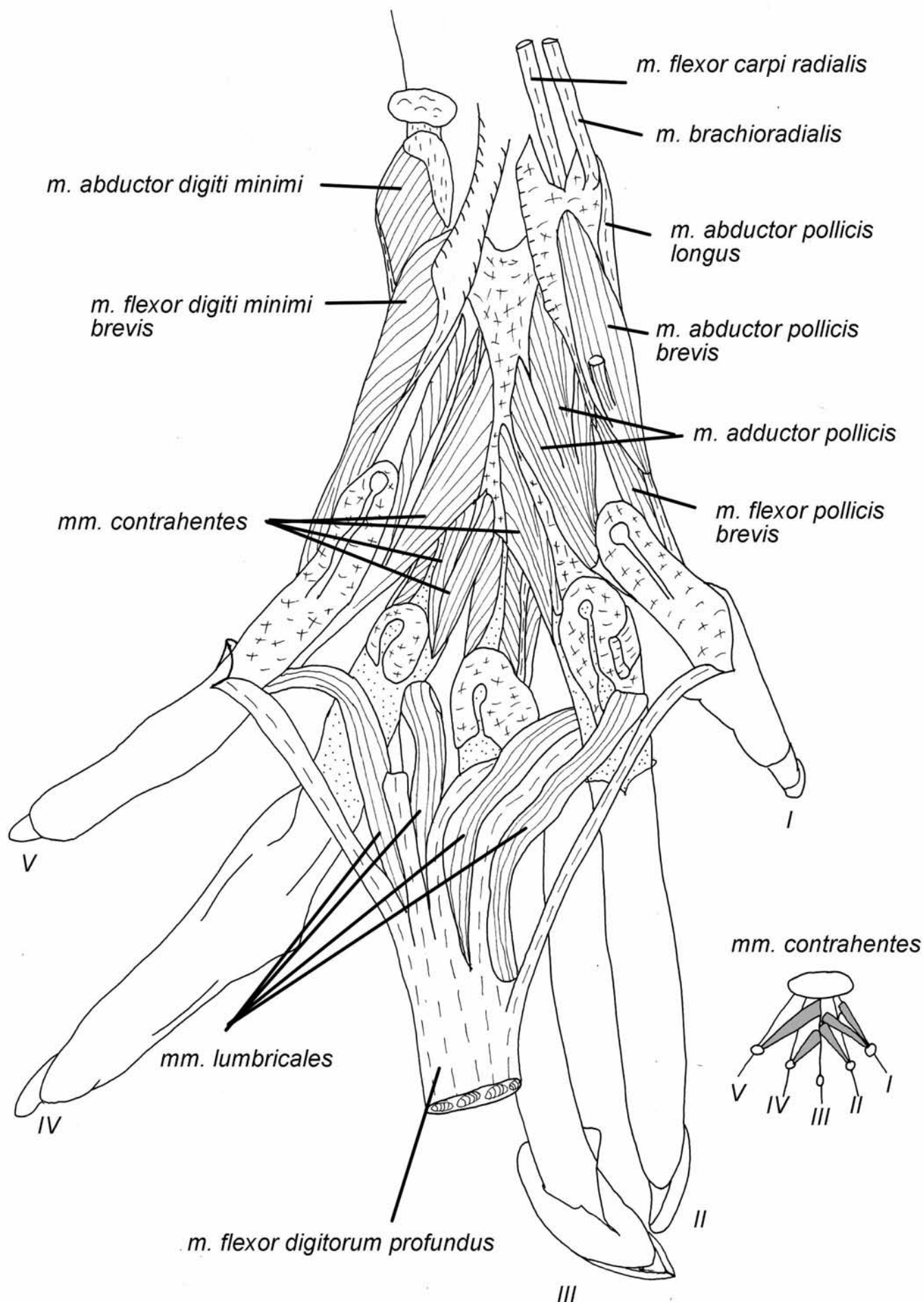
m. fdp caput radiale

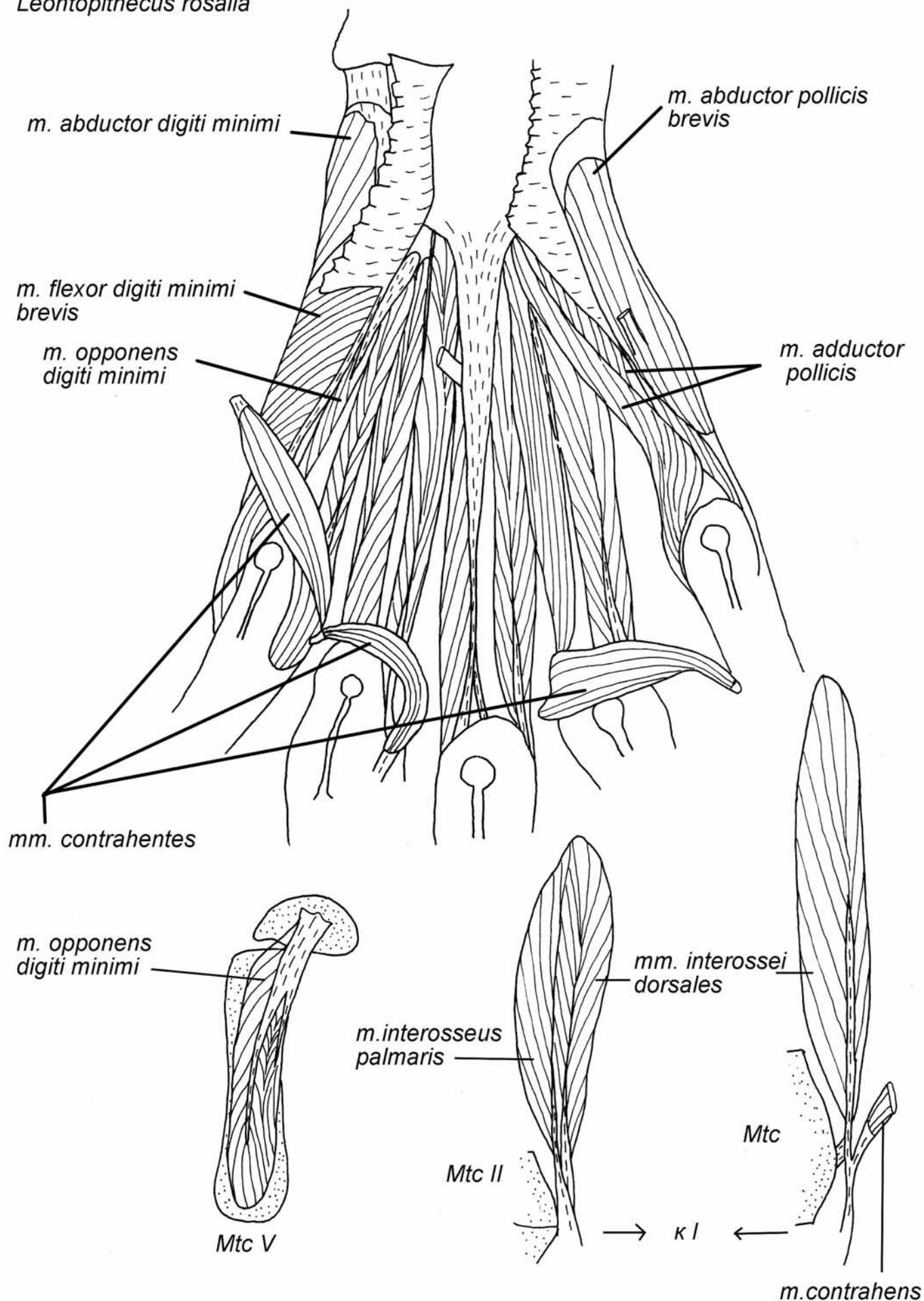
V

Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Leontopithecus rosalia*

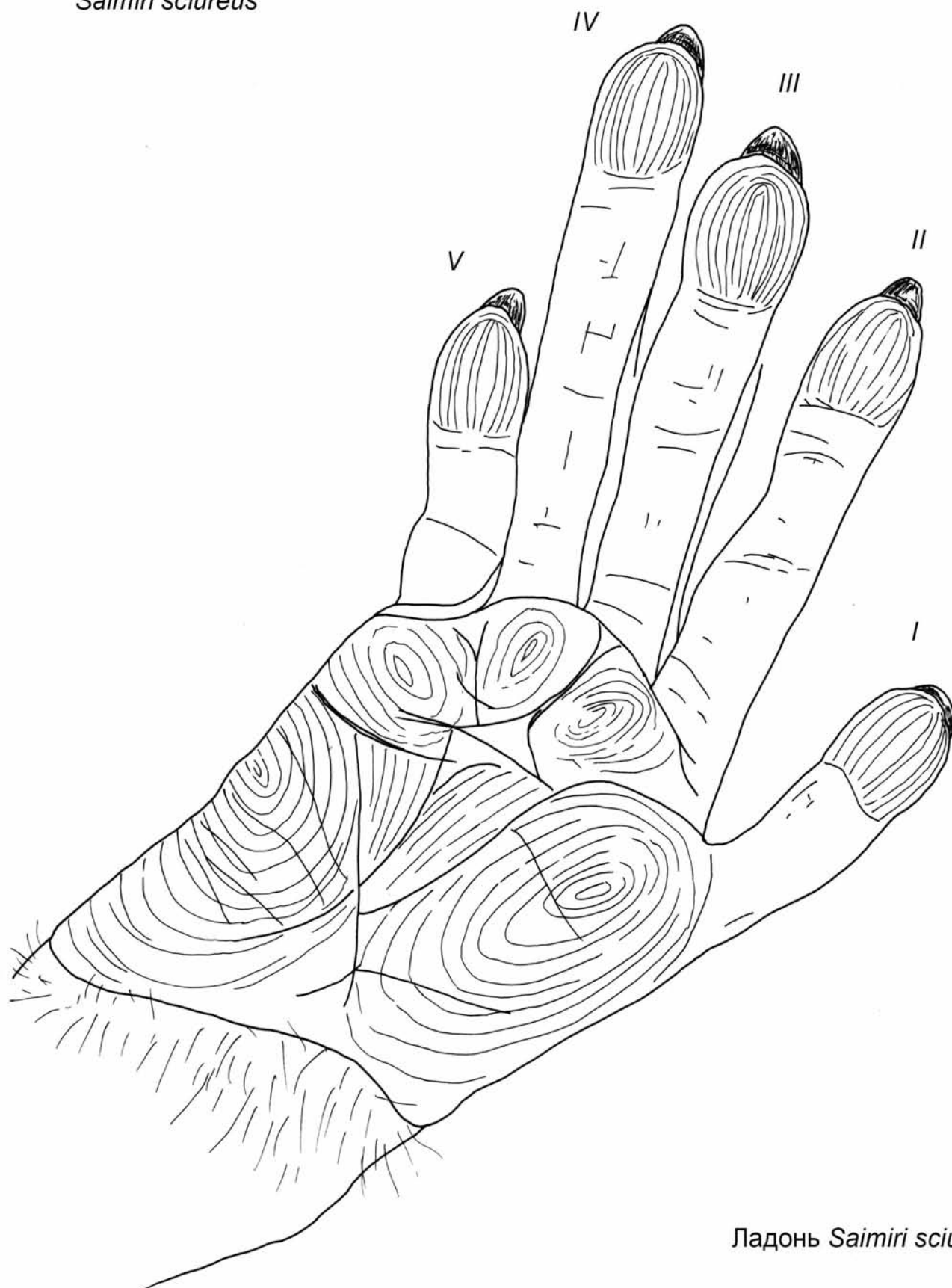


Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Leontopithecus rosalia*



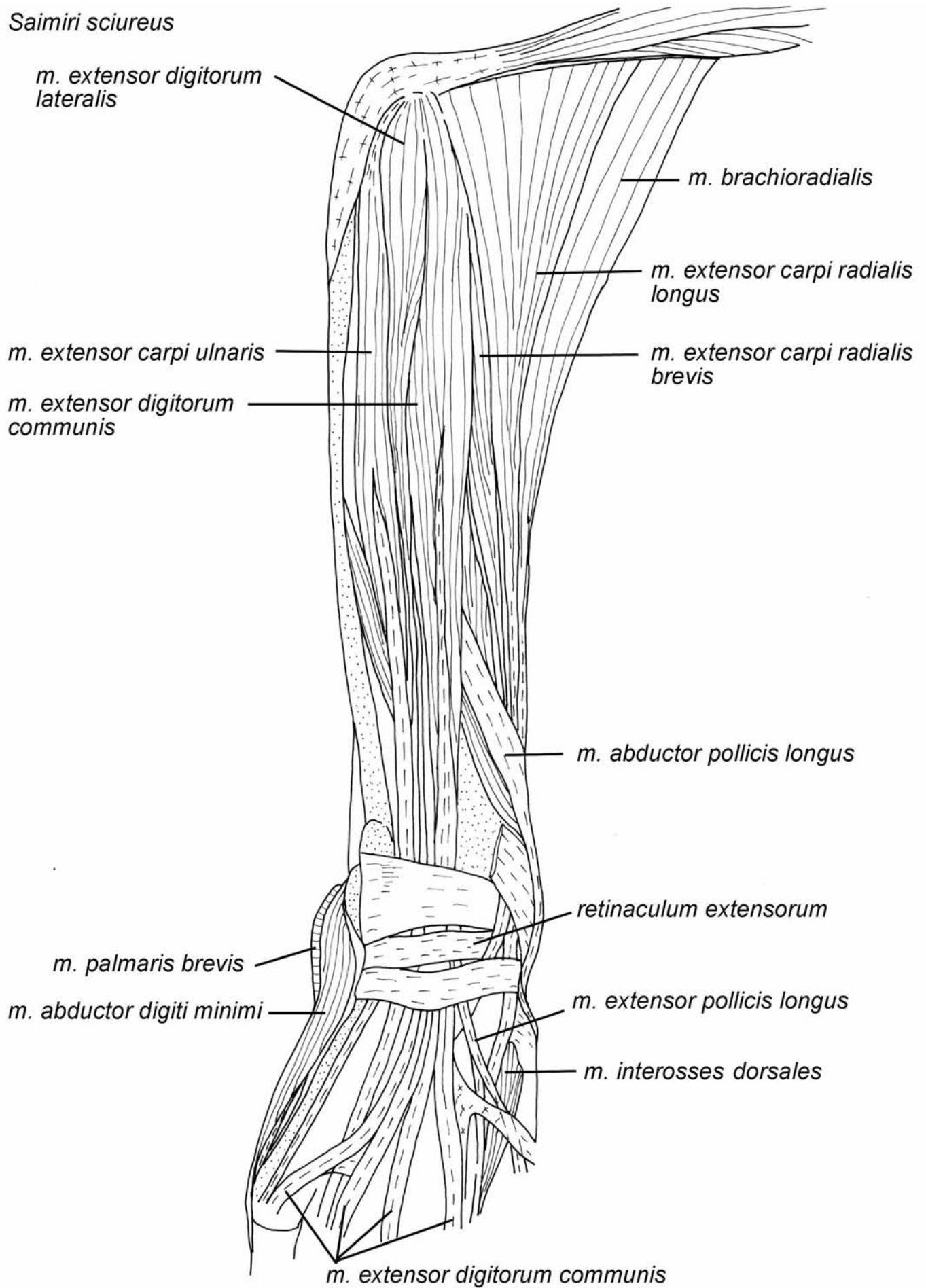


Saimiri sciureus



Ладонь *Saimiri sciureus*

Saimiri sciureus



Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Saimiri sciureus*

m. epitrochleoanconeus
medialis

m. abductor pollicis
longus

m. extensor
digitorum lateralis

m. extensor carpi
ulnaris

m. brachioradialis

m. extensor
carpi radialis longus

m. extensor
carpi radialis brevis

m. abductor pollicis longus

m. palmaris brevis

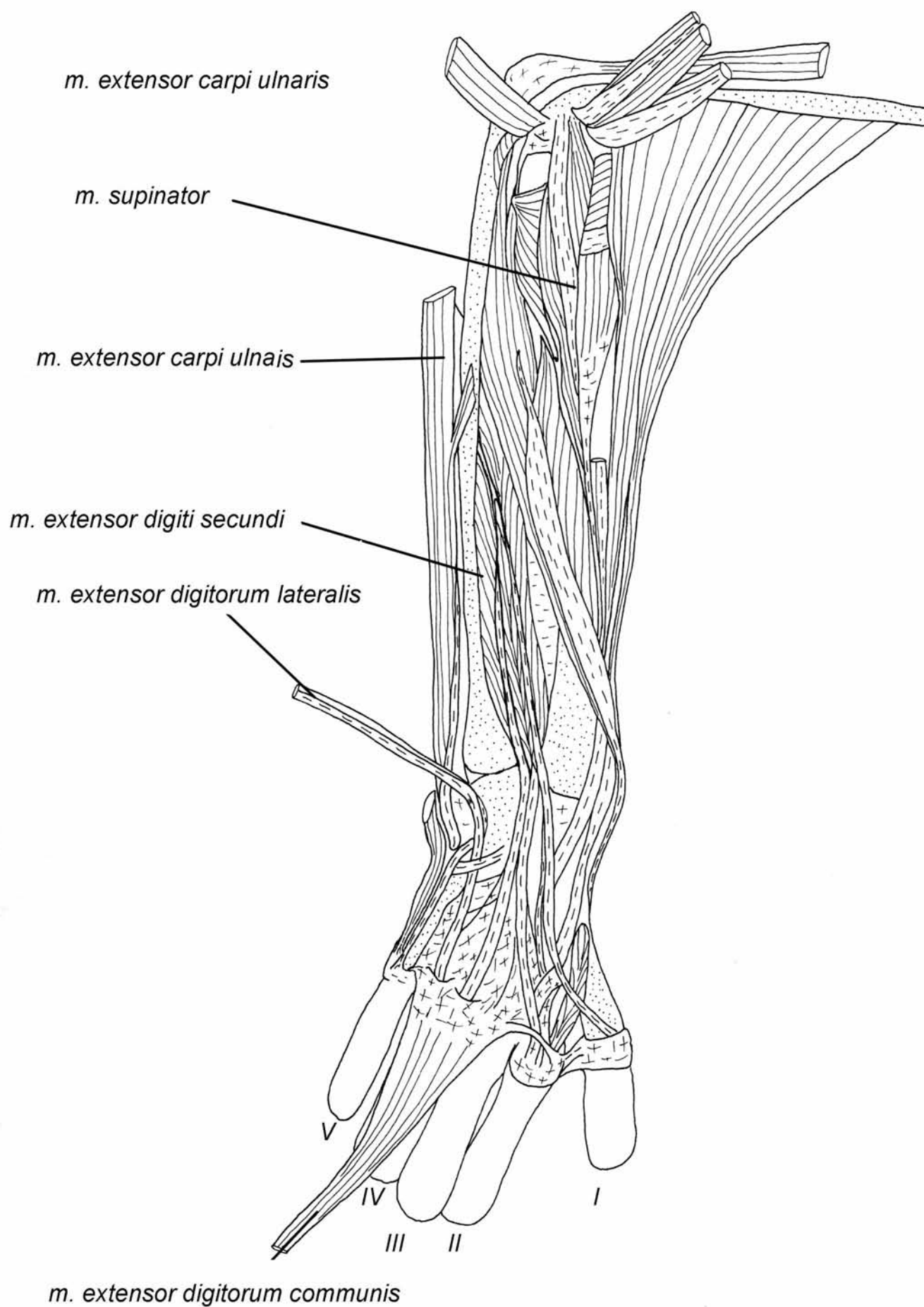
m. abductor digiti
minimi

m. extensor pollicis longus

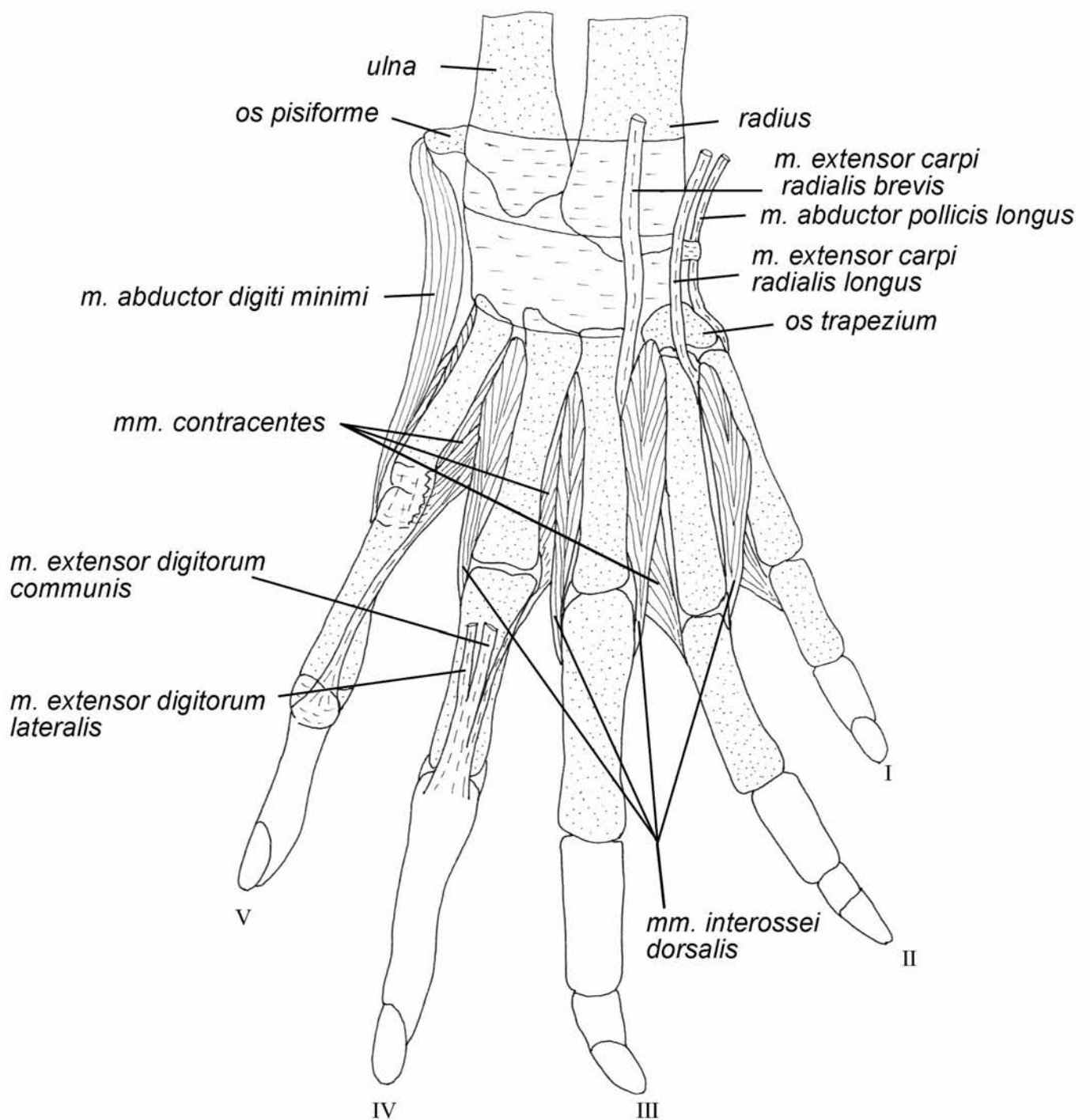
V

I

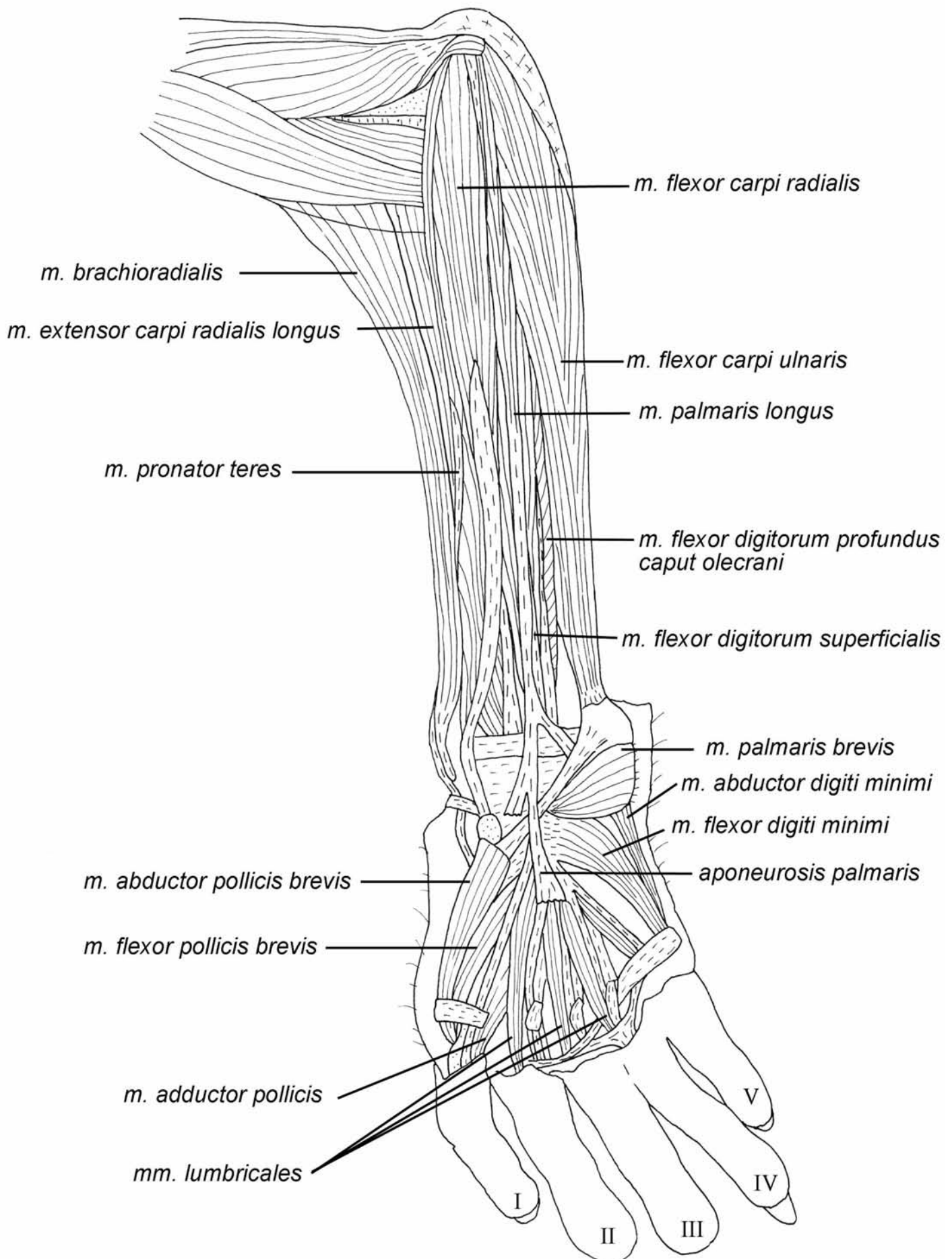
Saimiri sciureus



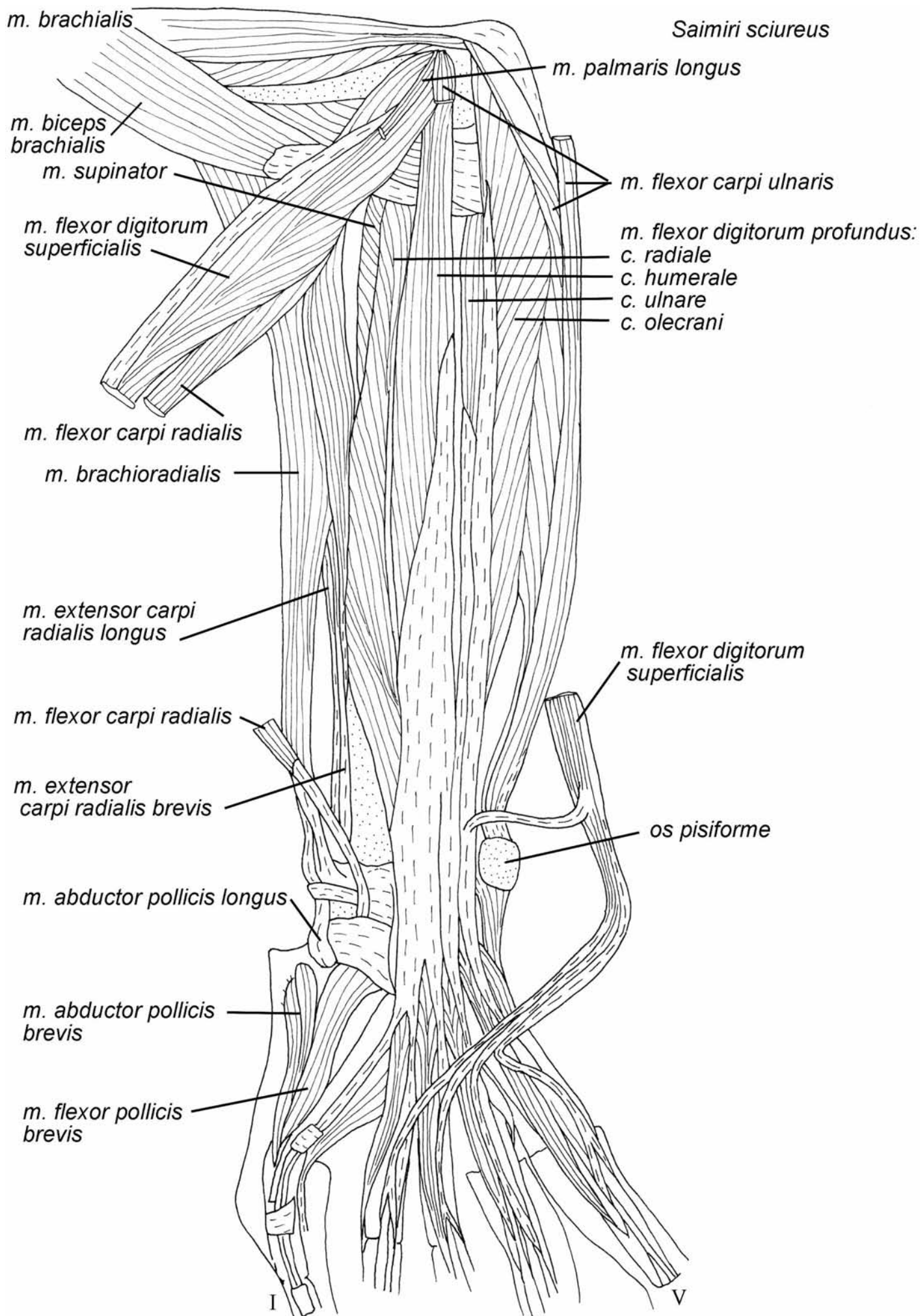
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Saimiri sciureus*



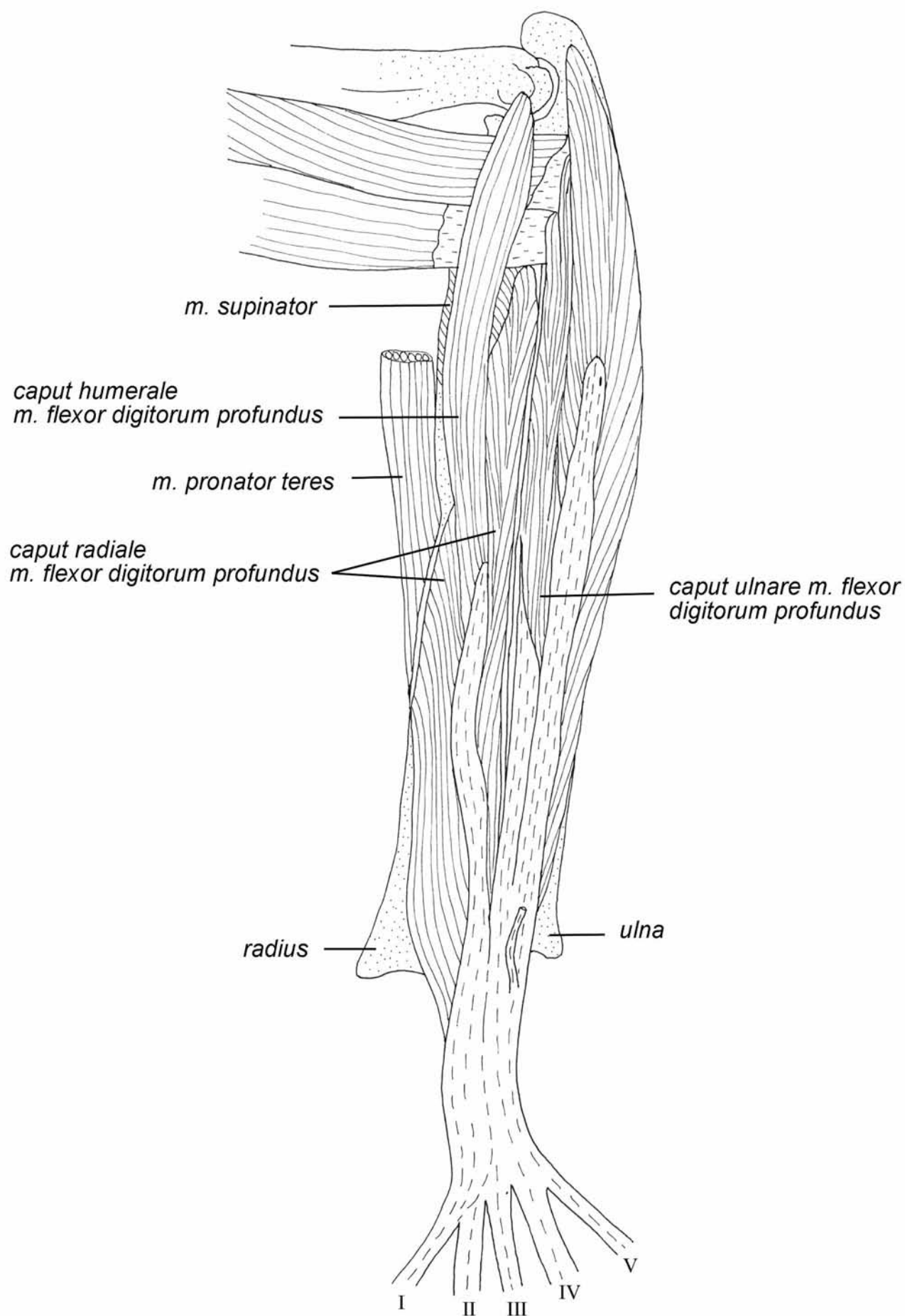
Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Saimiri sciureus*



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Saimiri sciureus*

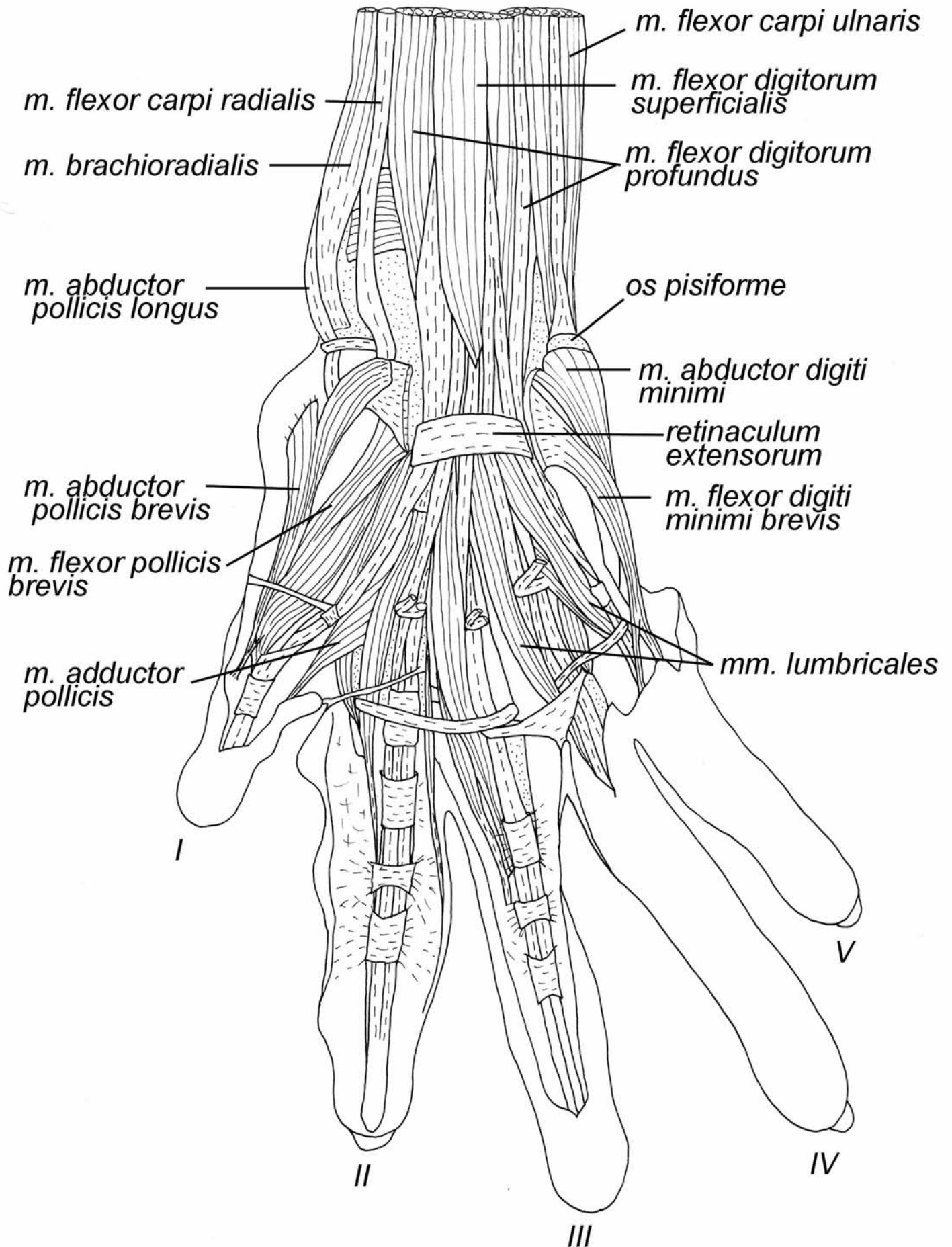


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Saimiri sciureus*

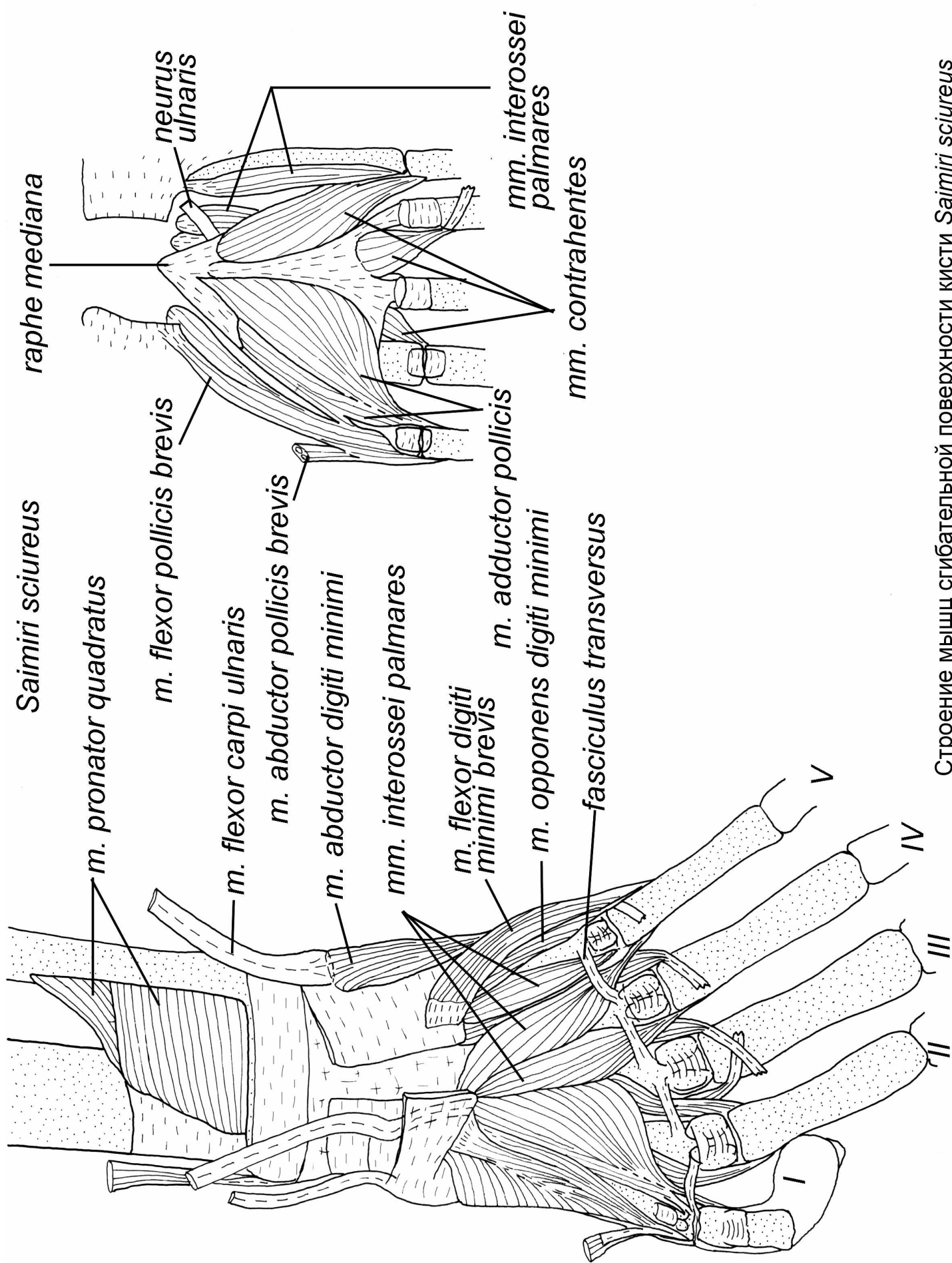


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Saimiri sciureus*

Saimiri sciureus

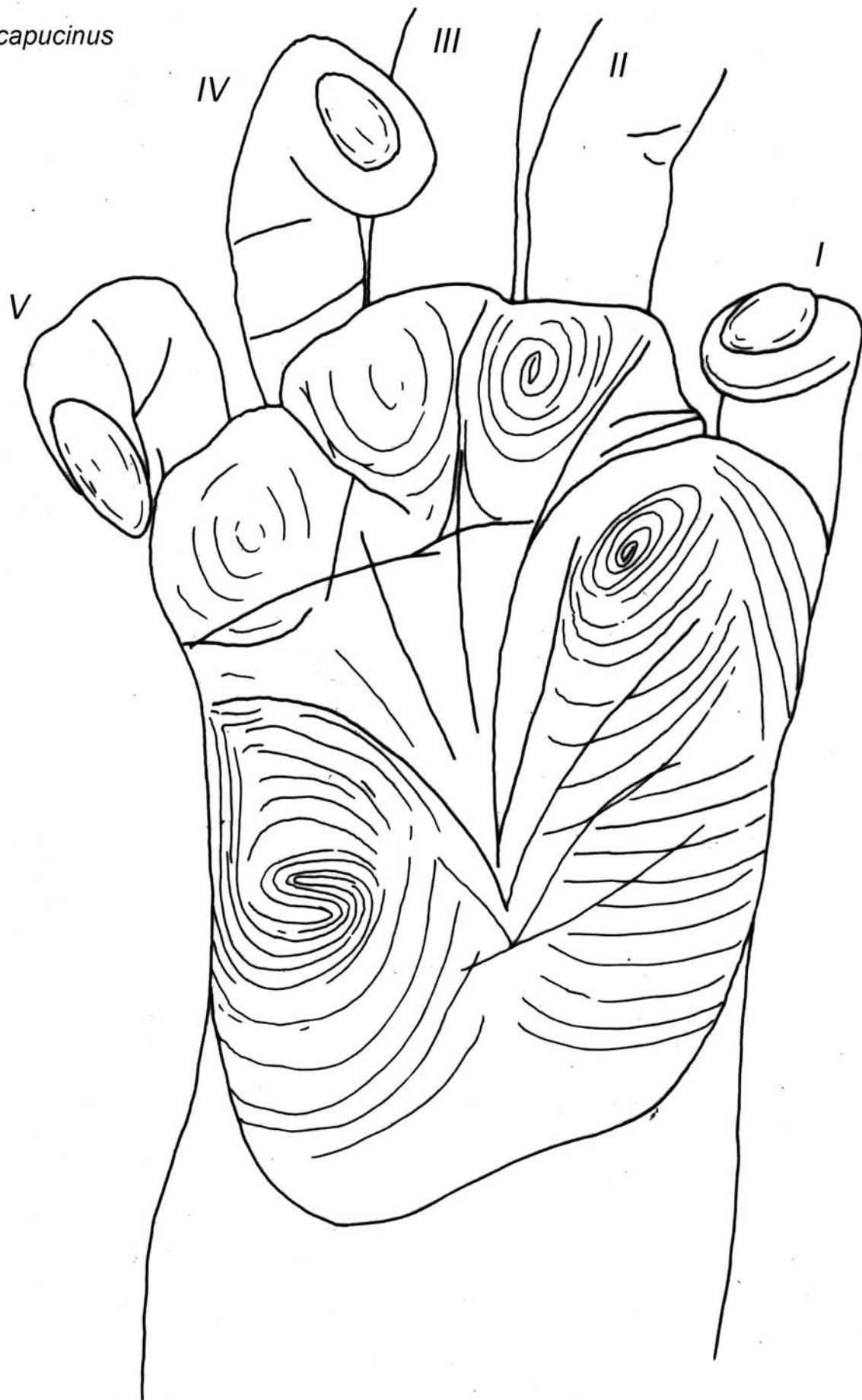


Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Saimiri sciureus*

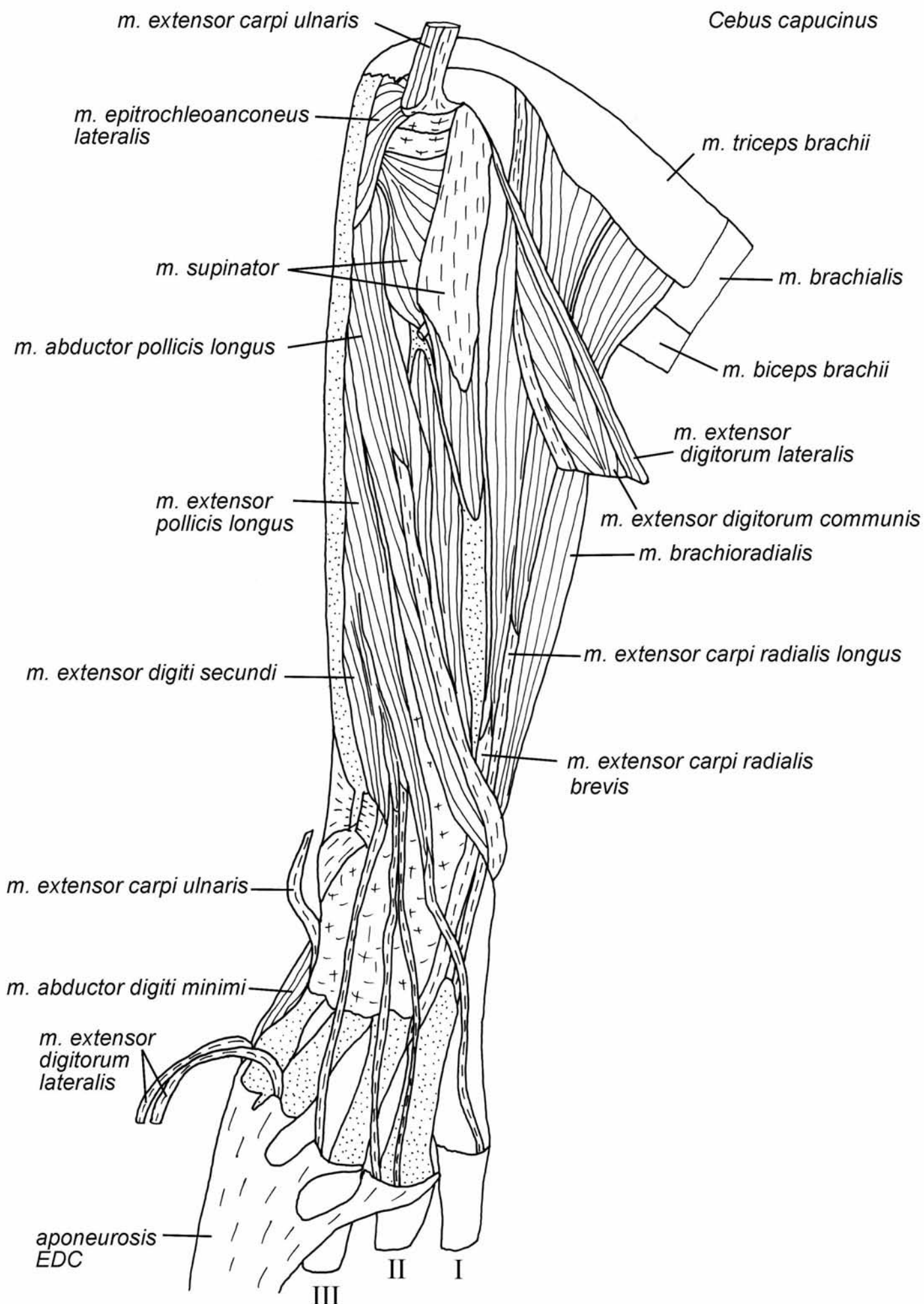


Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Saimiri sciureus*

Cebus capucinus

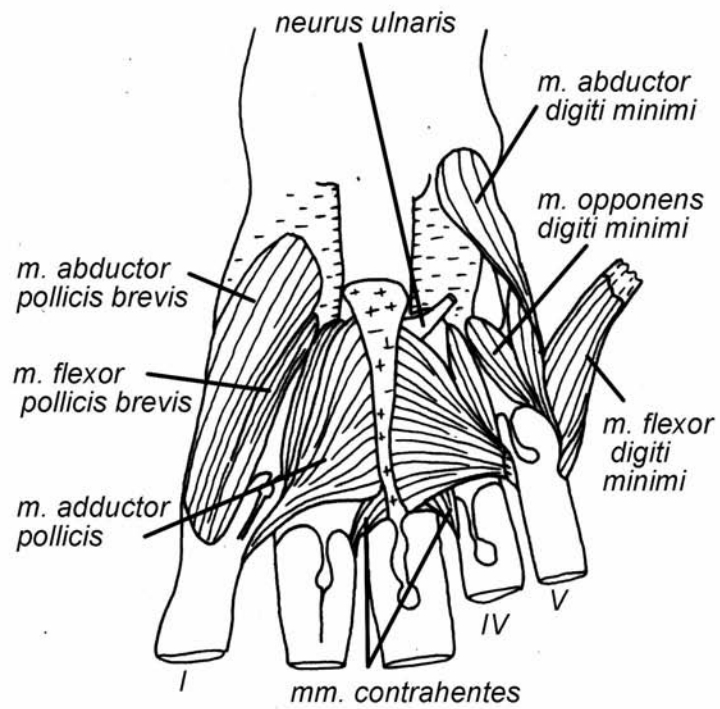


Ладонь *Cebus capucinus*



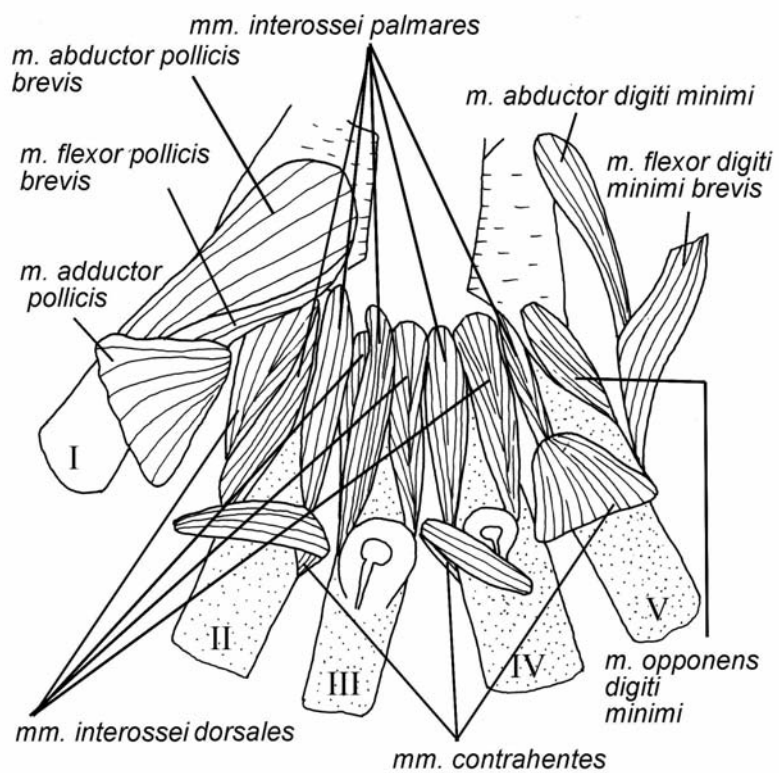
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Cebus capucinus*

Cebus capucinus



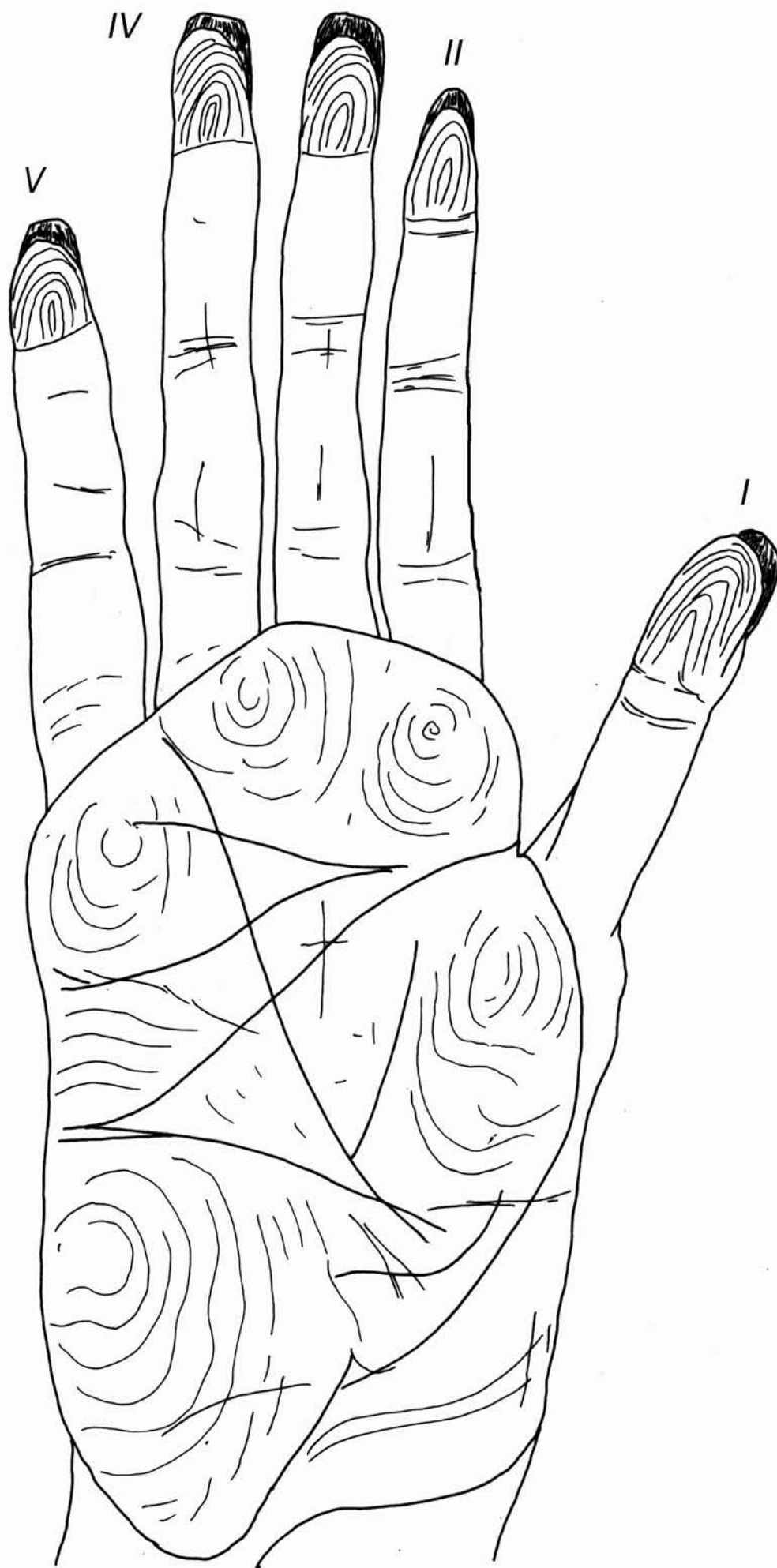
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cebus capucinus*

Cebus capucinus



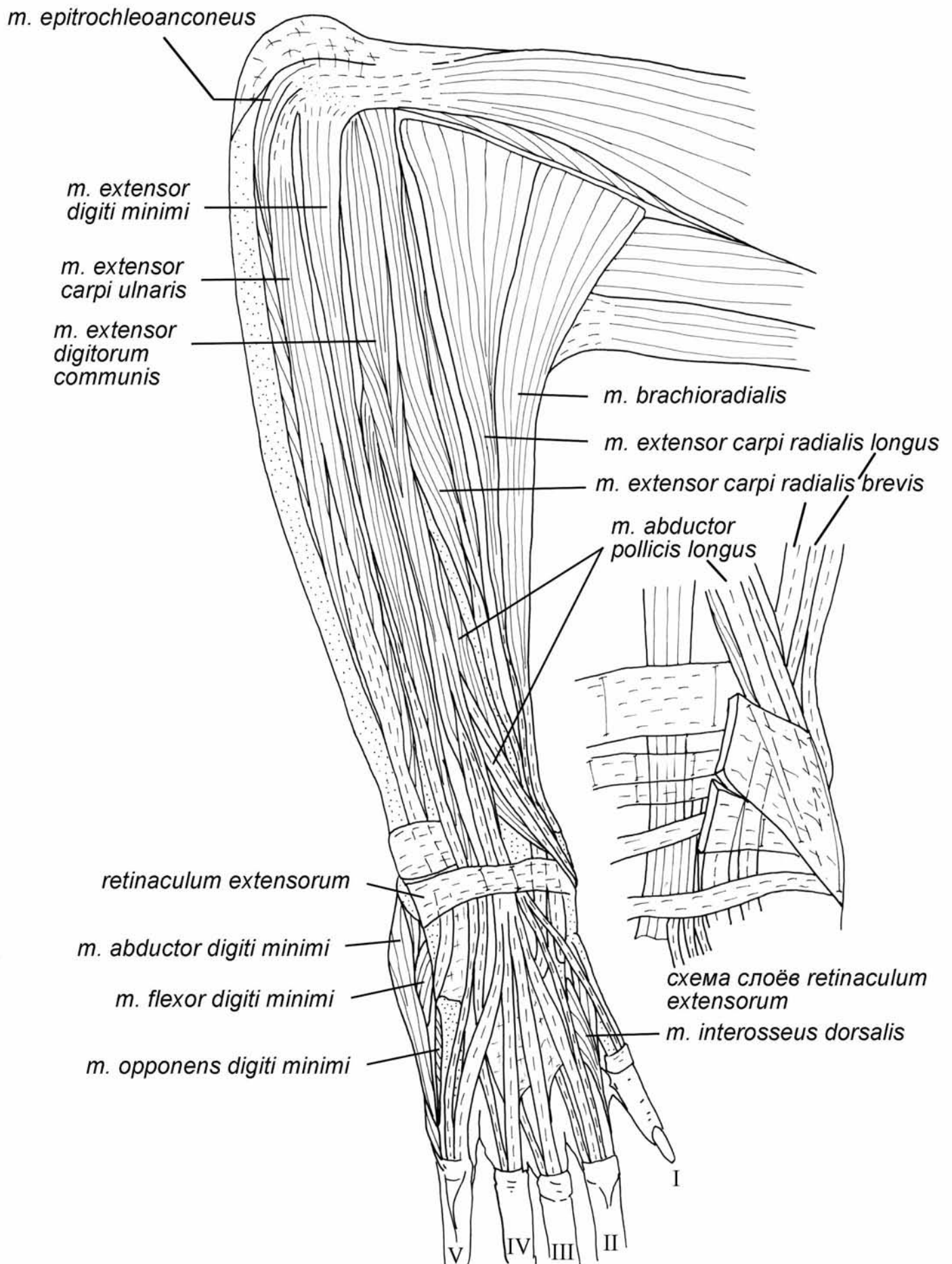
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cebus capucinus*

Sapajus apella



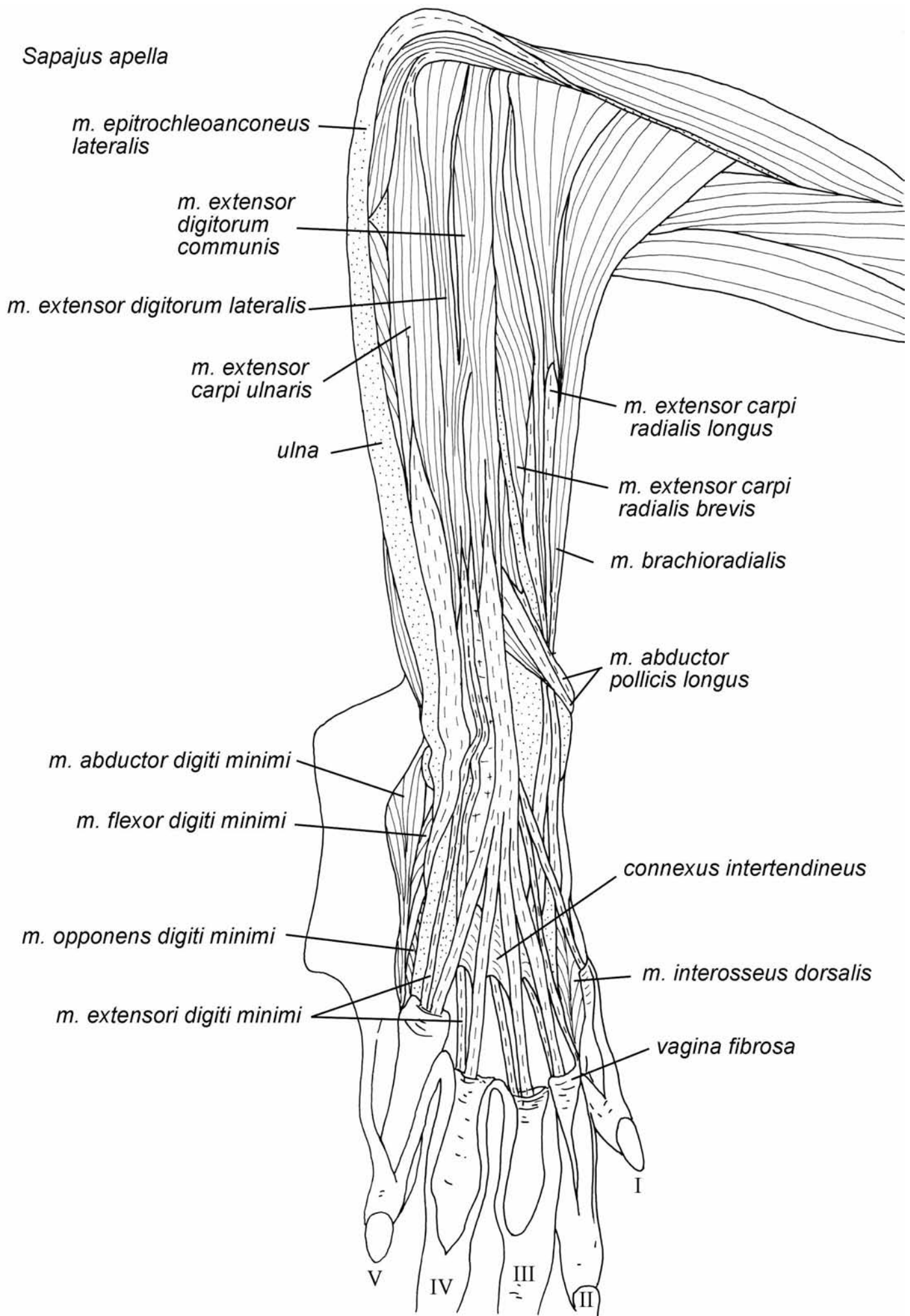
Ладонь *Sapajus apella*

Sapajus apella



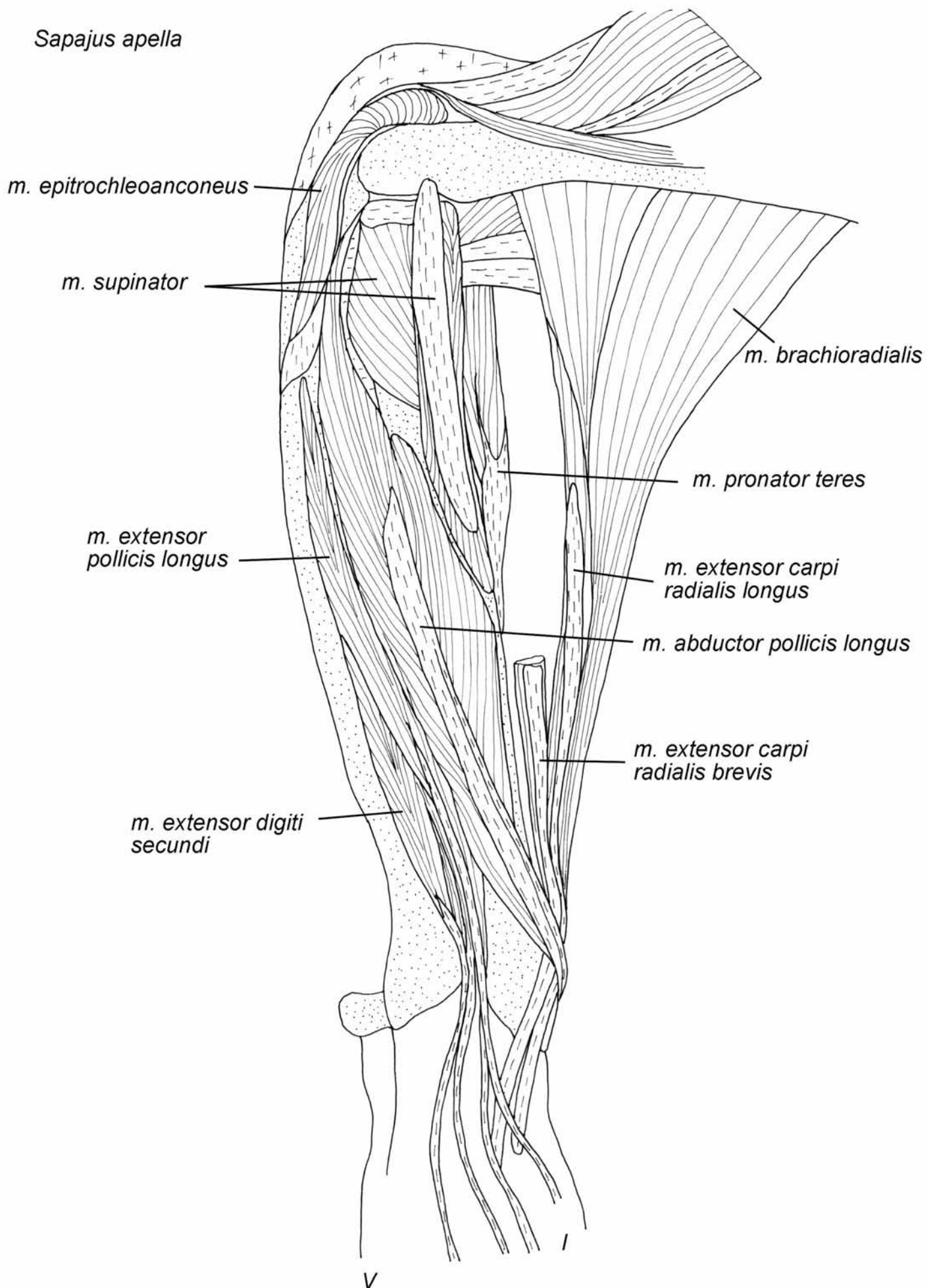
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*

Sapajus apella



Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*

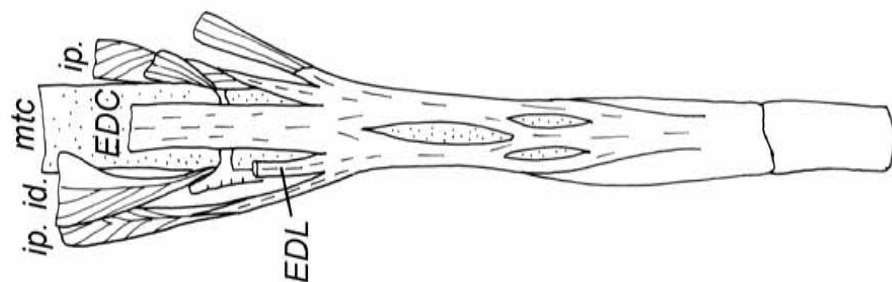
Sapajus apella



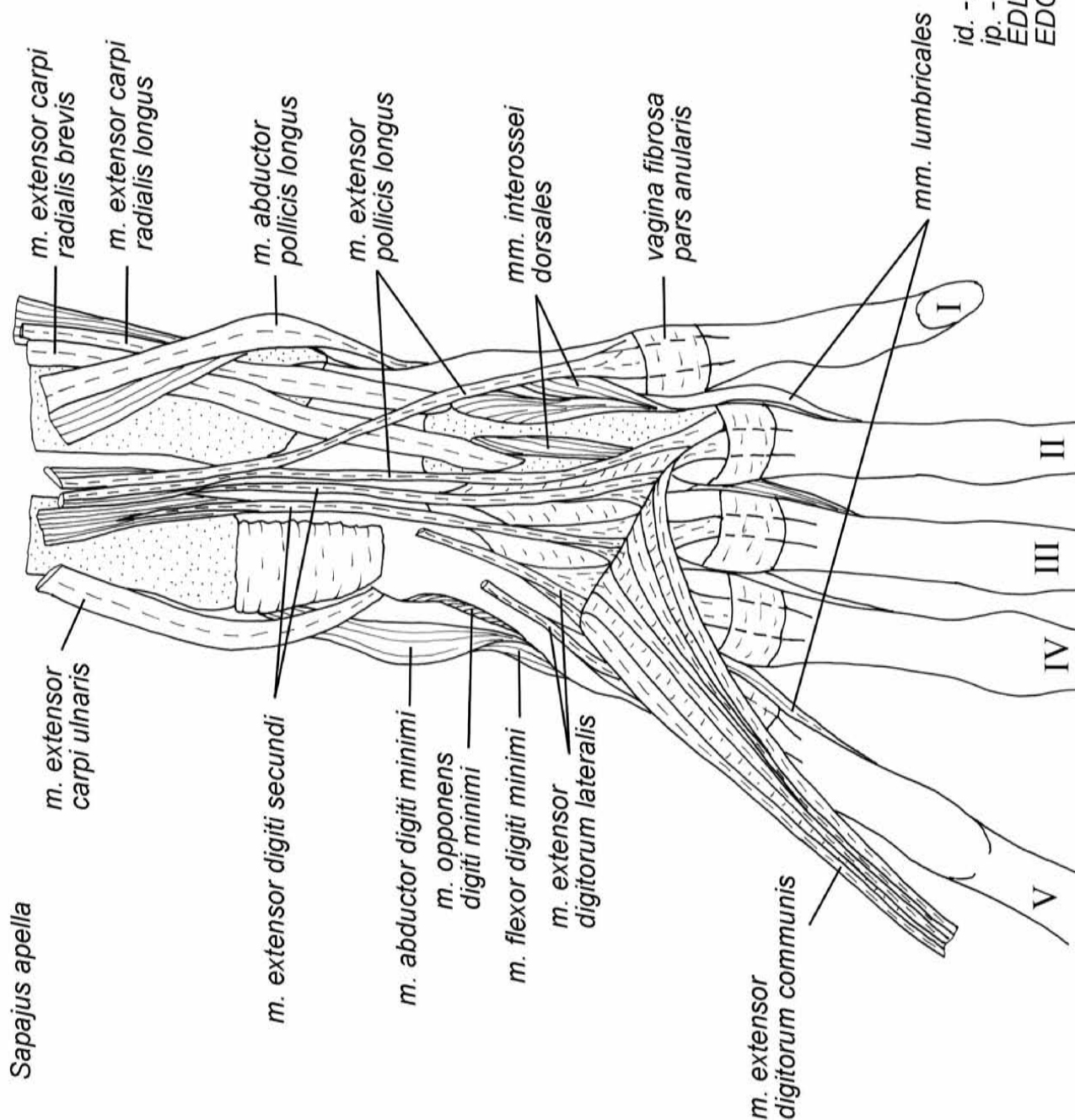
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*

Схематическое
изображение крепления
сухожилий на пальце

V ← IV → III

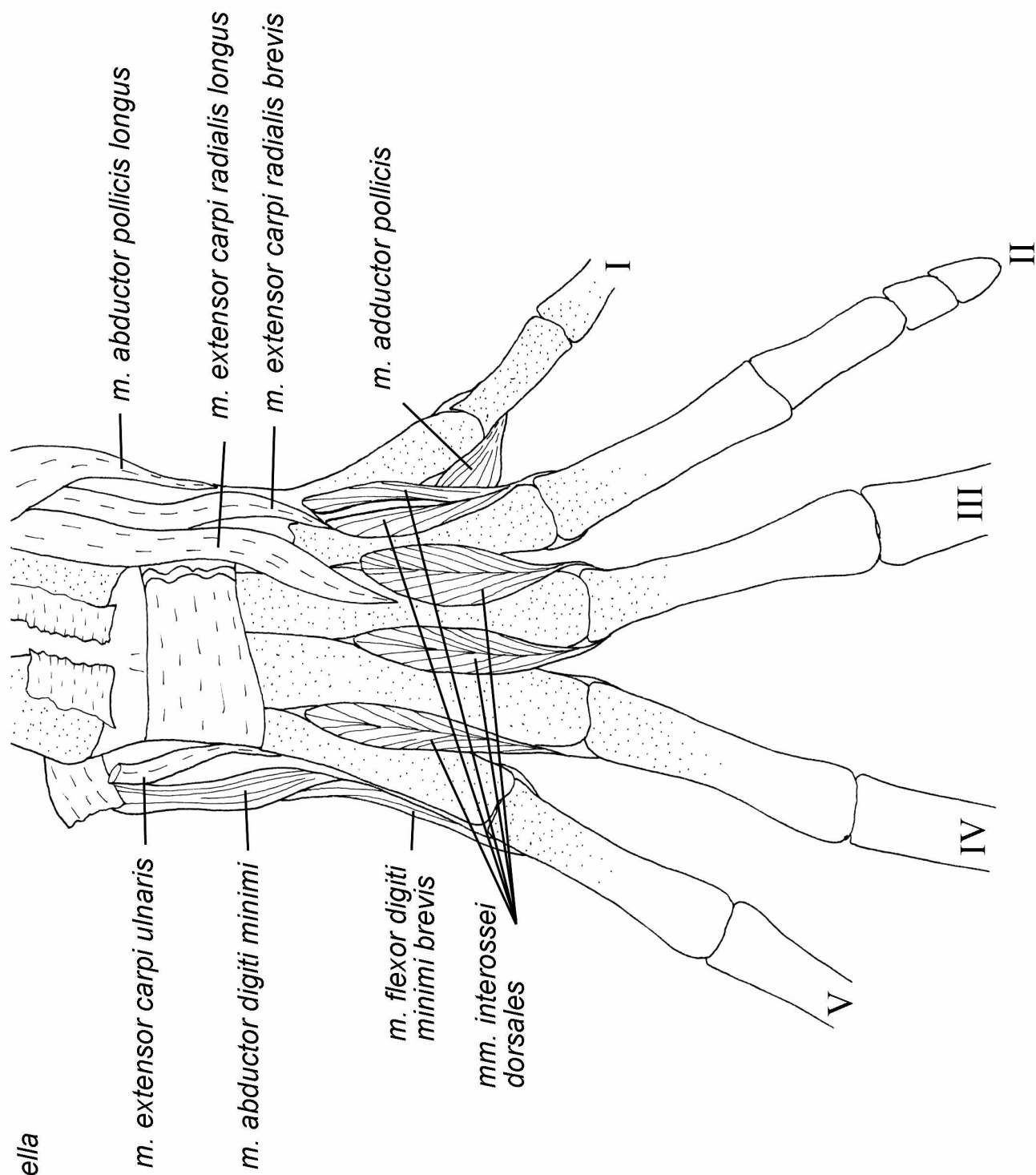


id. - mm. interossei dorsales
ip. - mm. interossei palmares
EDL - m. extensor digitorum lateralis
EDC - m. extensor digitorum communis



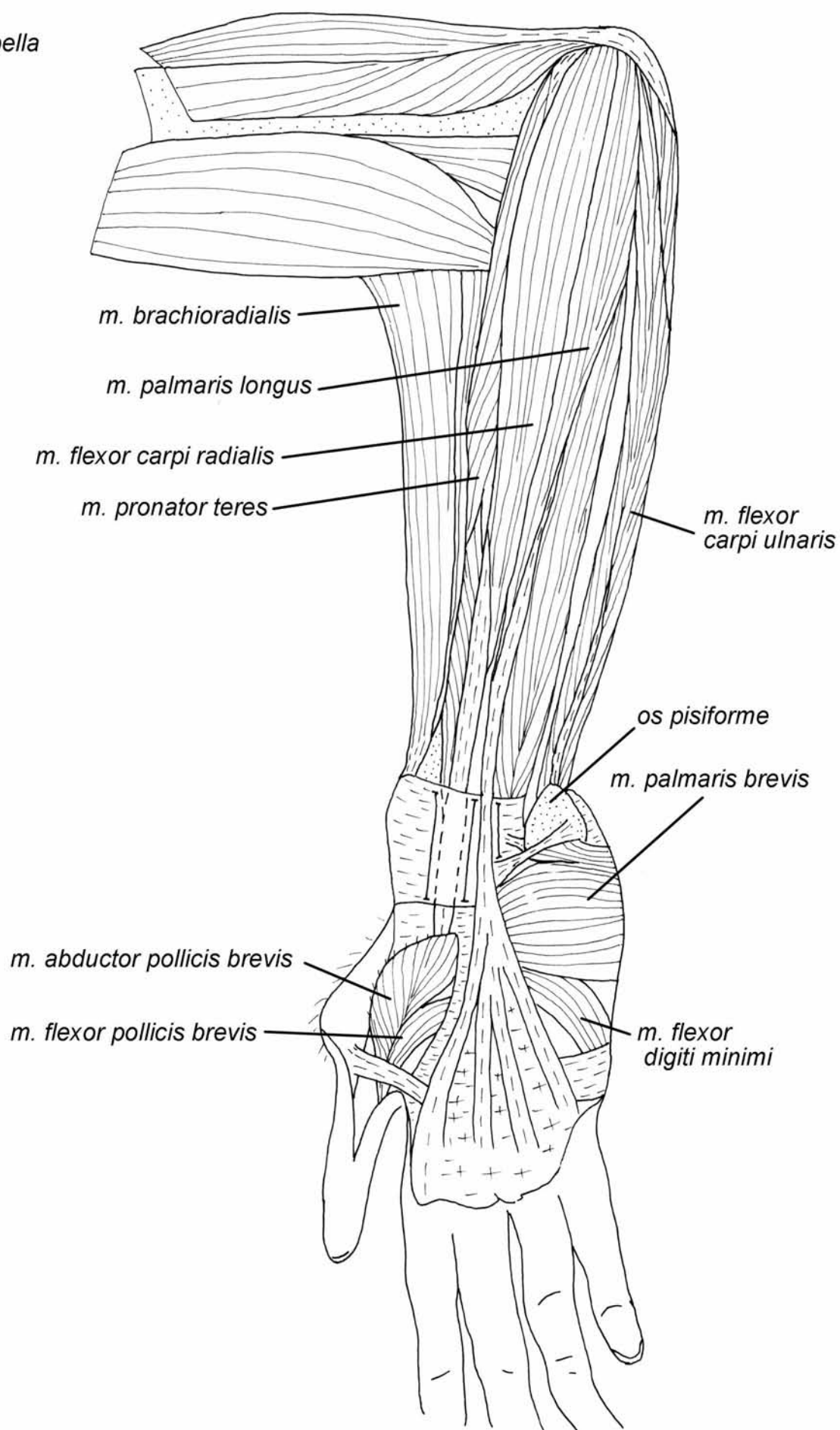
Строение мышц разгибательной поверхности кисти Sarajus apella

Sapajus apella

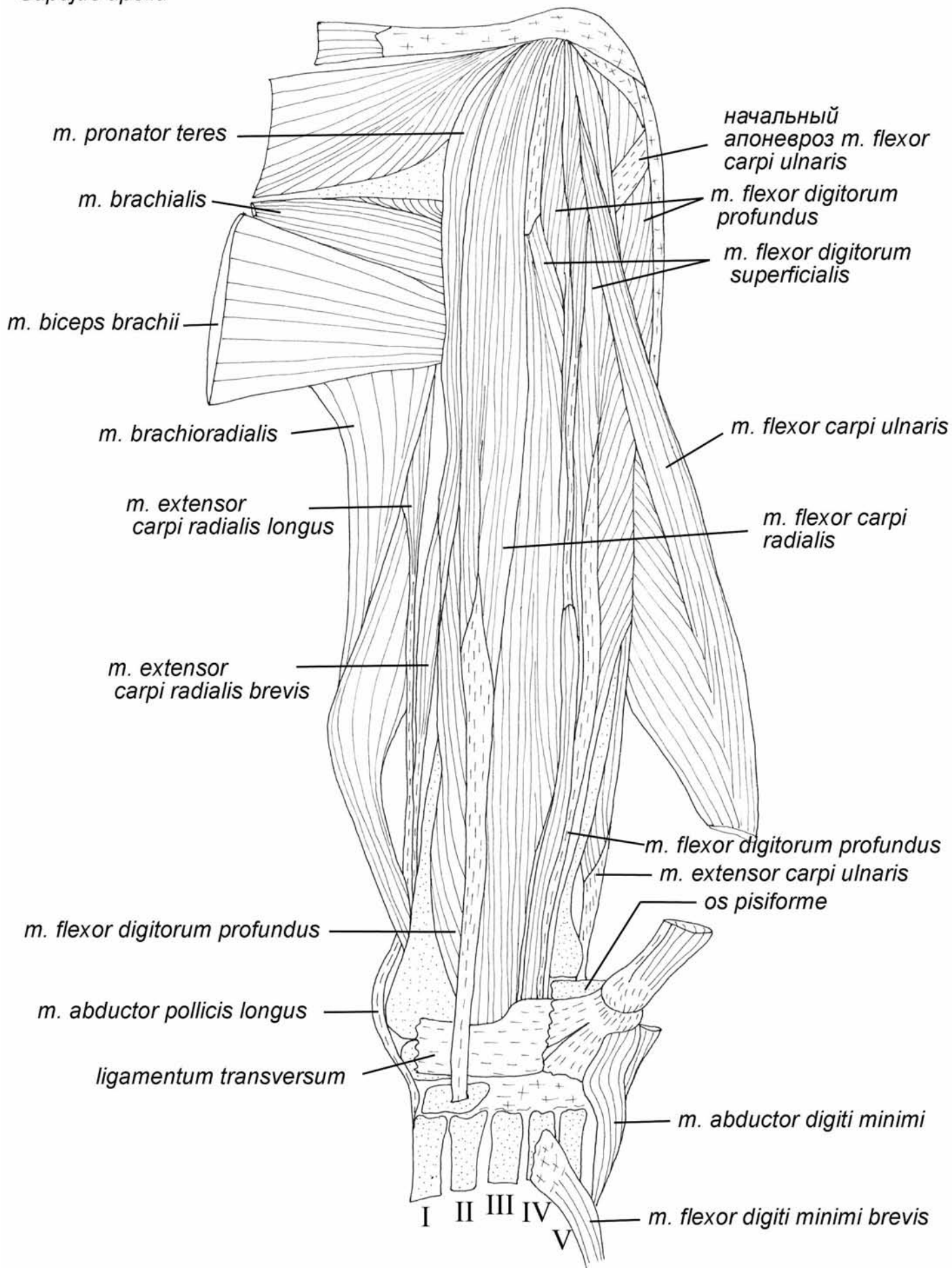


Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Sapajus apella*

Sapajus apella

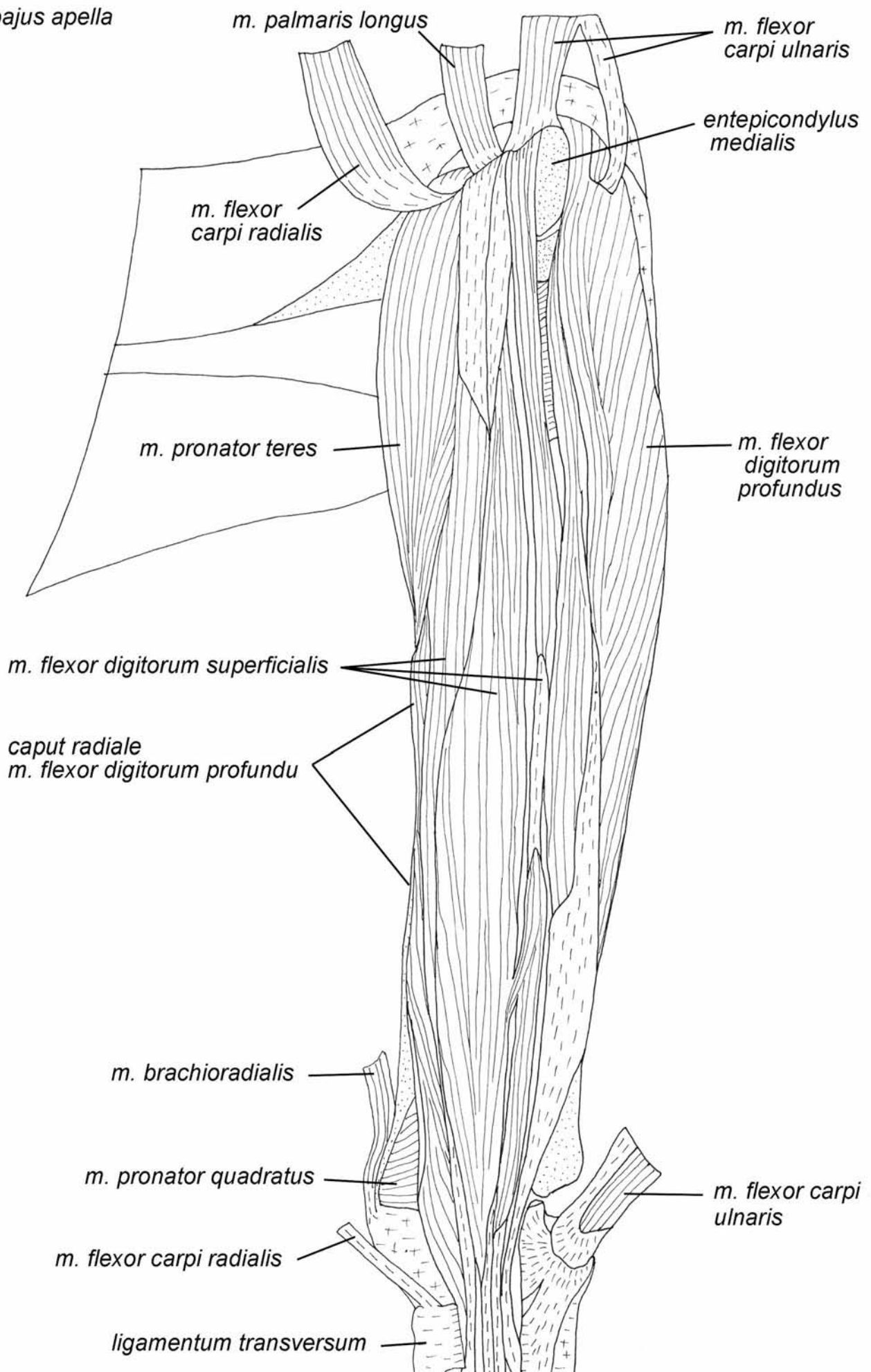


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*

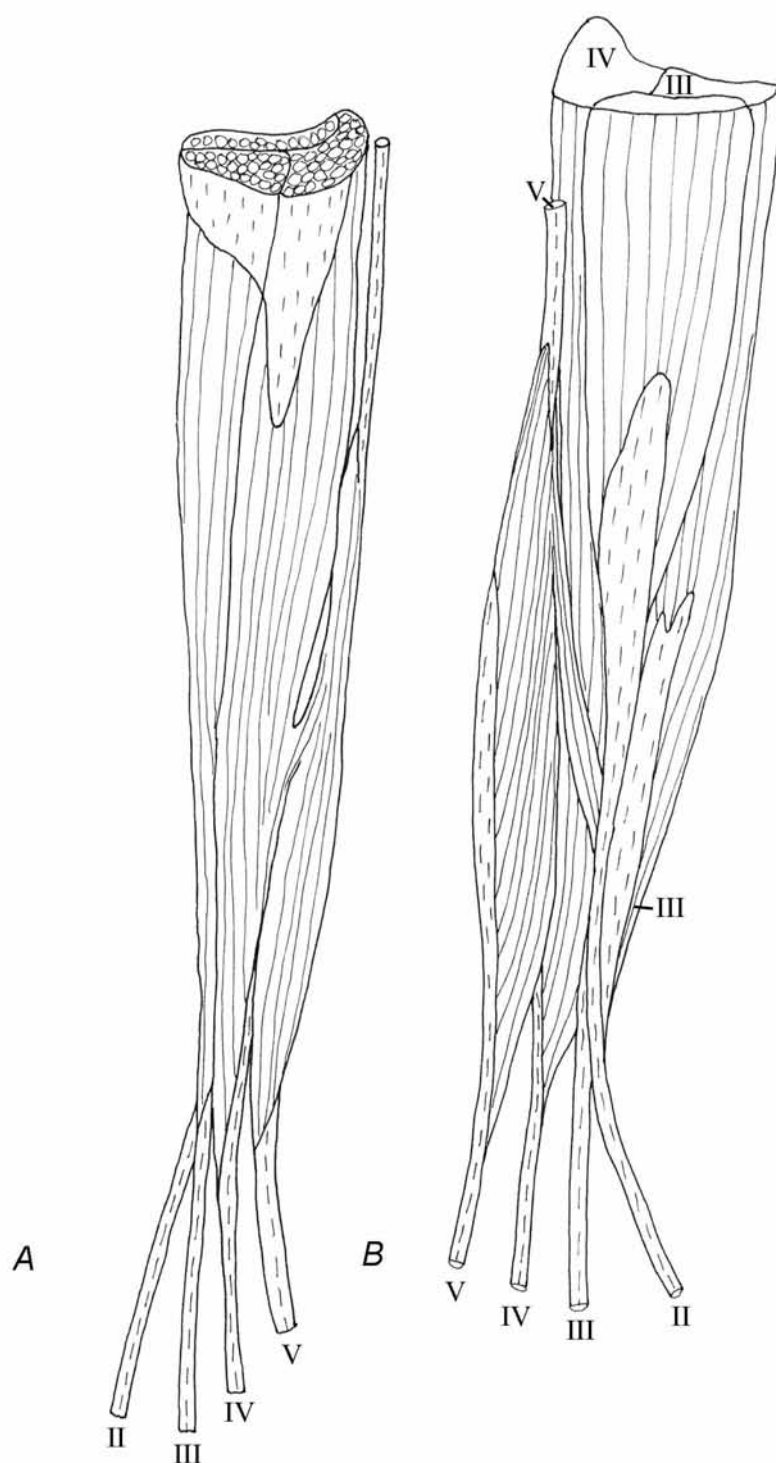


Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*

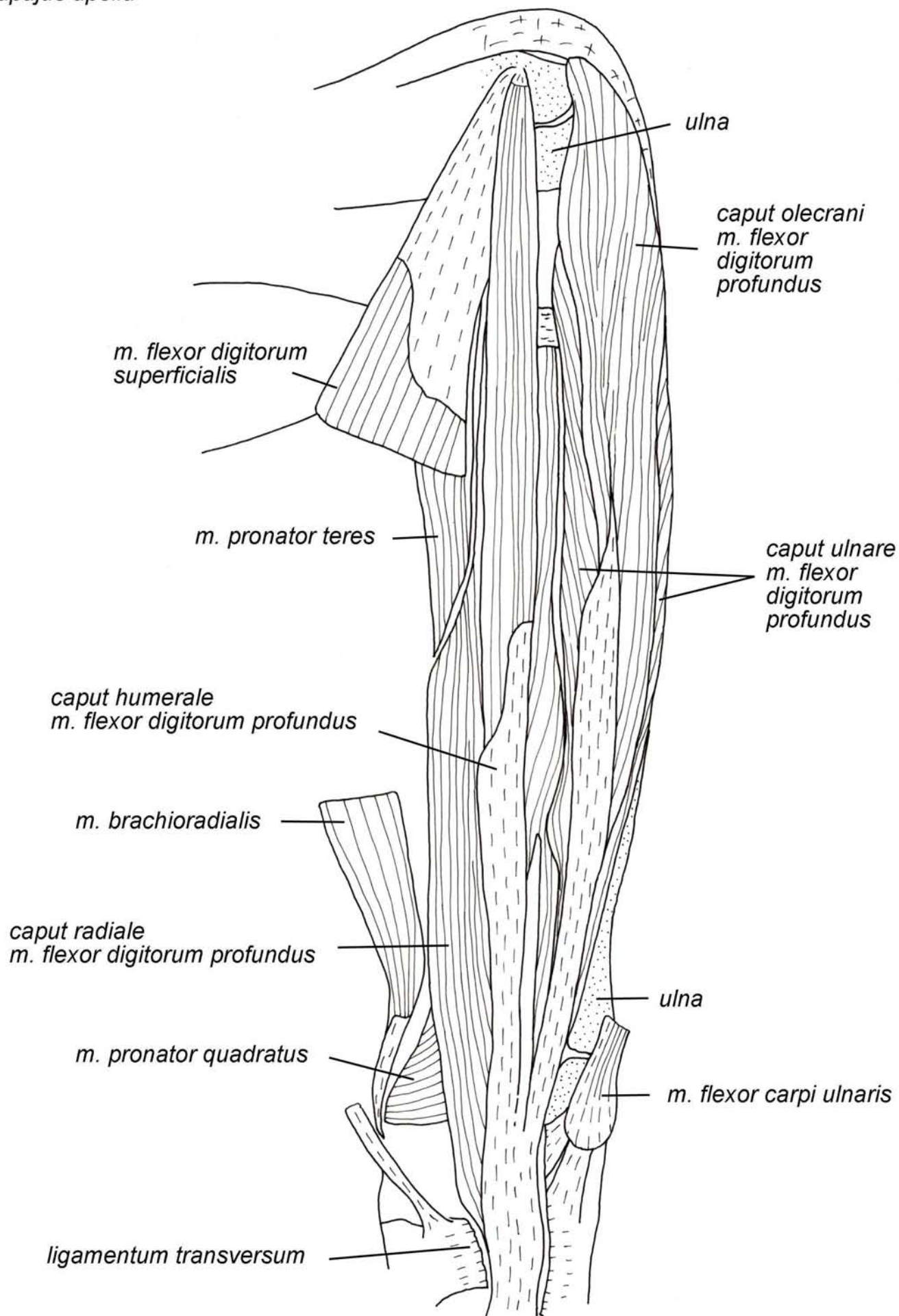
Sapajus apella



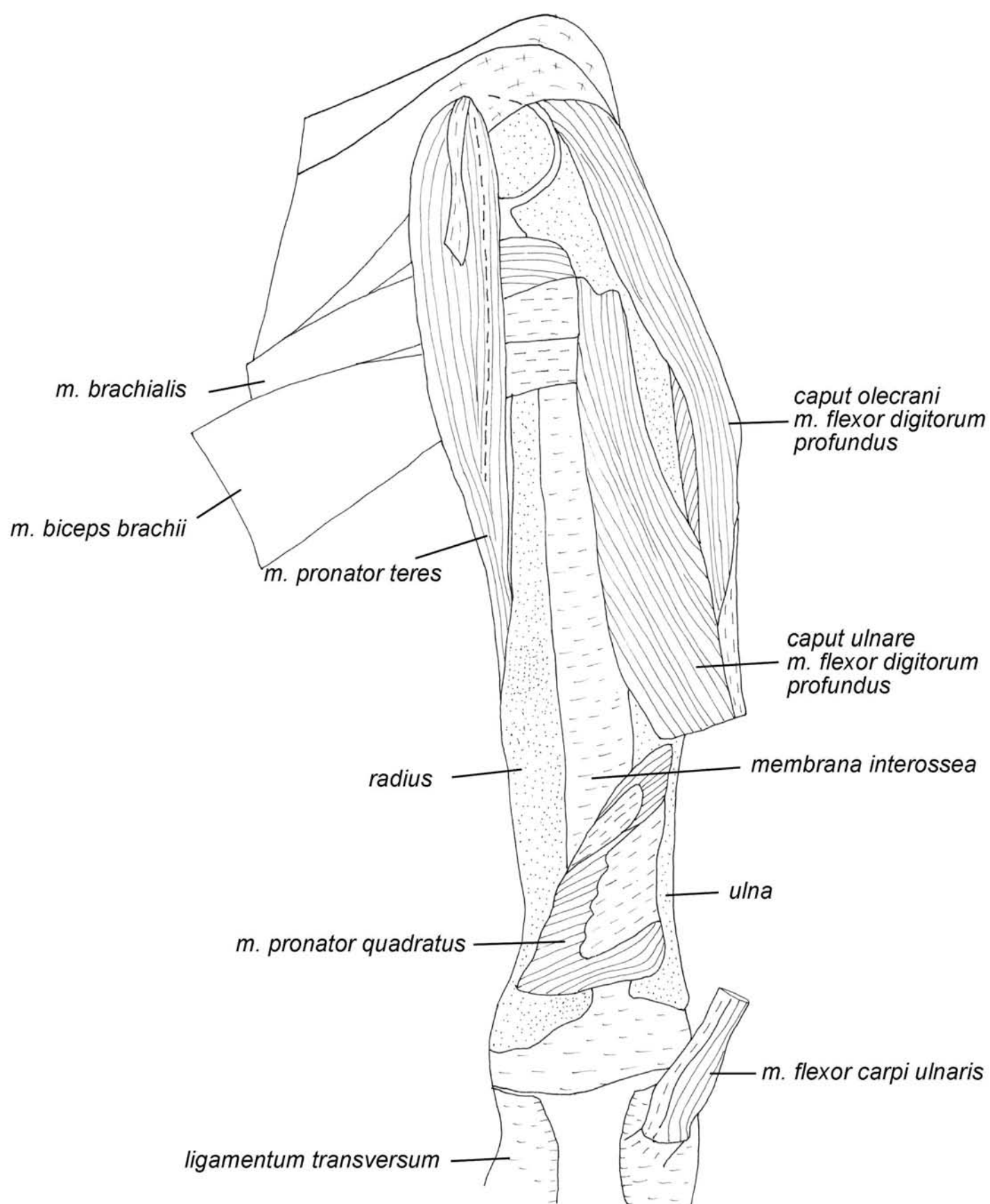
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*



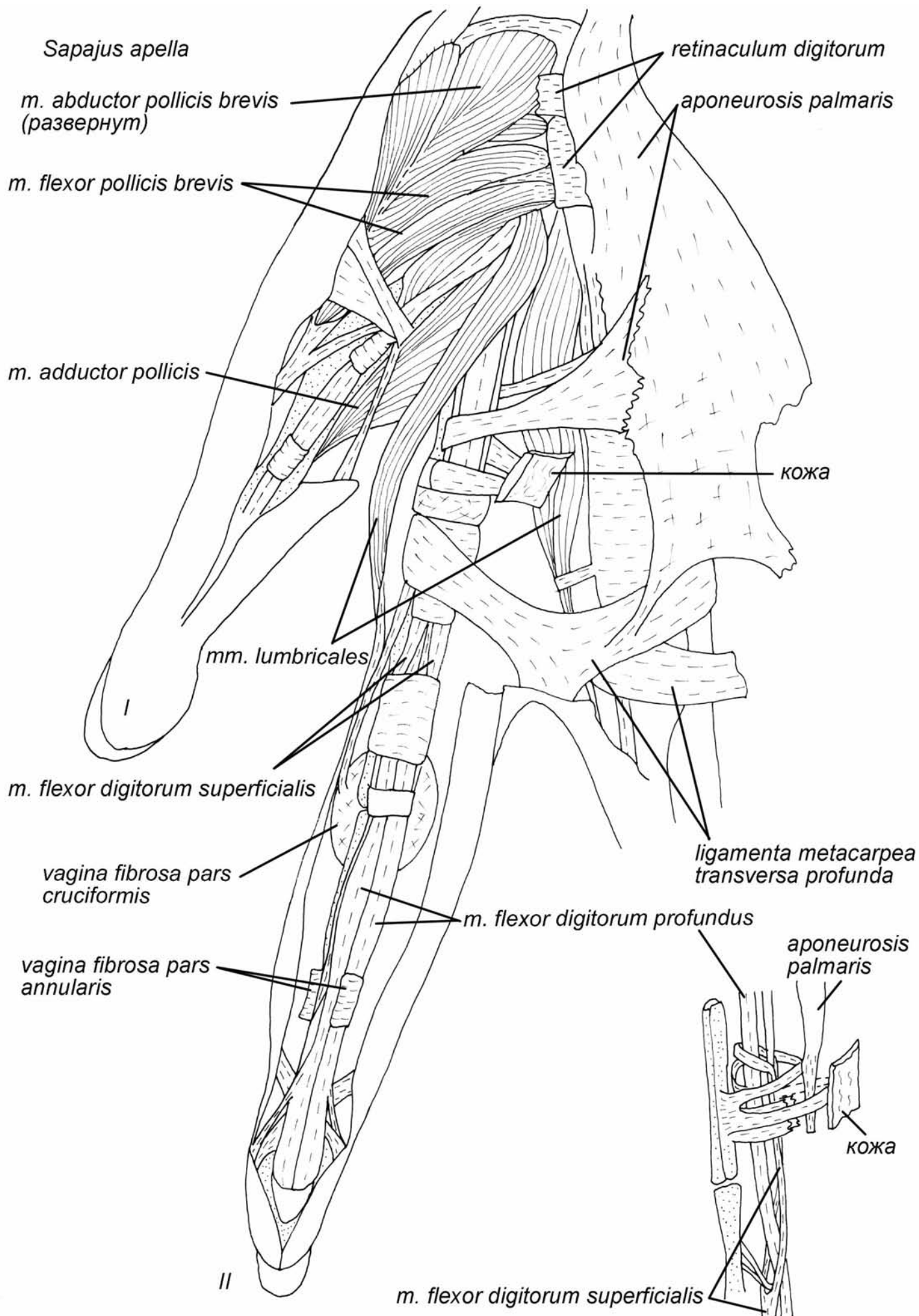
Строение м. flexor digitorum superficialis *Sapajus apella* (A - вид с поверхности, B - вид на внутреннюю поверхность мускула)



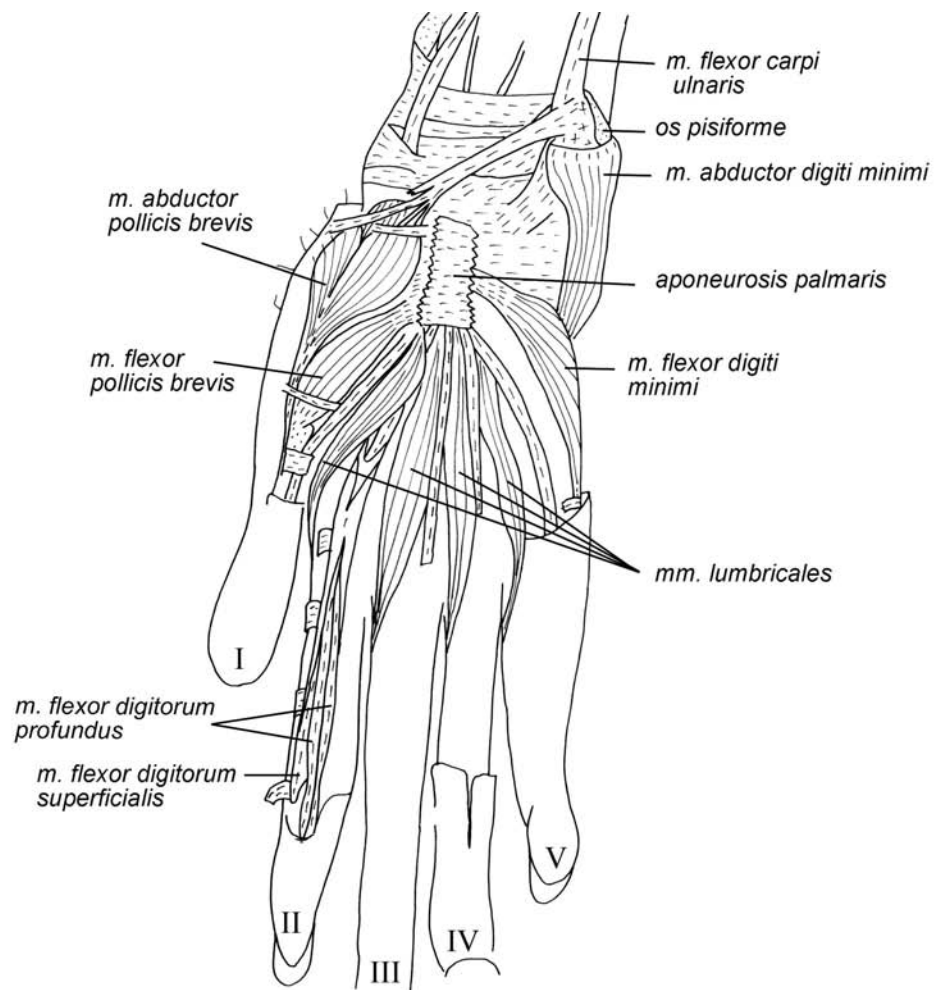
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*



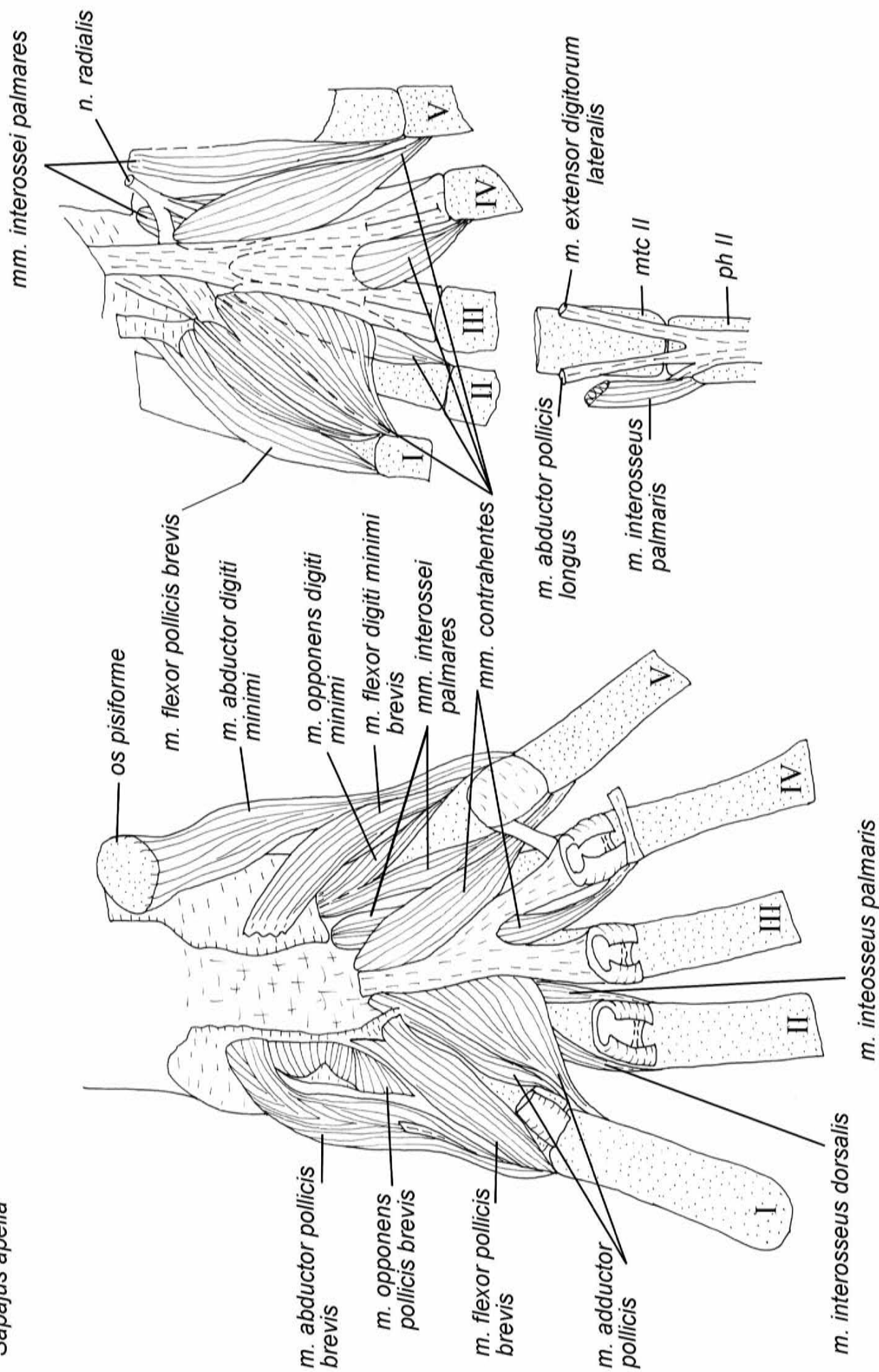
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Sapajus apella*



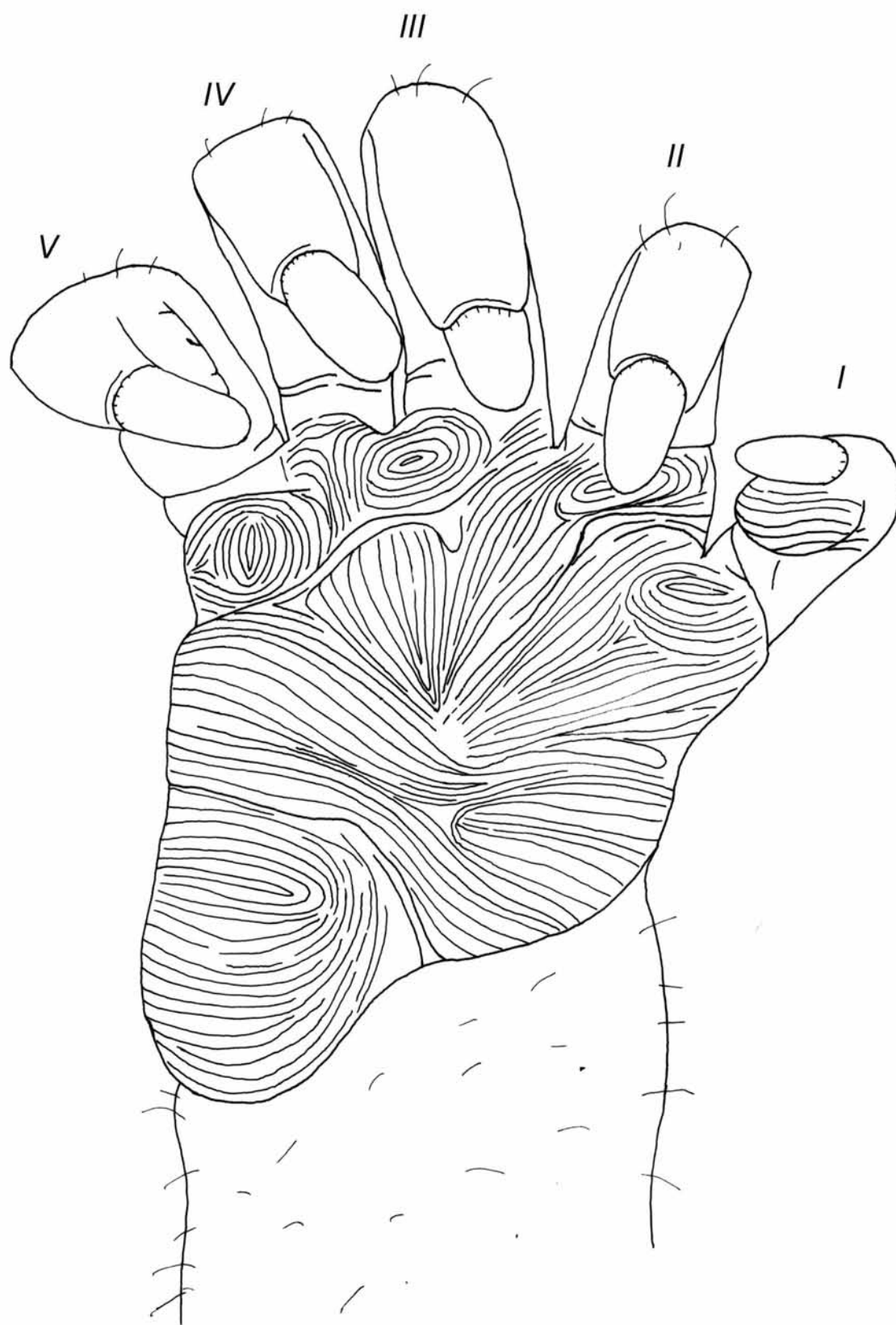
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Sapajus apella*



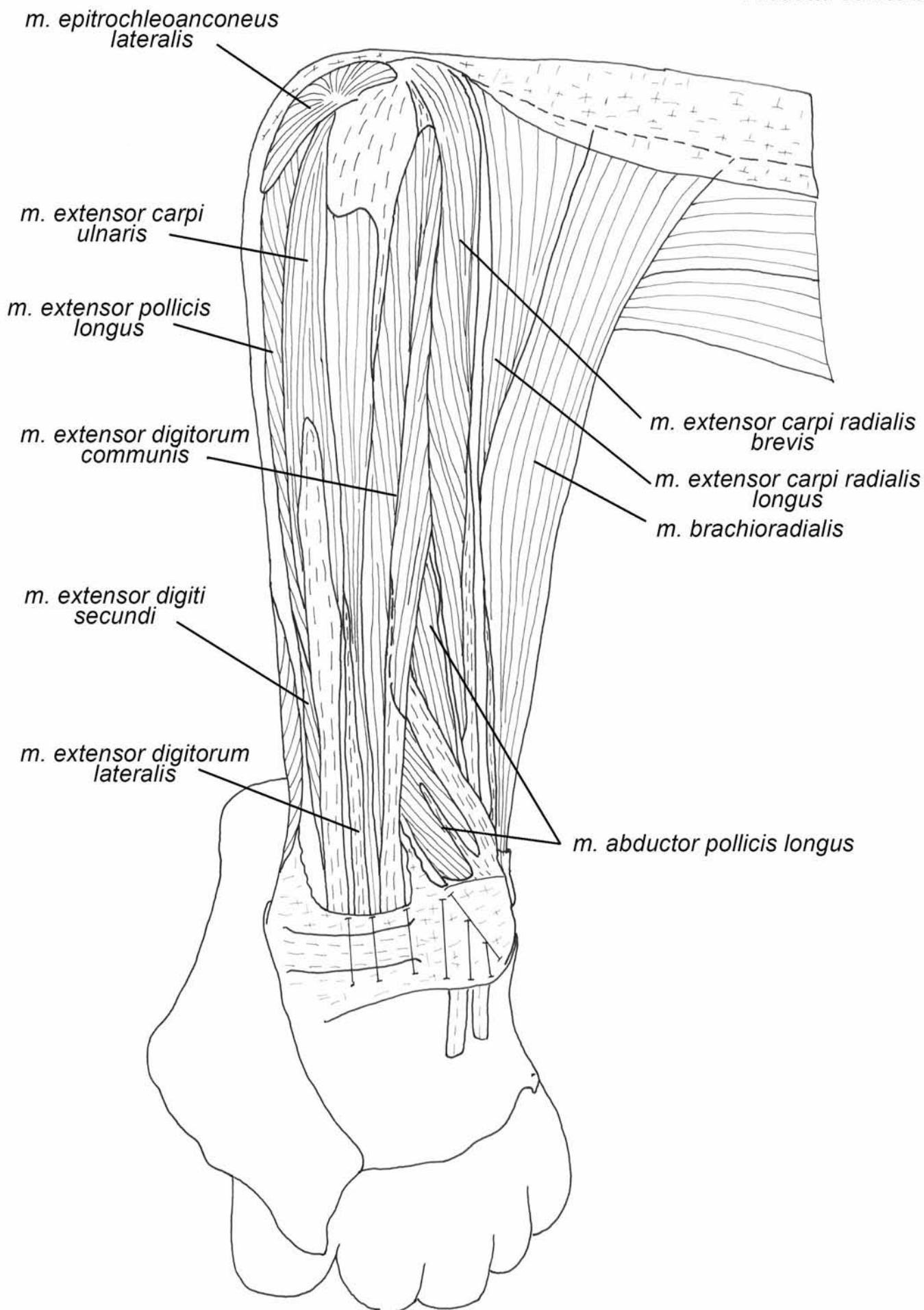
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Sapajus apella*



Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Sapajus apella*



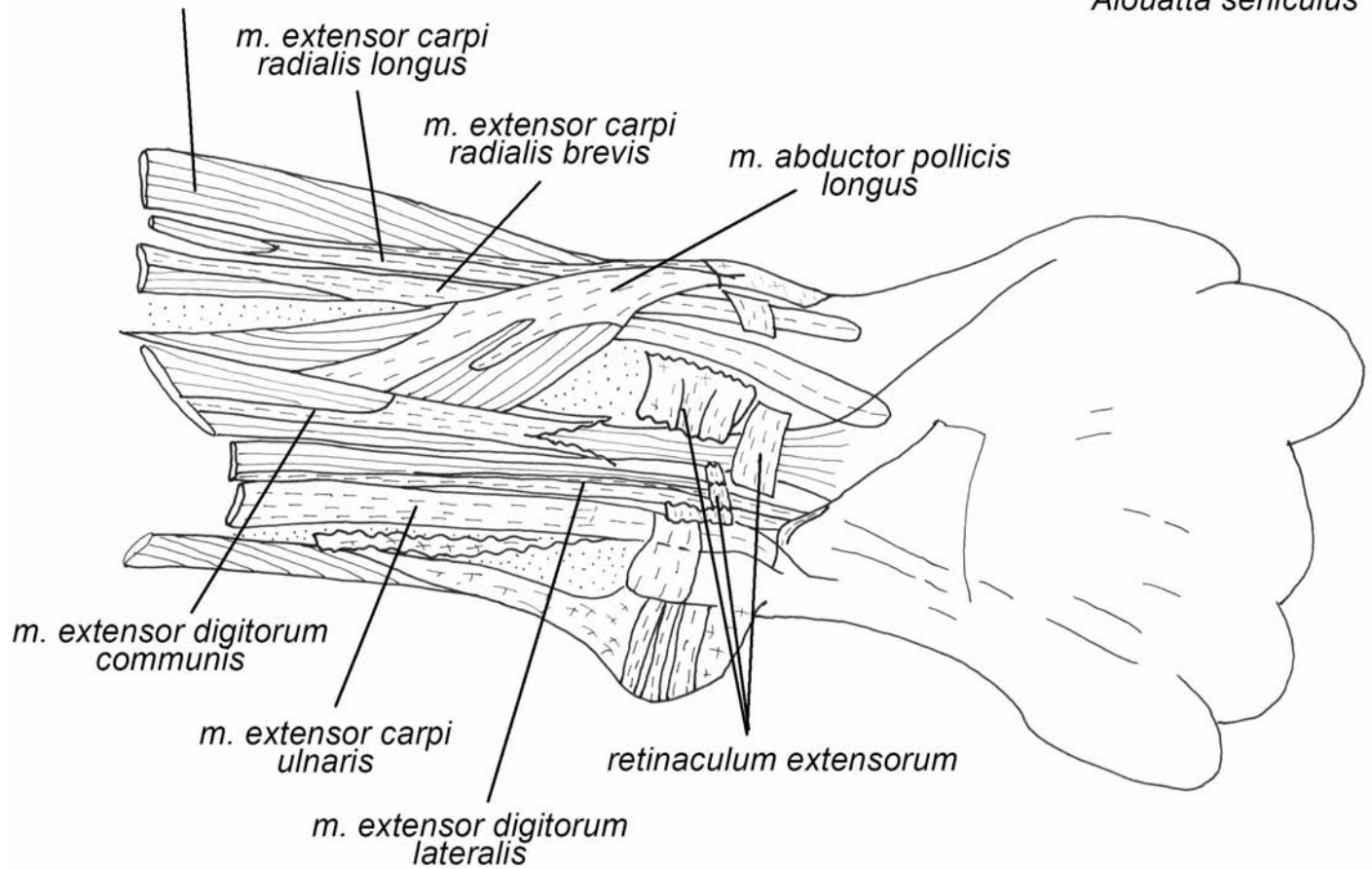
Ладонь *Alouatta seniculus*



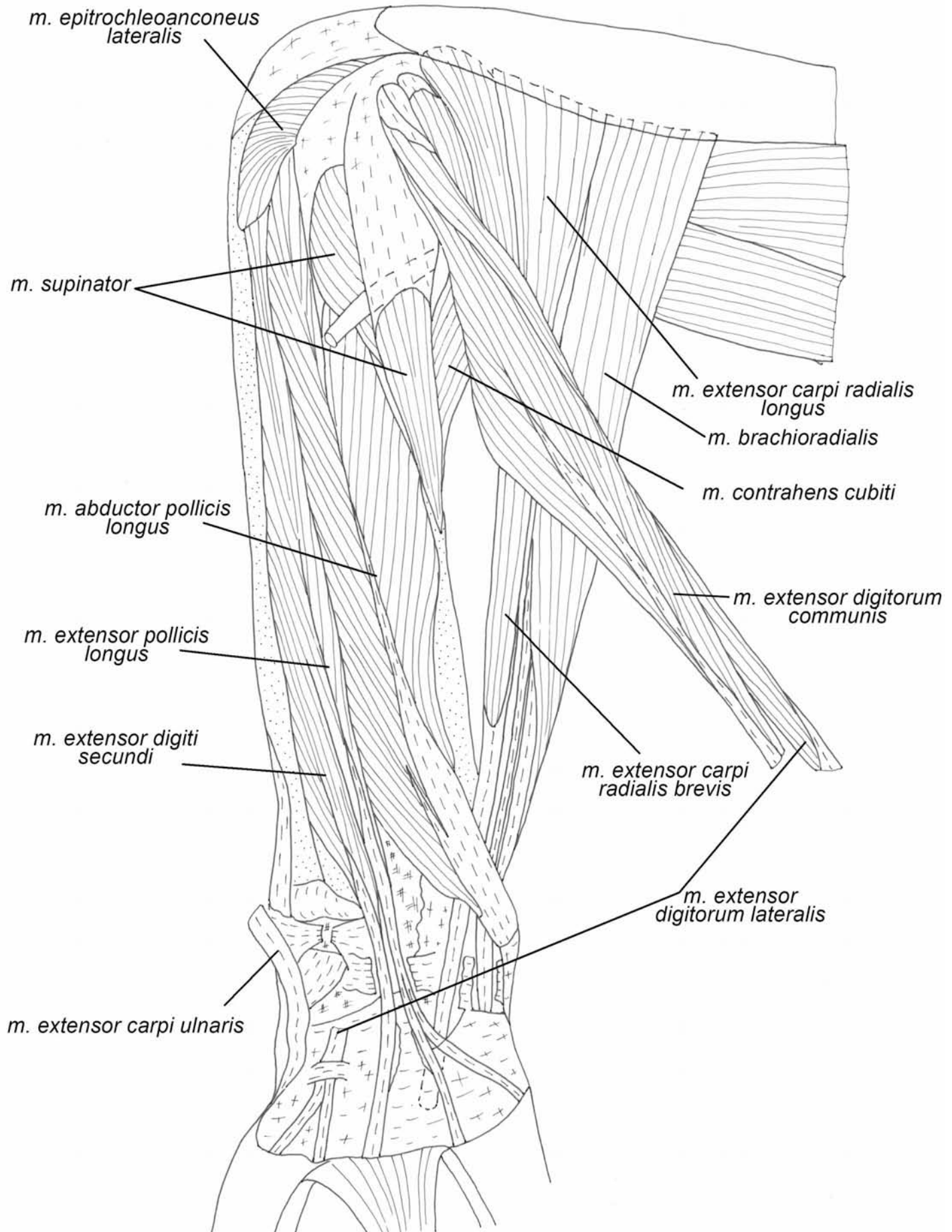
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*

m. brachioradialis

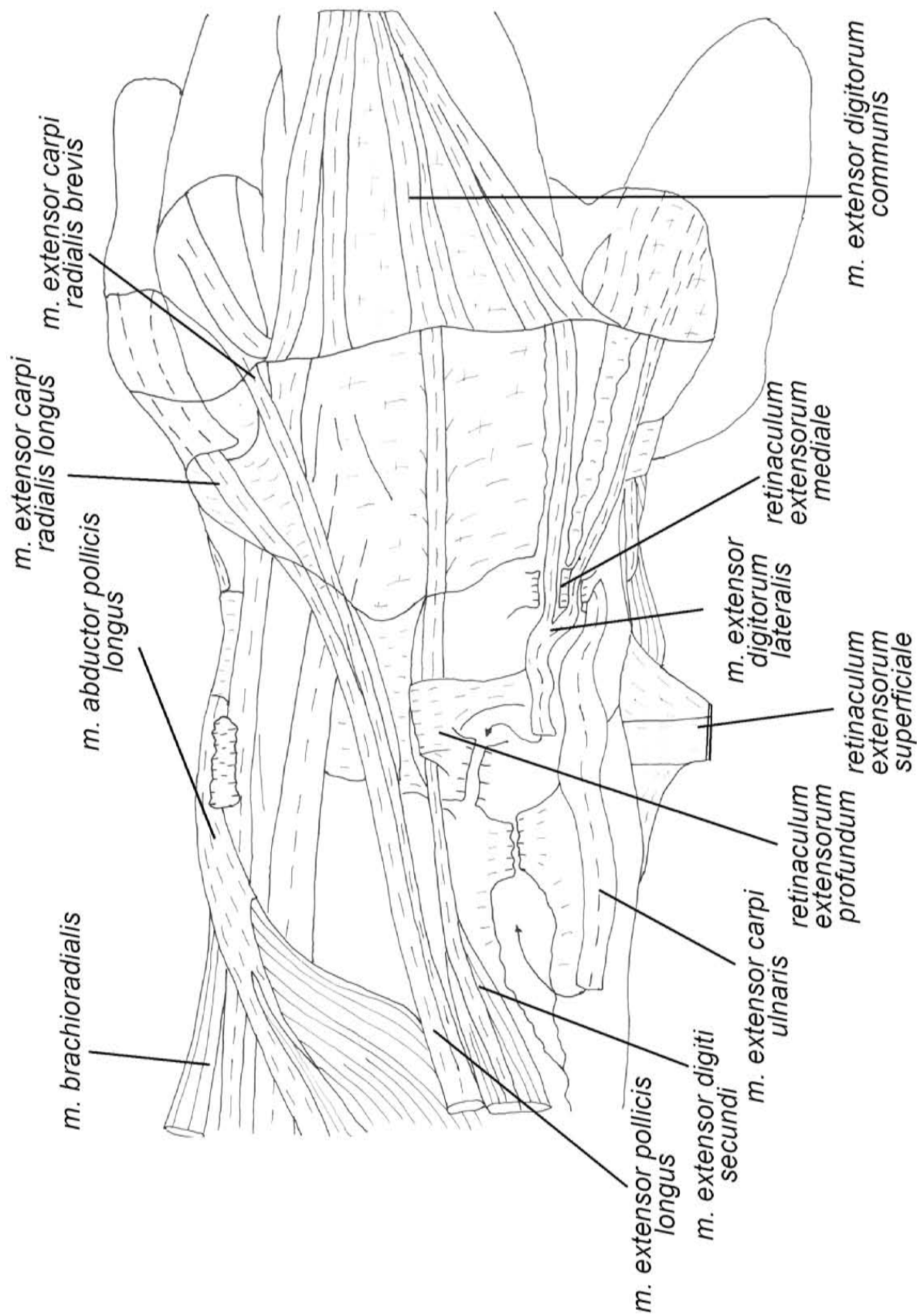
Alouatta seniculus



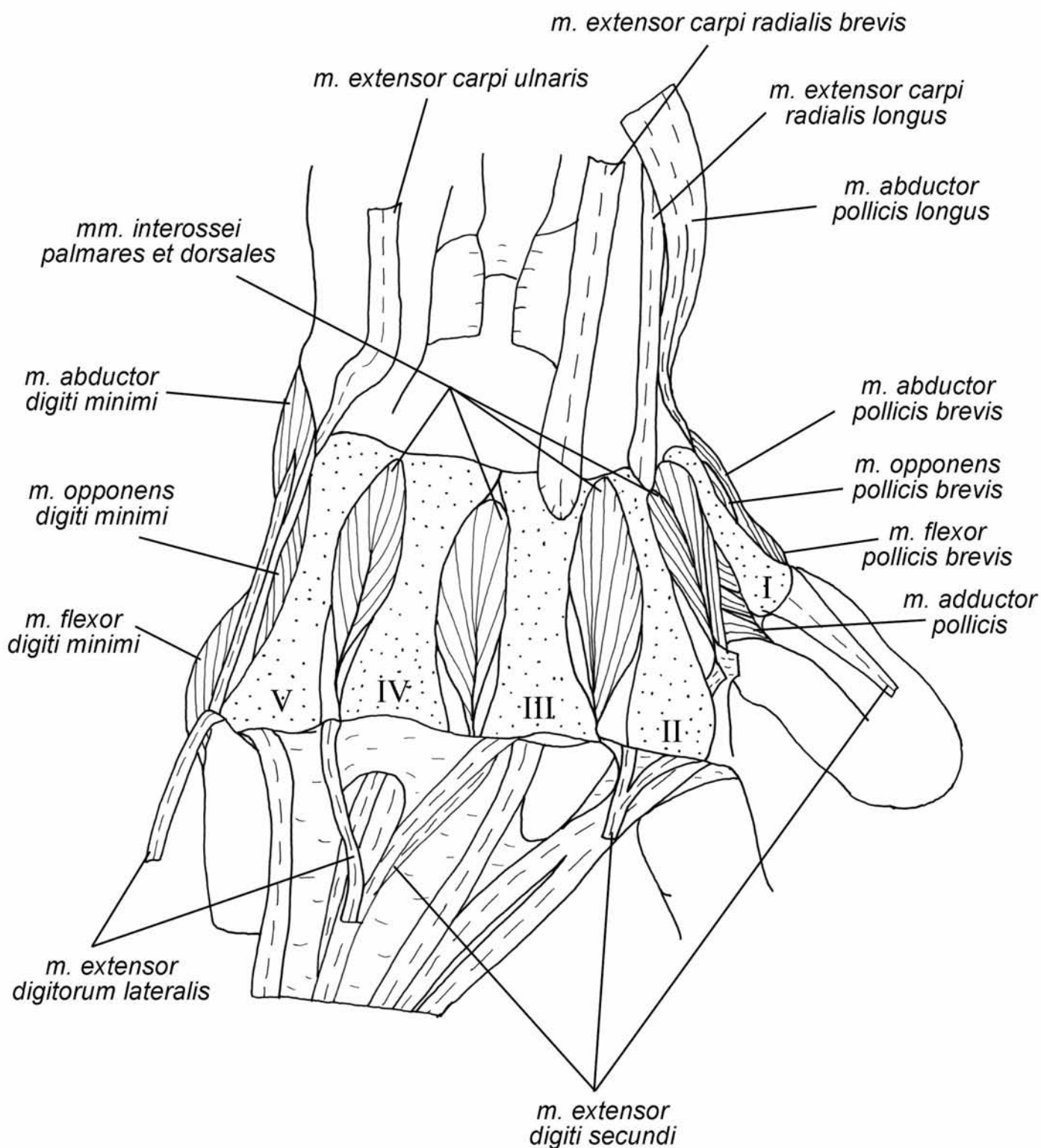
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



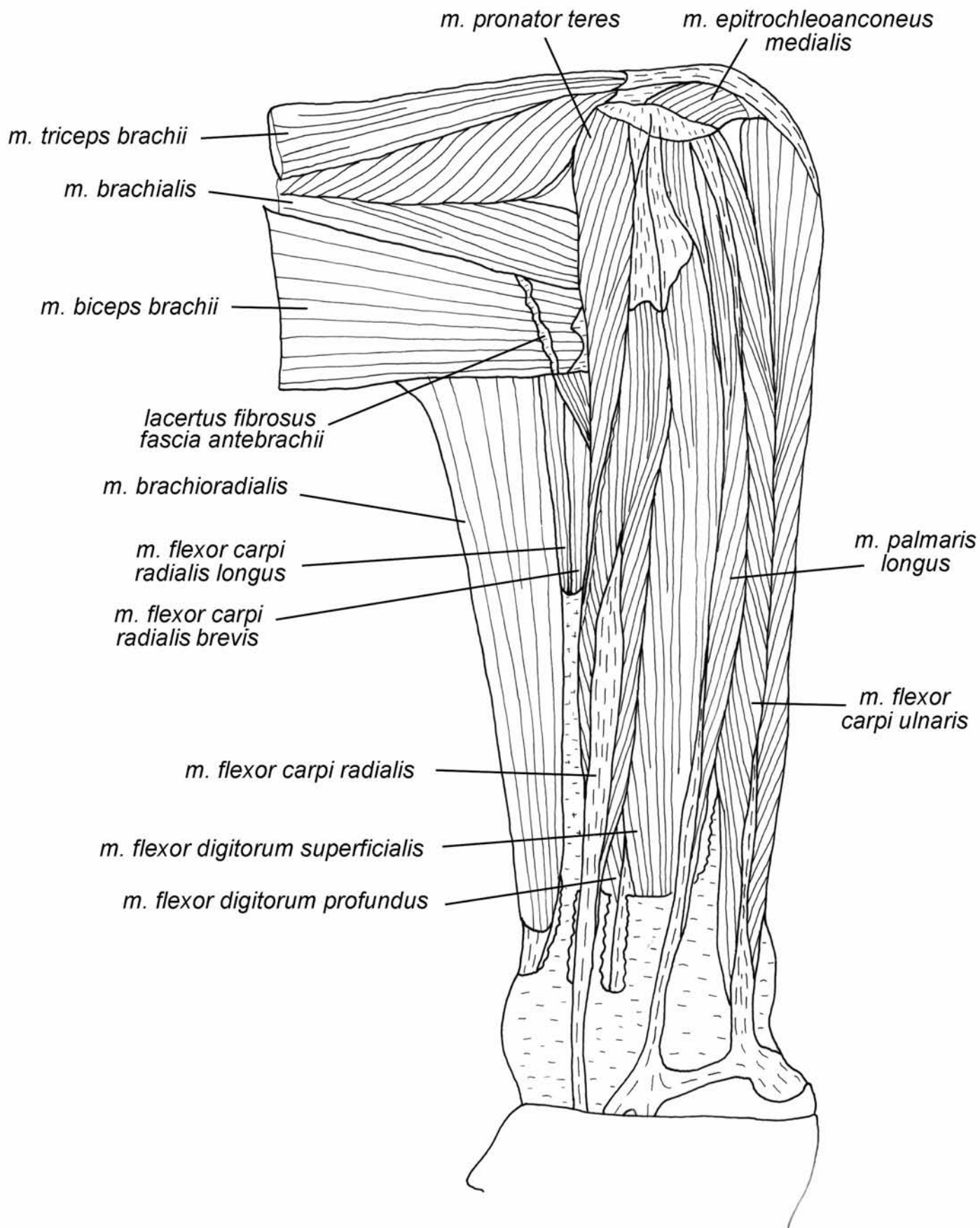
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



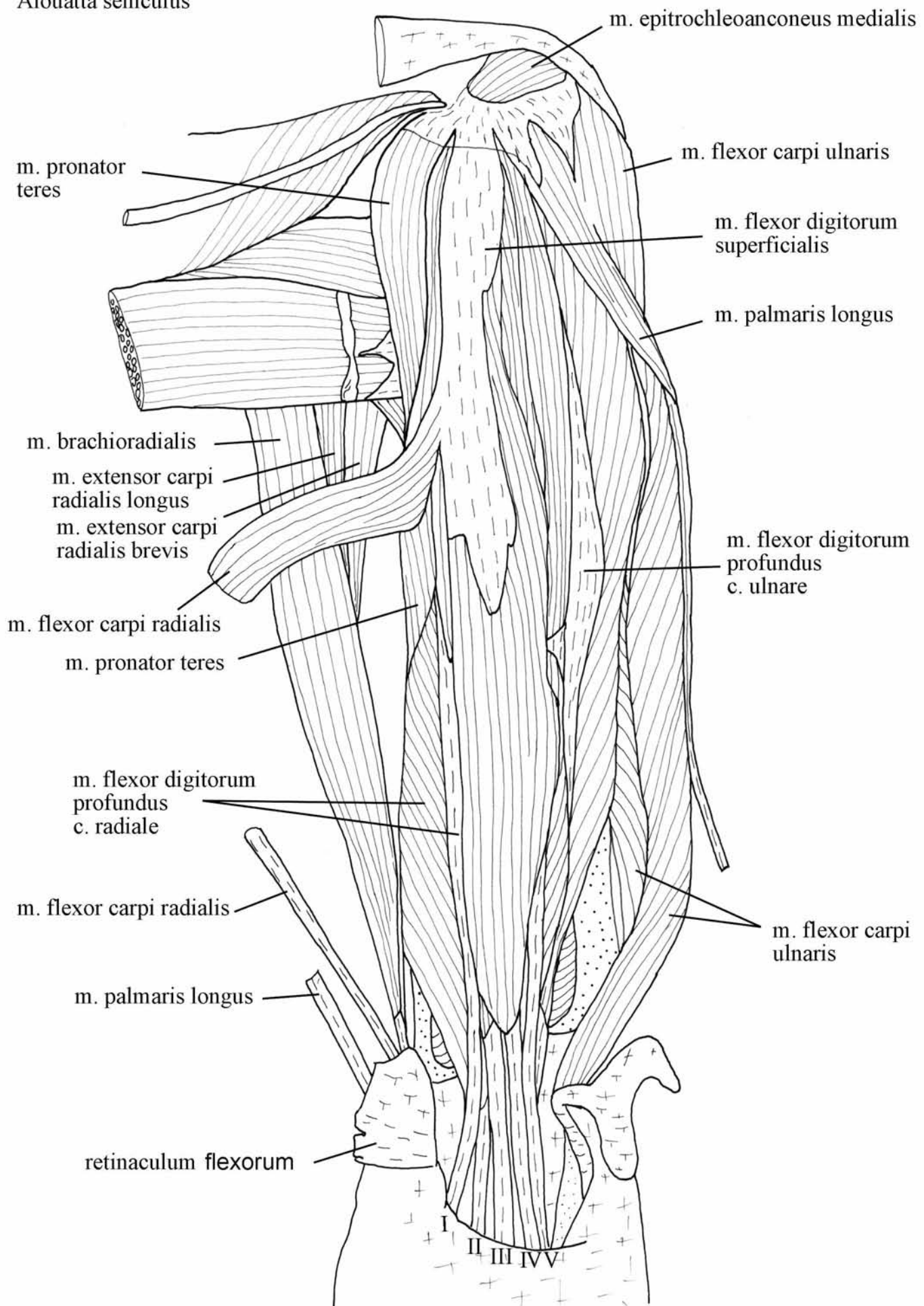
Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



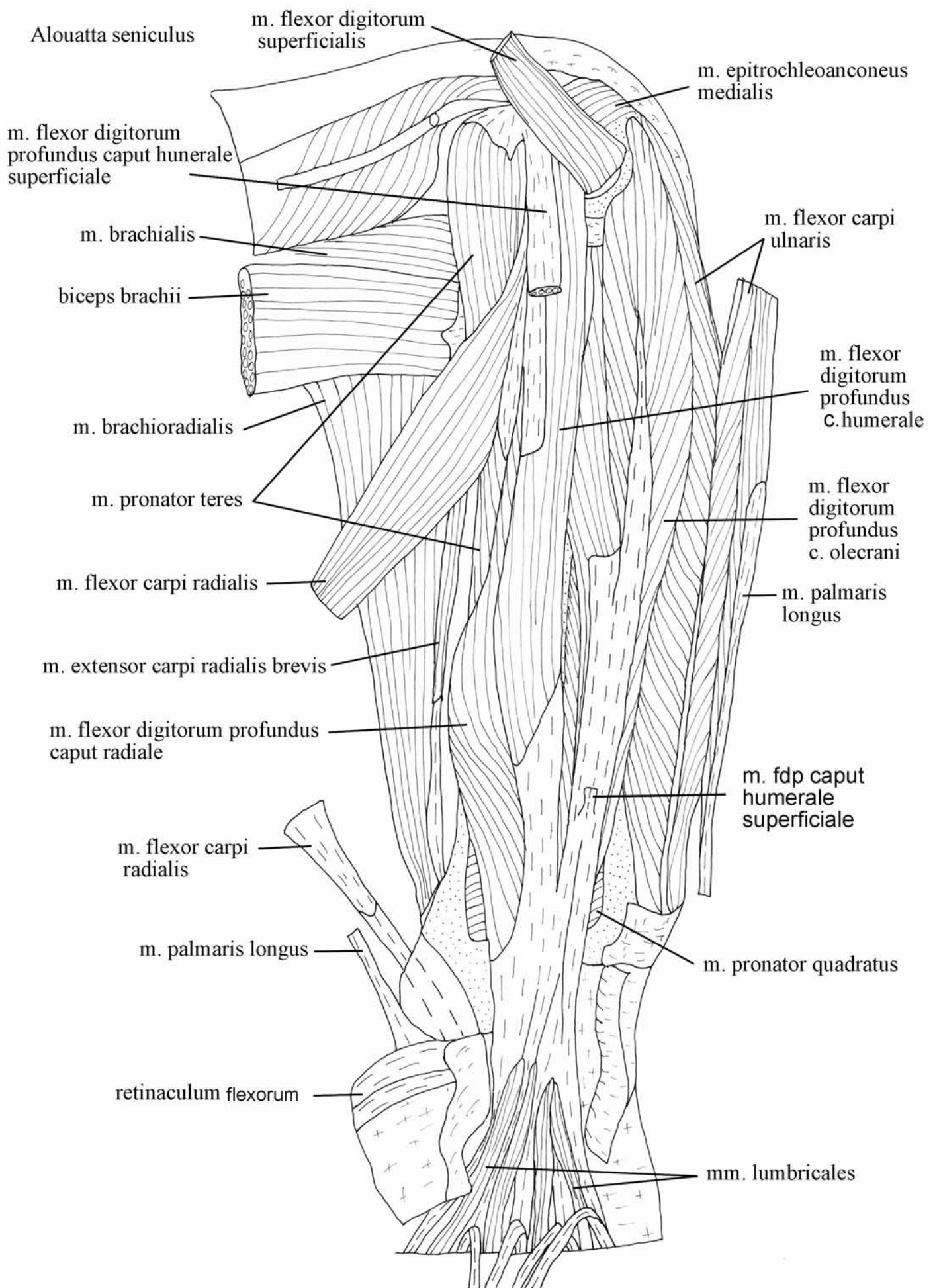
Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



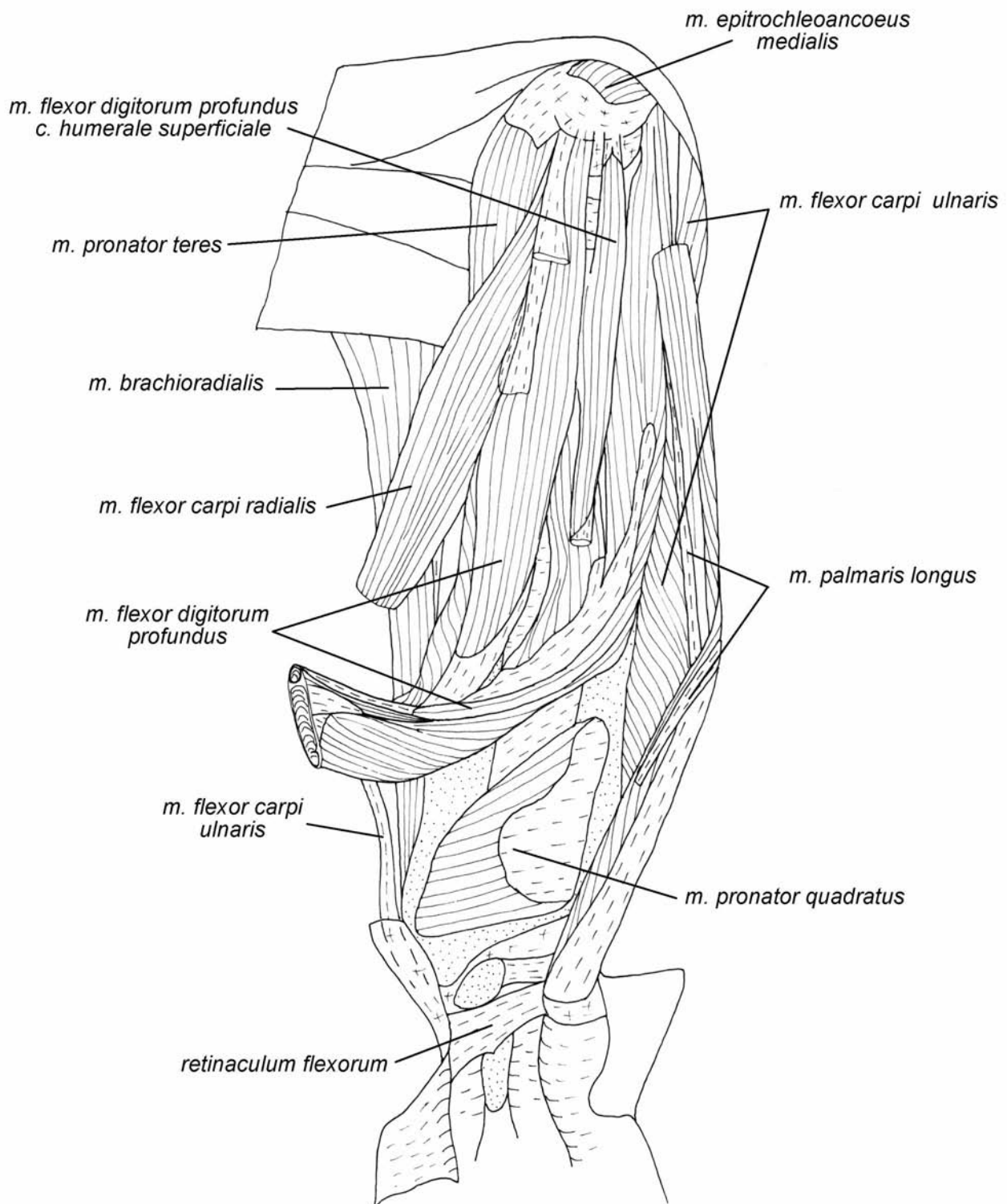
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



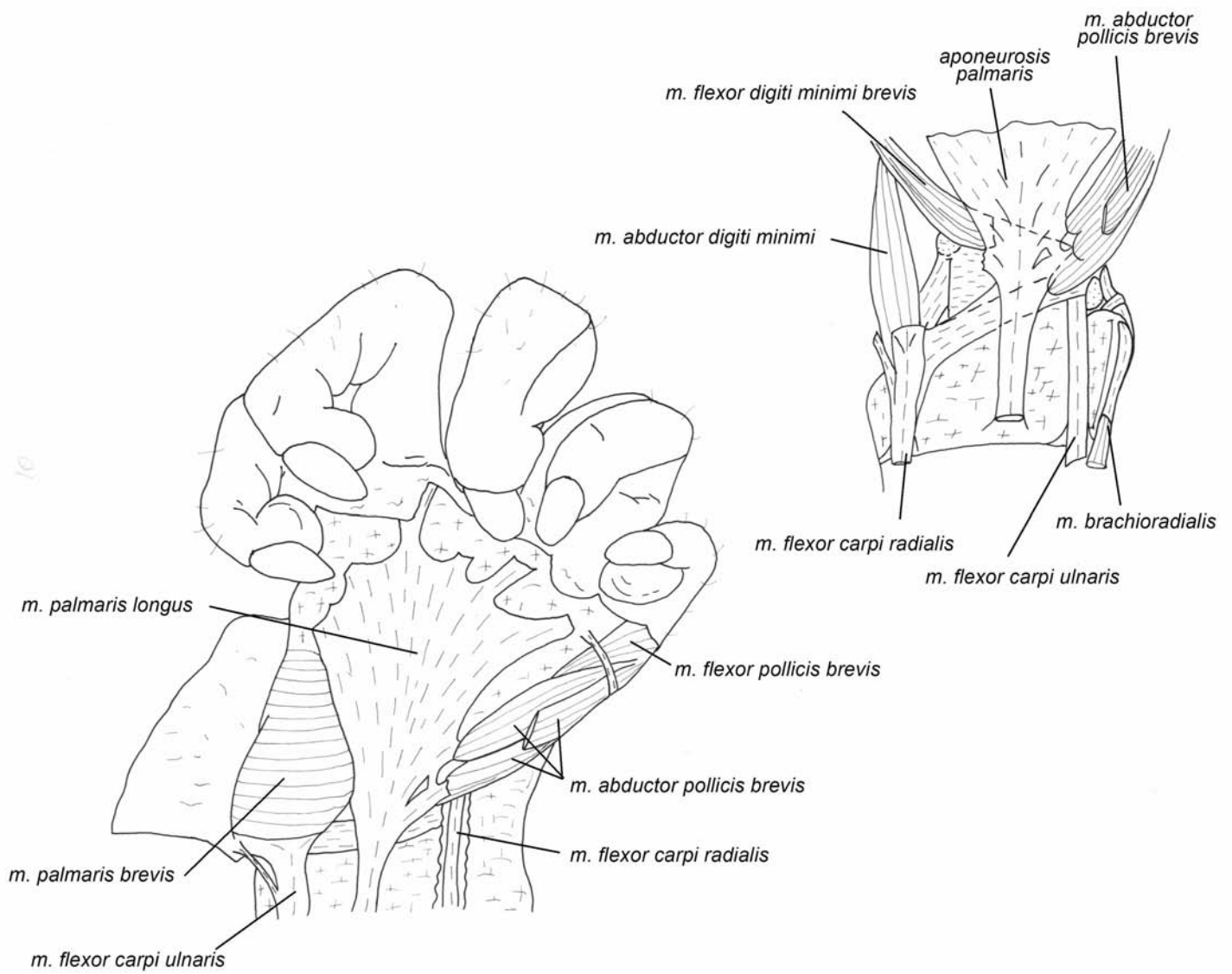
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



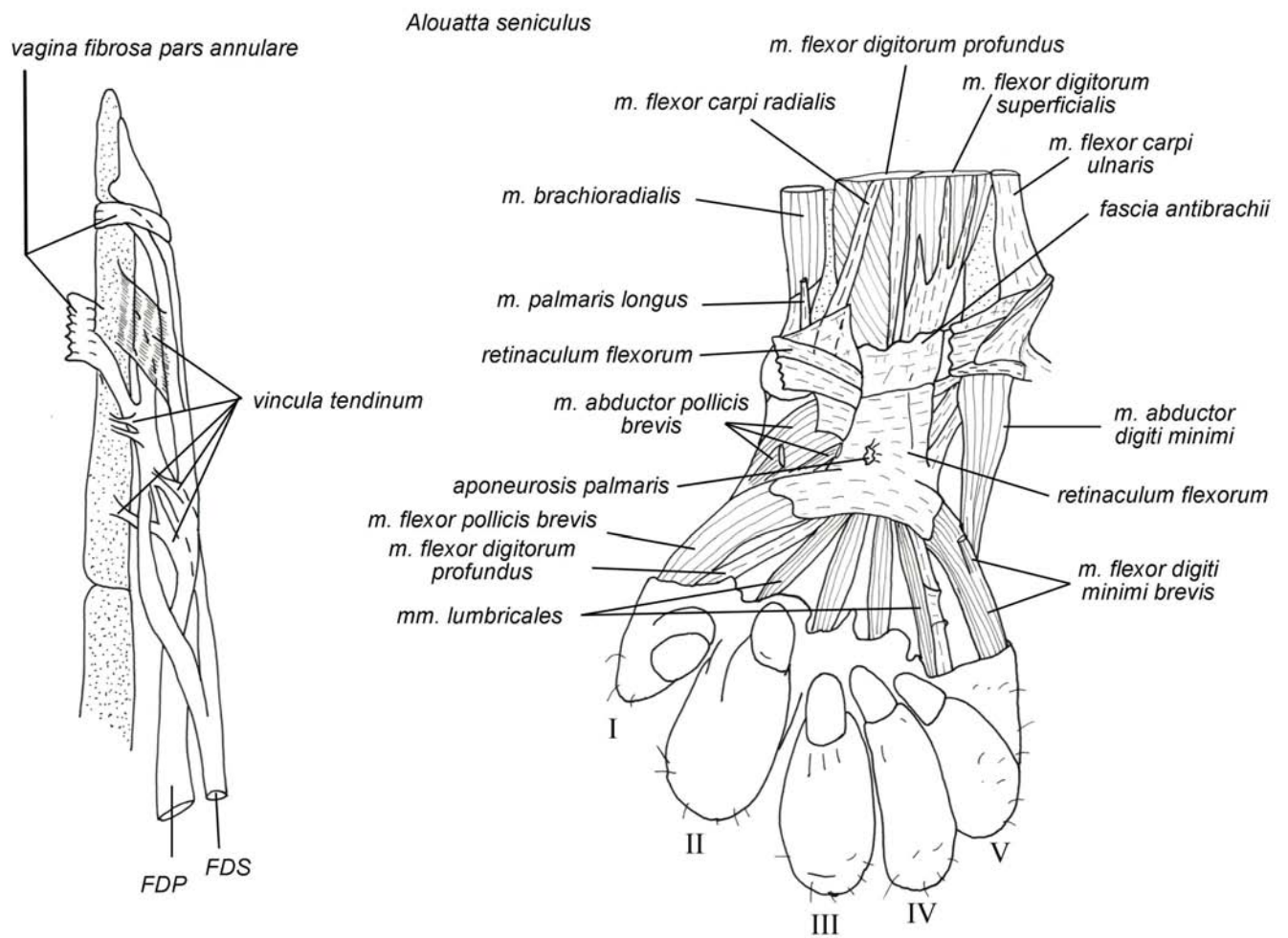
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



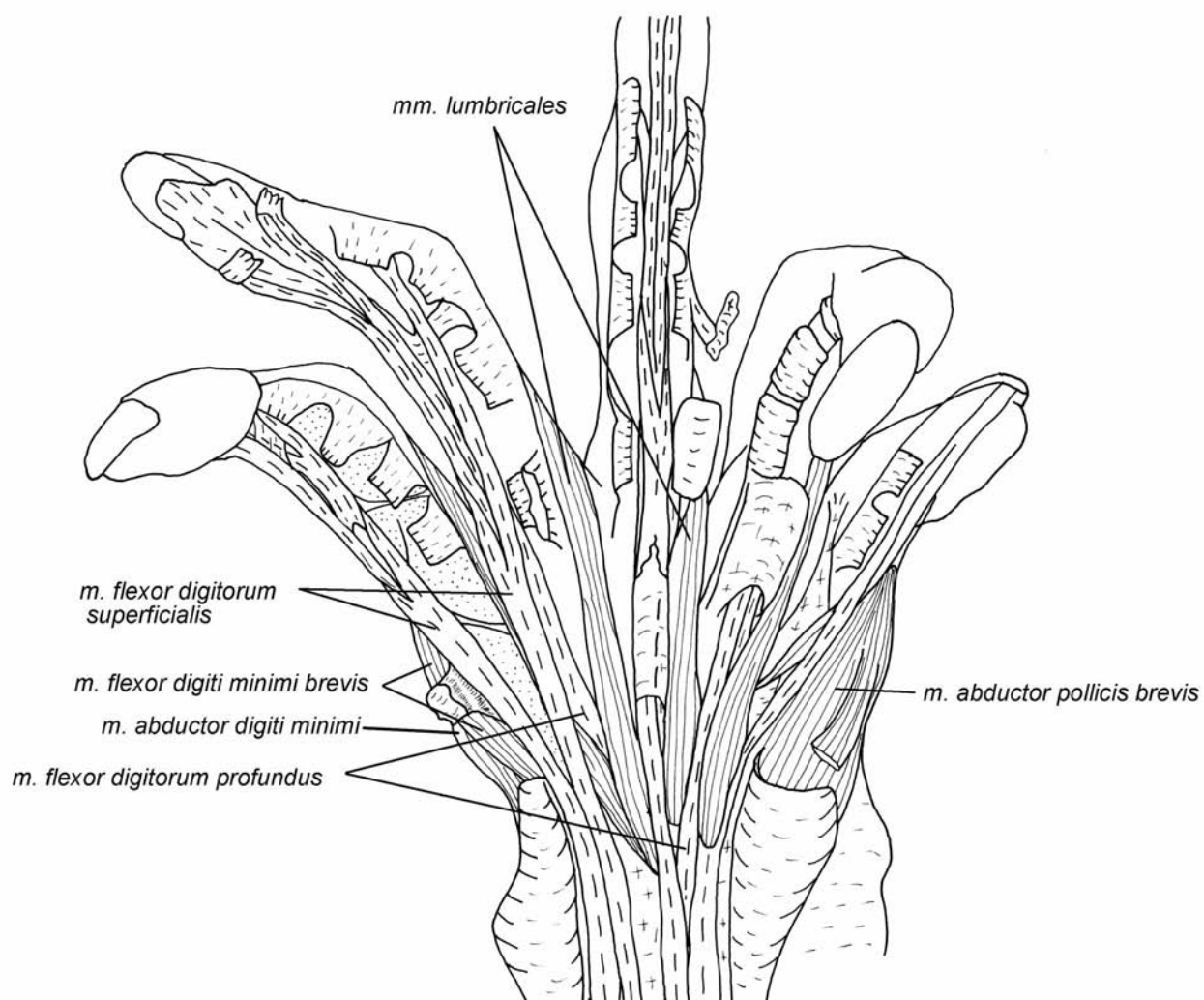
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Alouatta seniculus*



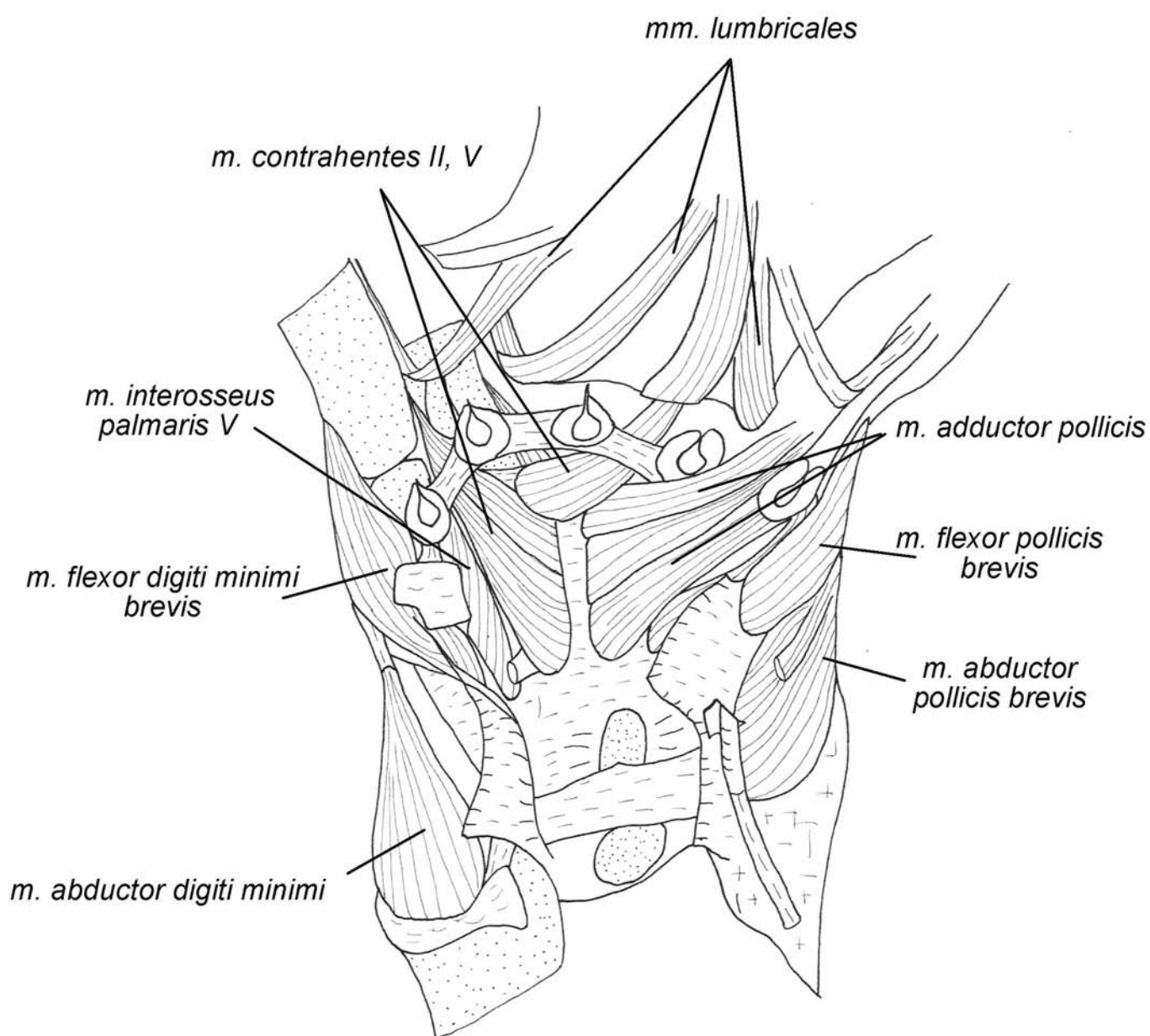
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



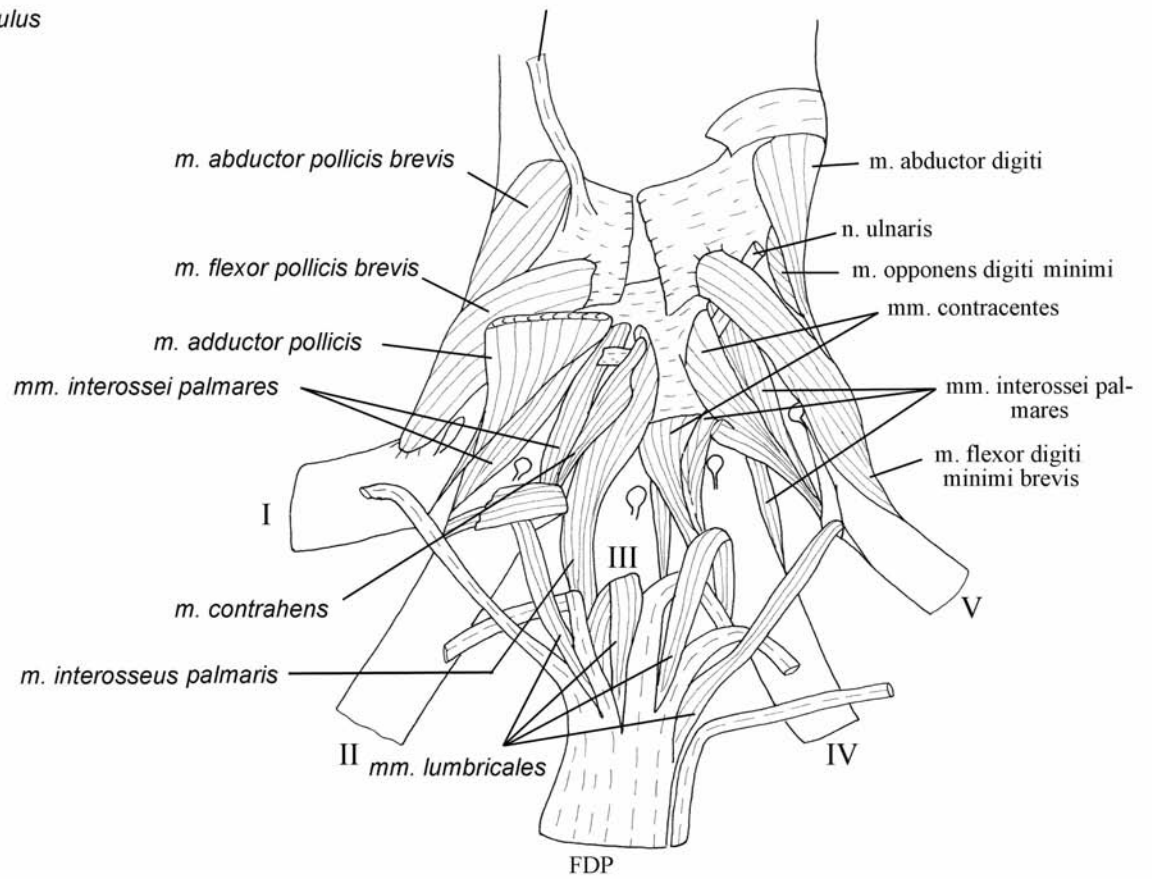
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



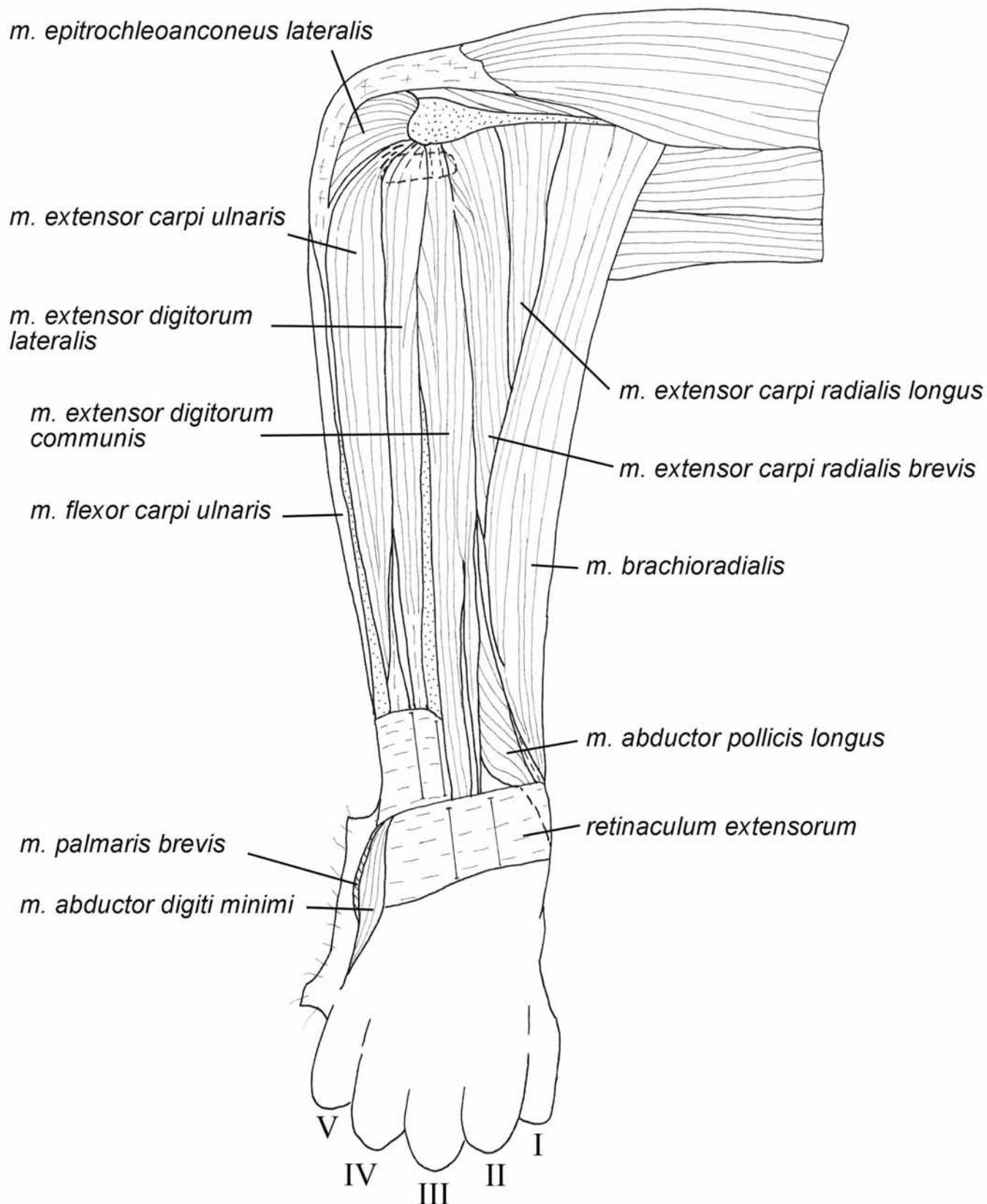
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



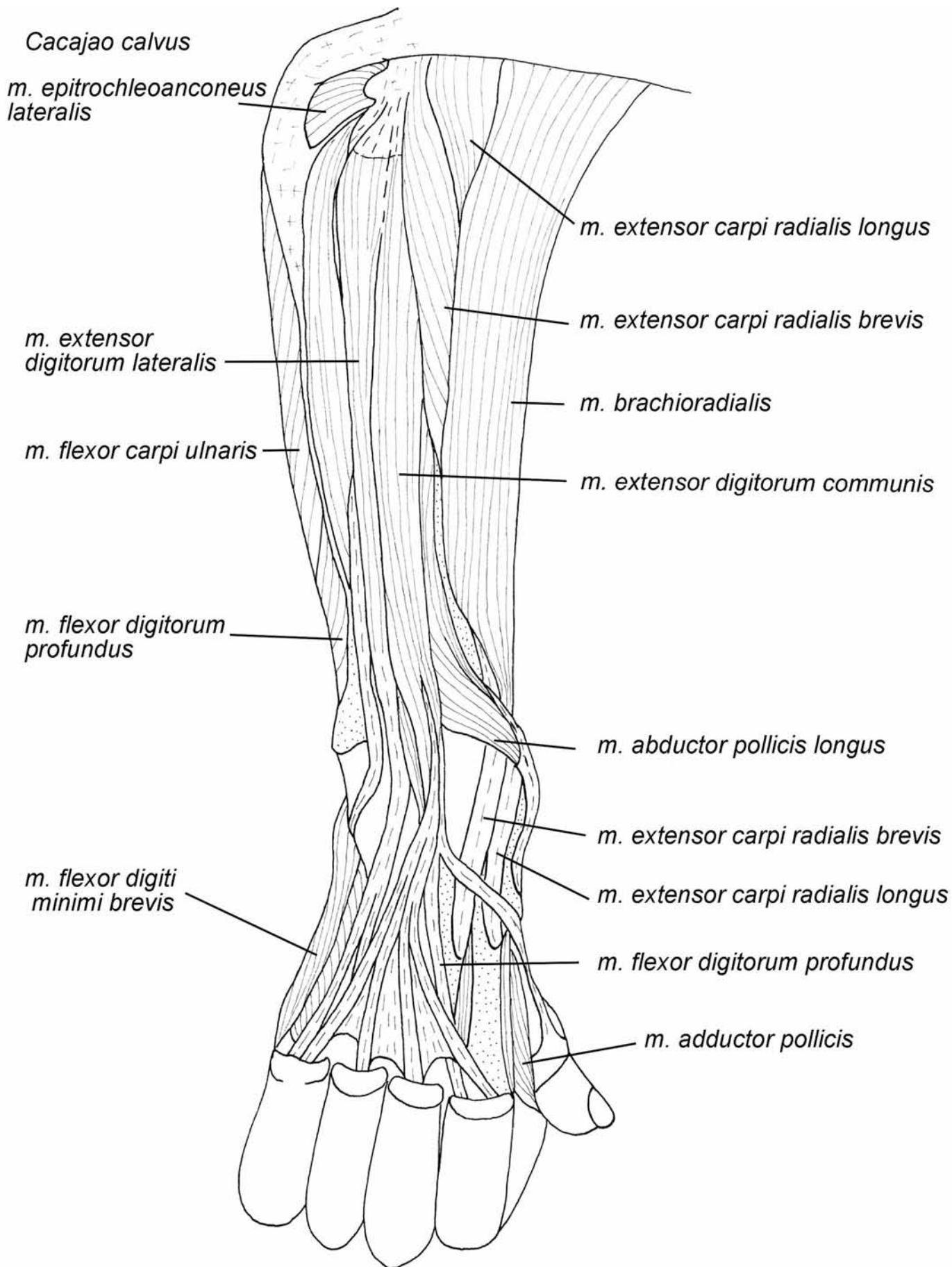
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Alouatta seniculus*



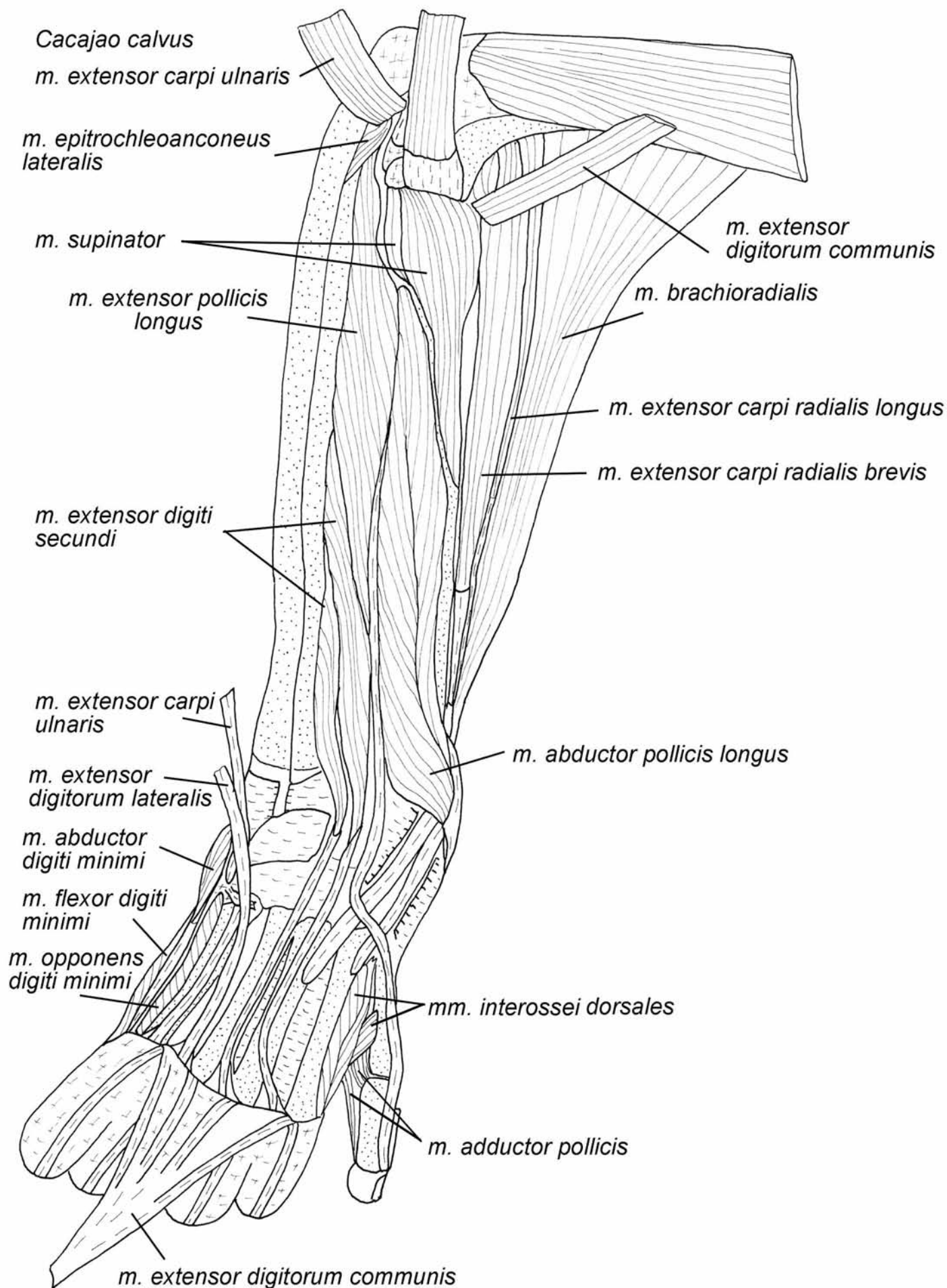
Ладонь *Cacajao calvus*



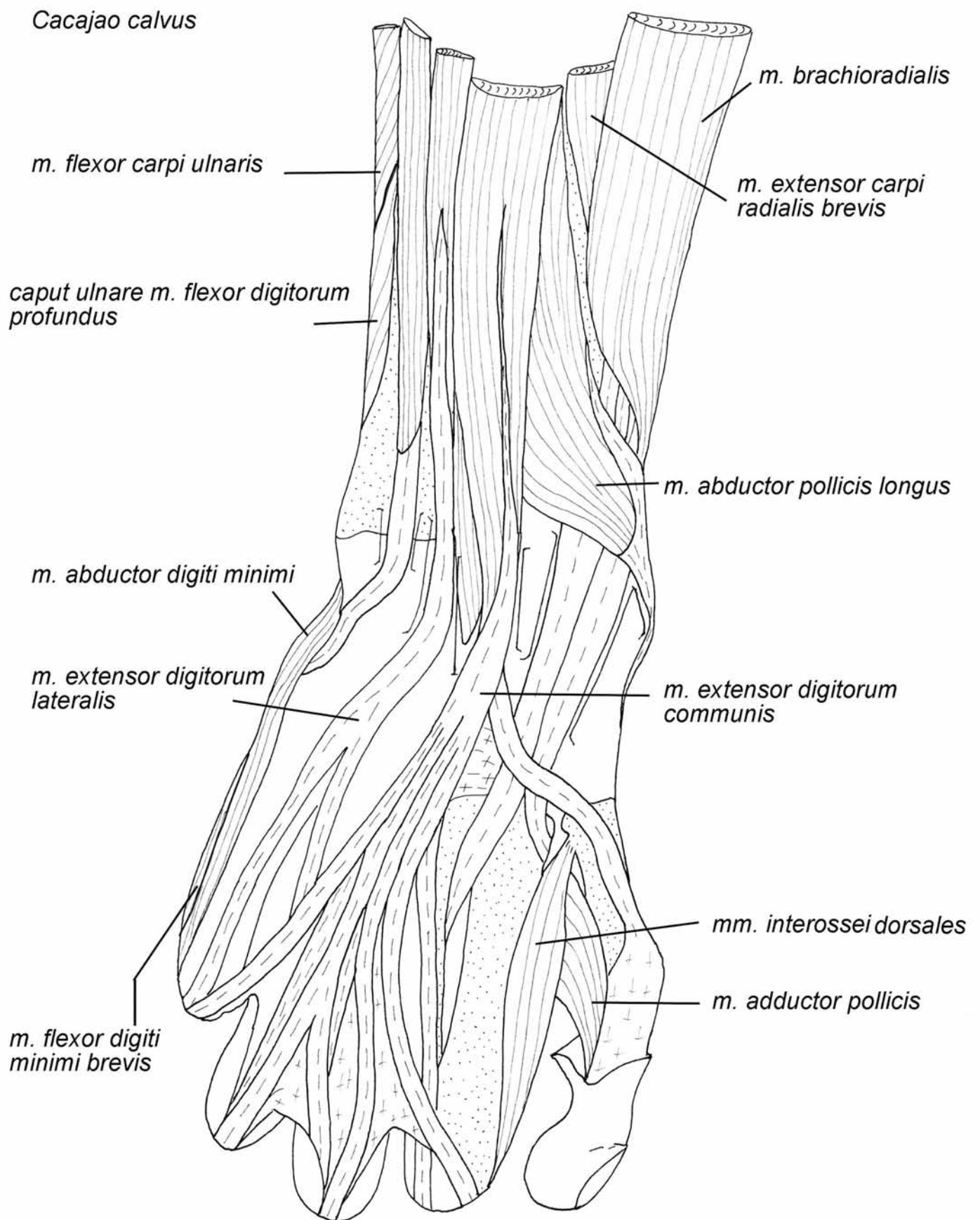
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья *Cacajao calvus*



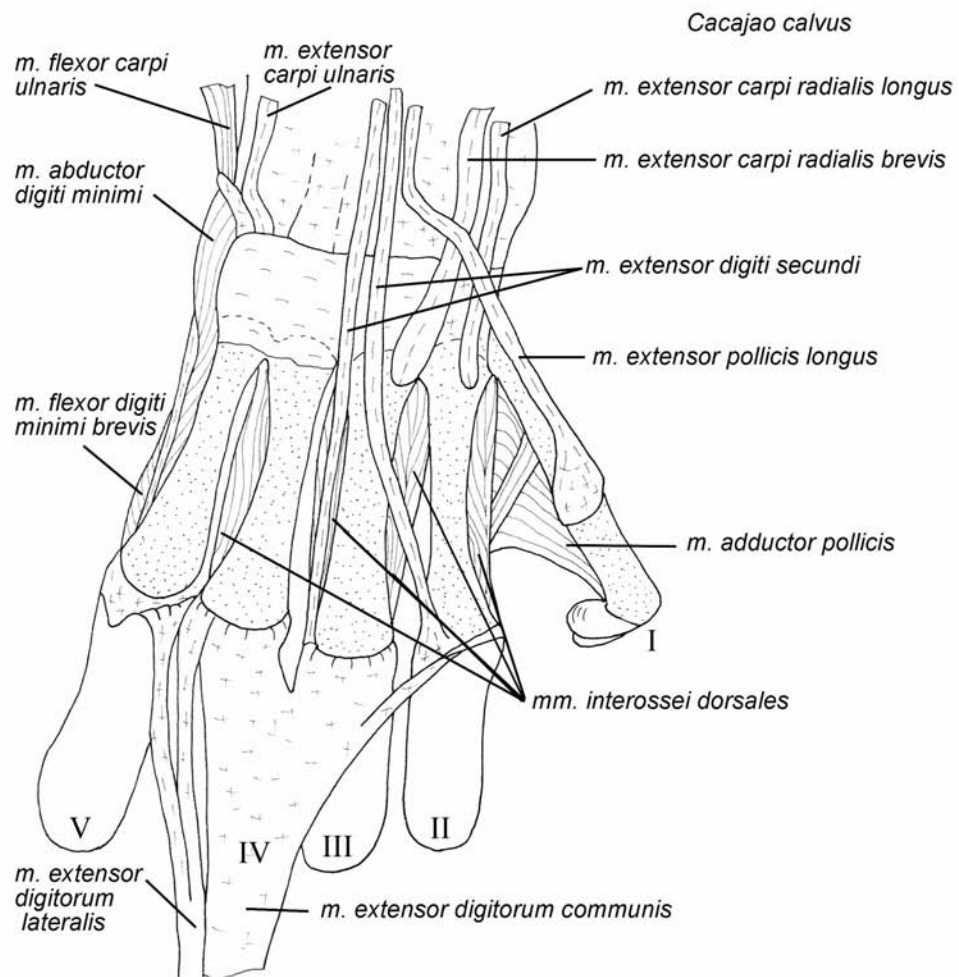
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья и кисти *Cacajao calvus*



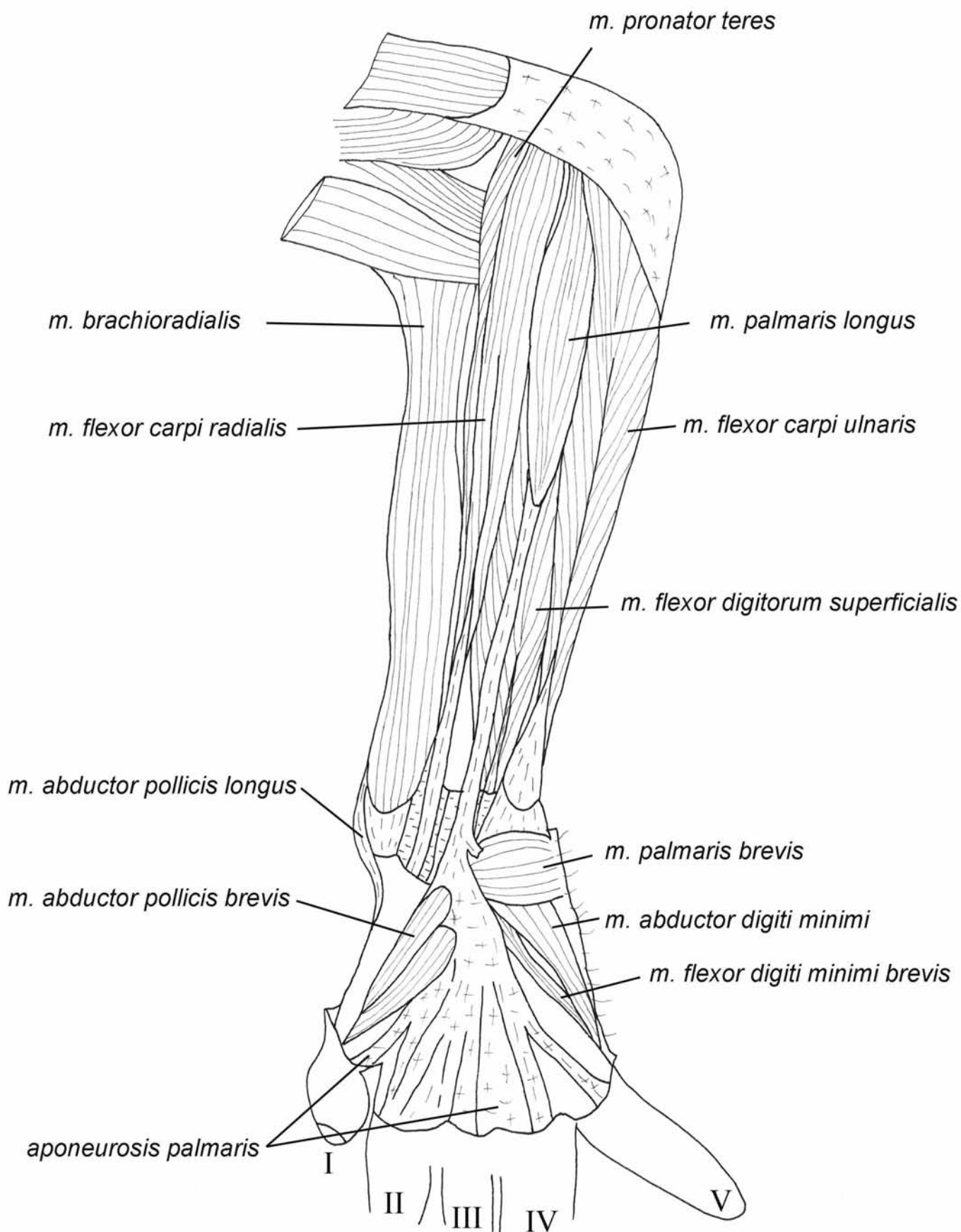
Строение мышц разгибательной поверхности предплечья и кисти *Cacajao calvus*



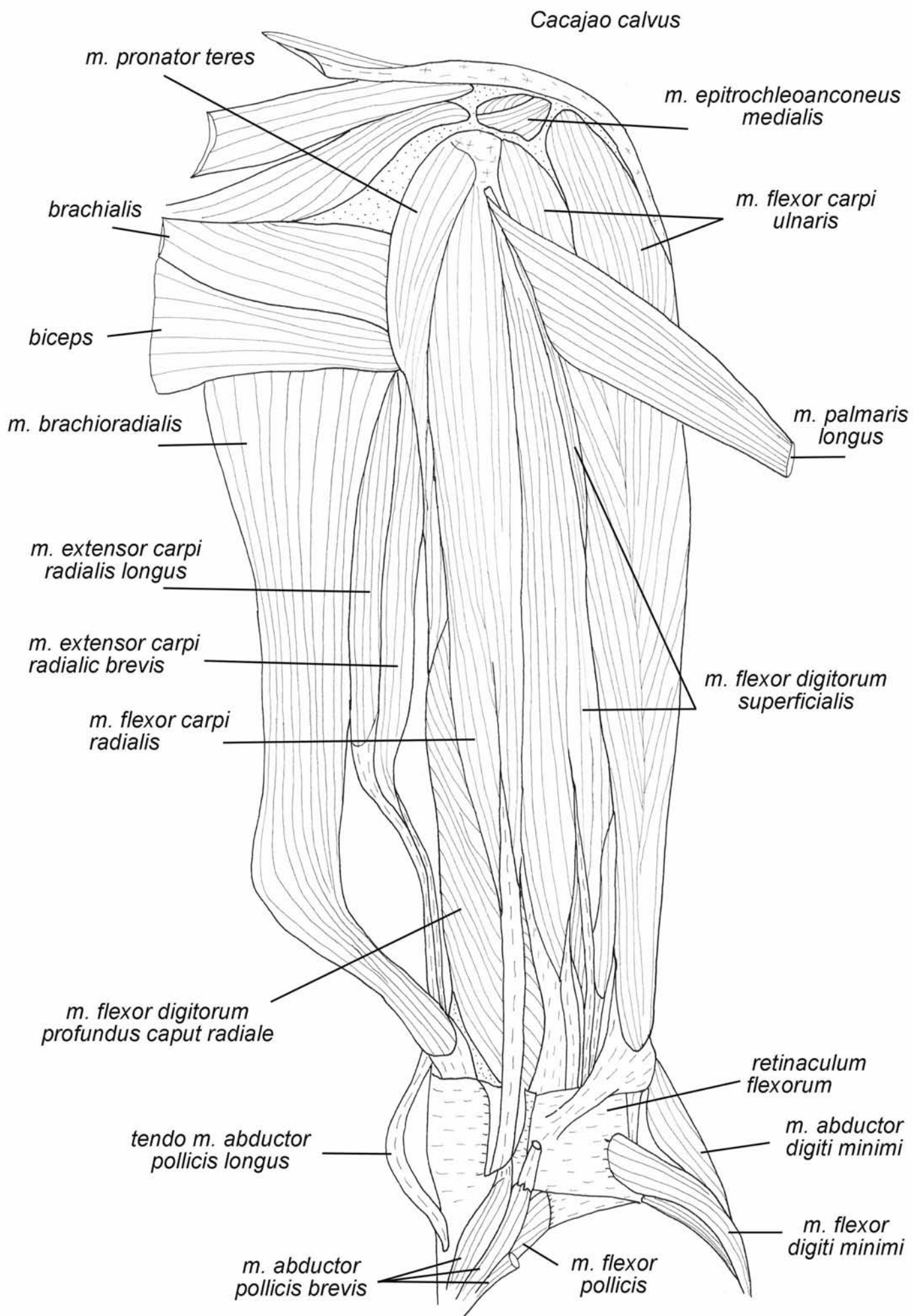
Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*



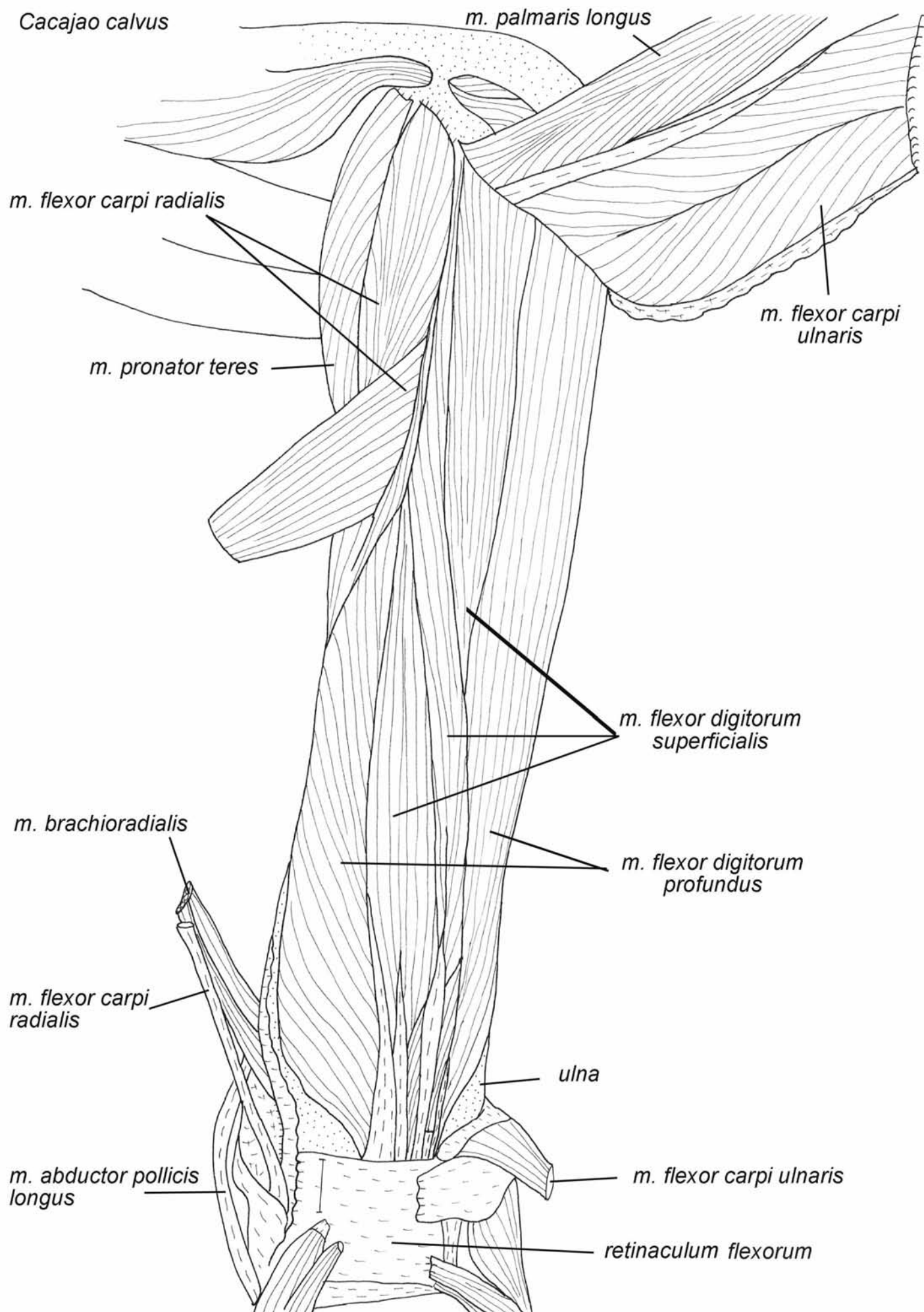
Строение мышц разгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья и кисти *Cacajao calvus*



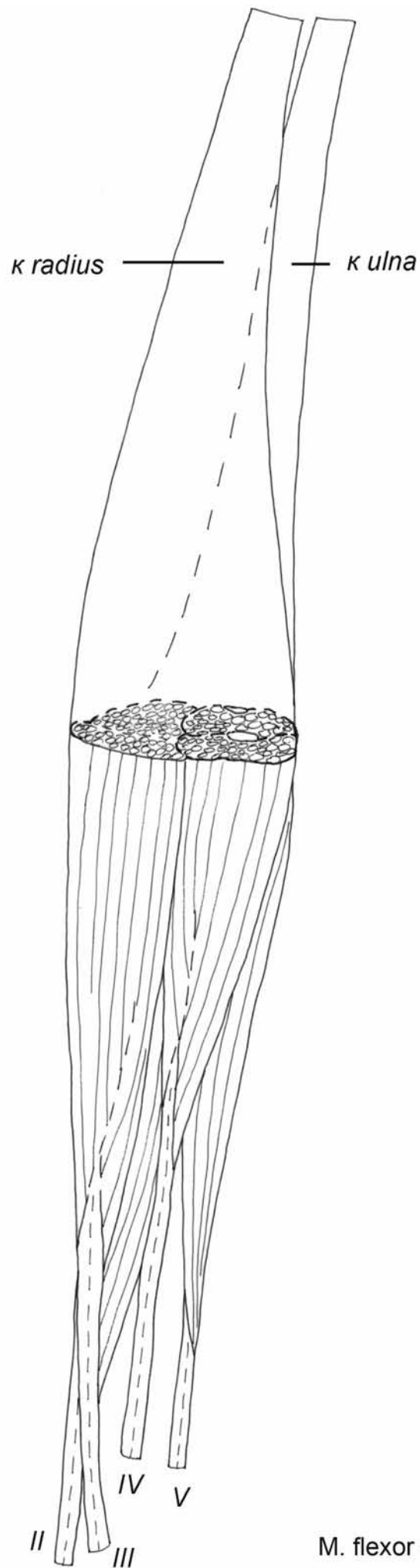
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Cacajao calvus*



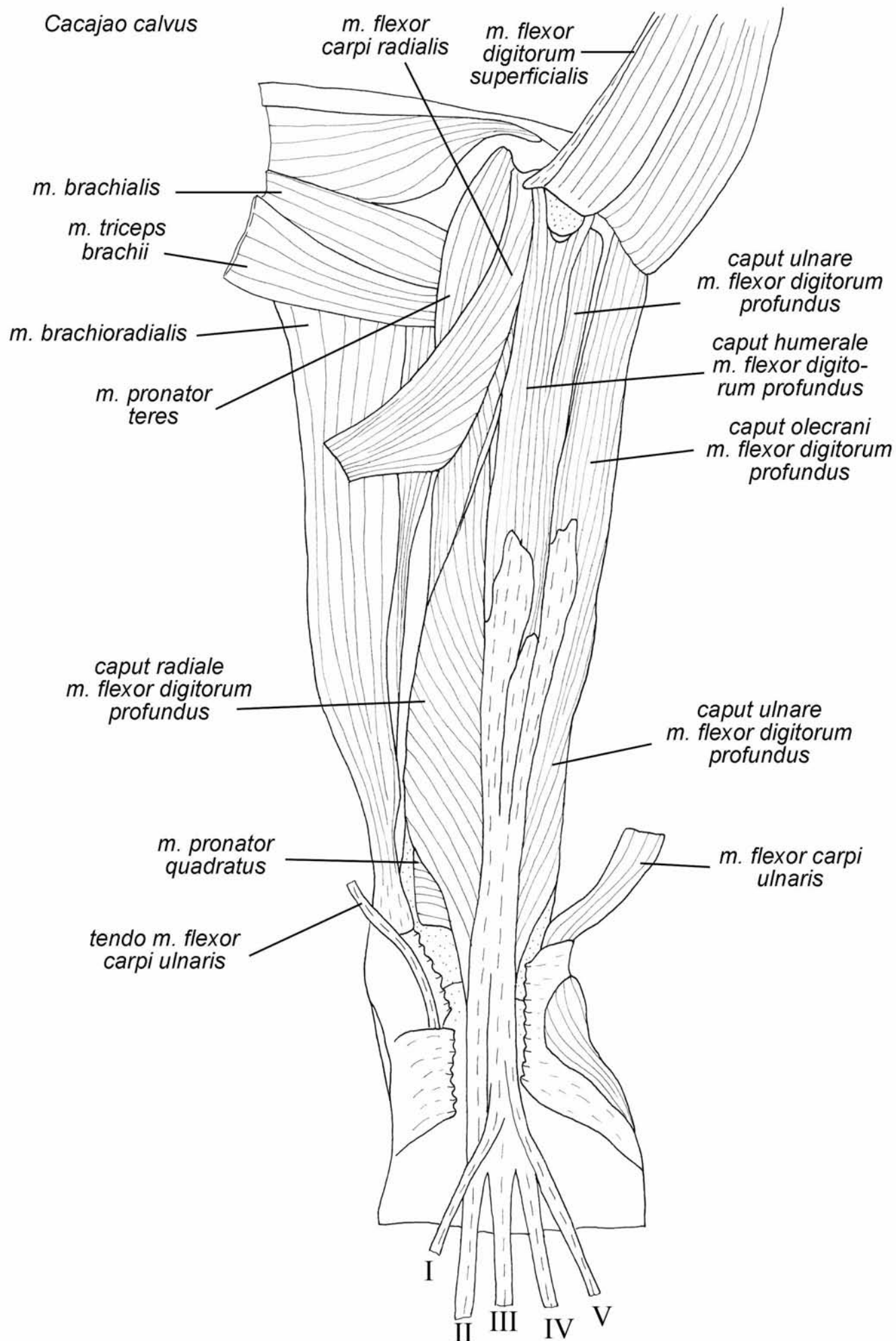
Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Cacajao calvus*

Cacajao calvus

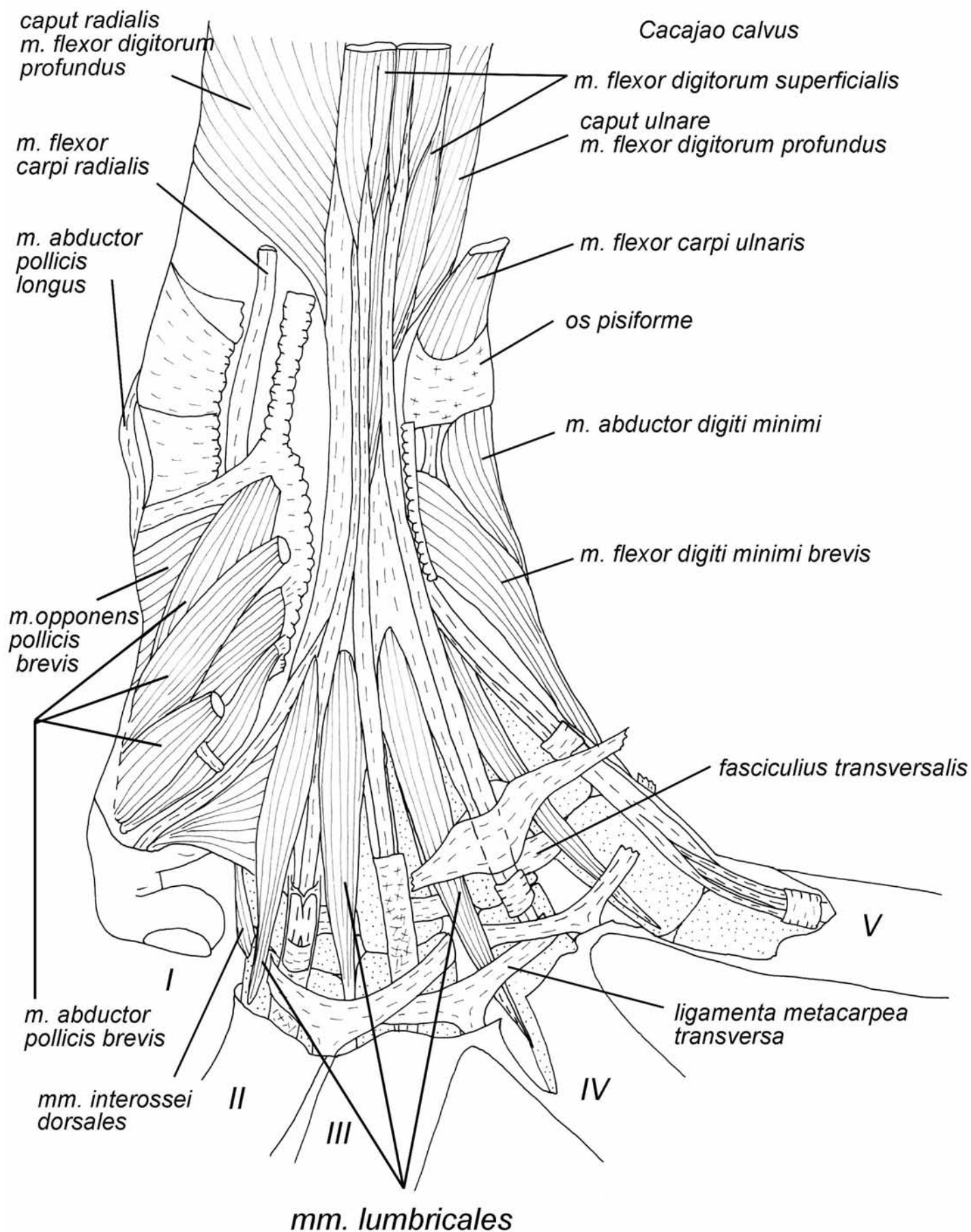
m. flexor digitorum superficialis



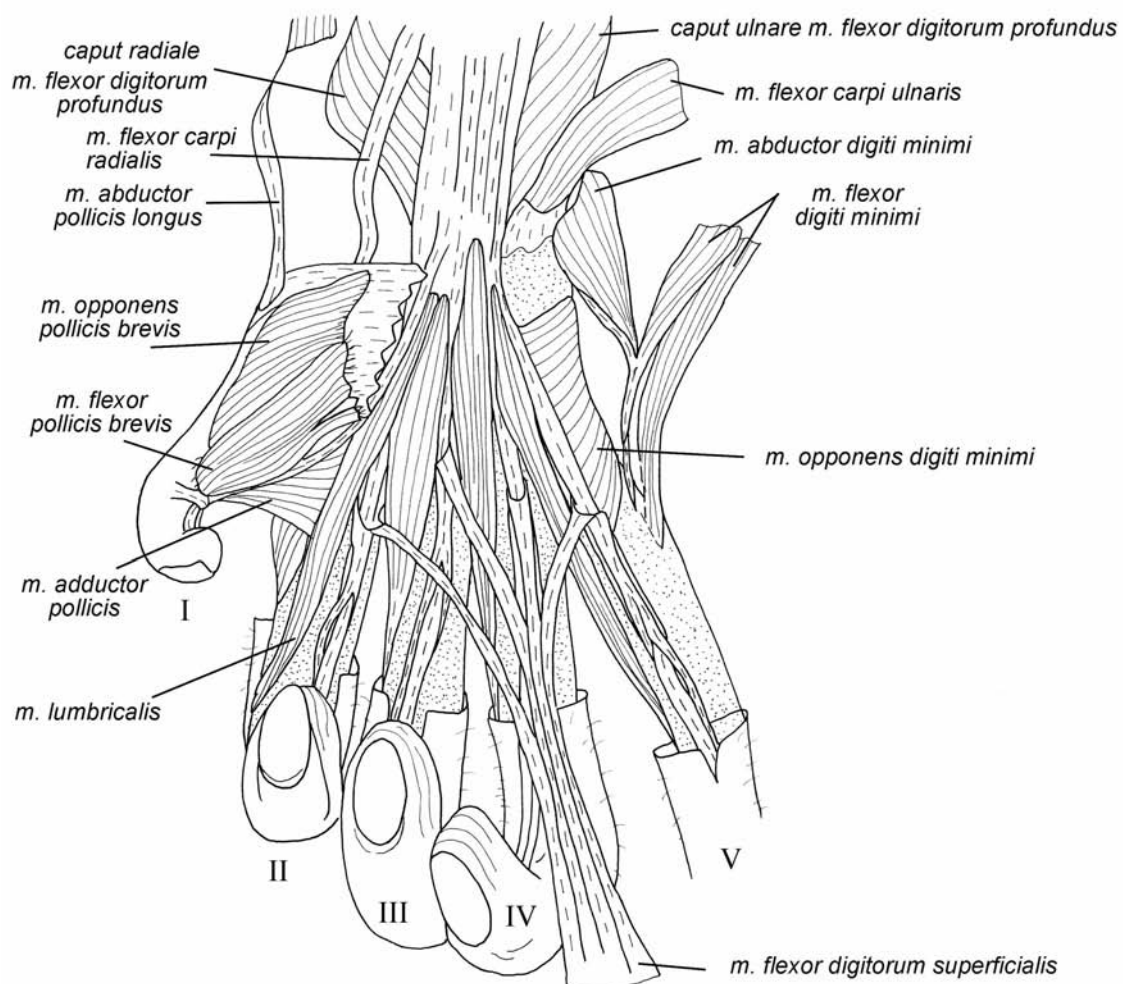
M. flexor digitorum superficialis *Cacajao calvus*



Строение мышц сгибательной поверхности предплечья *Cacajao calvus*

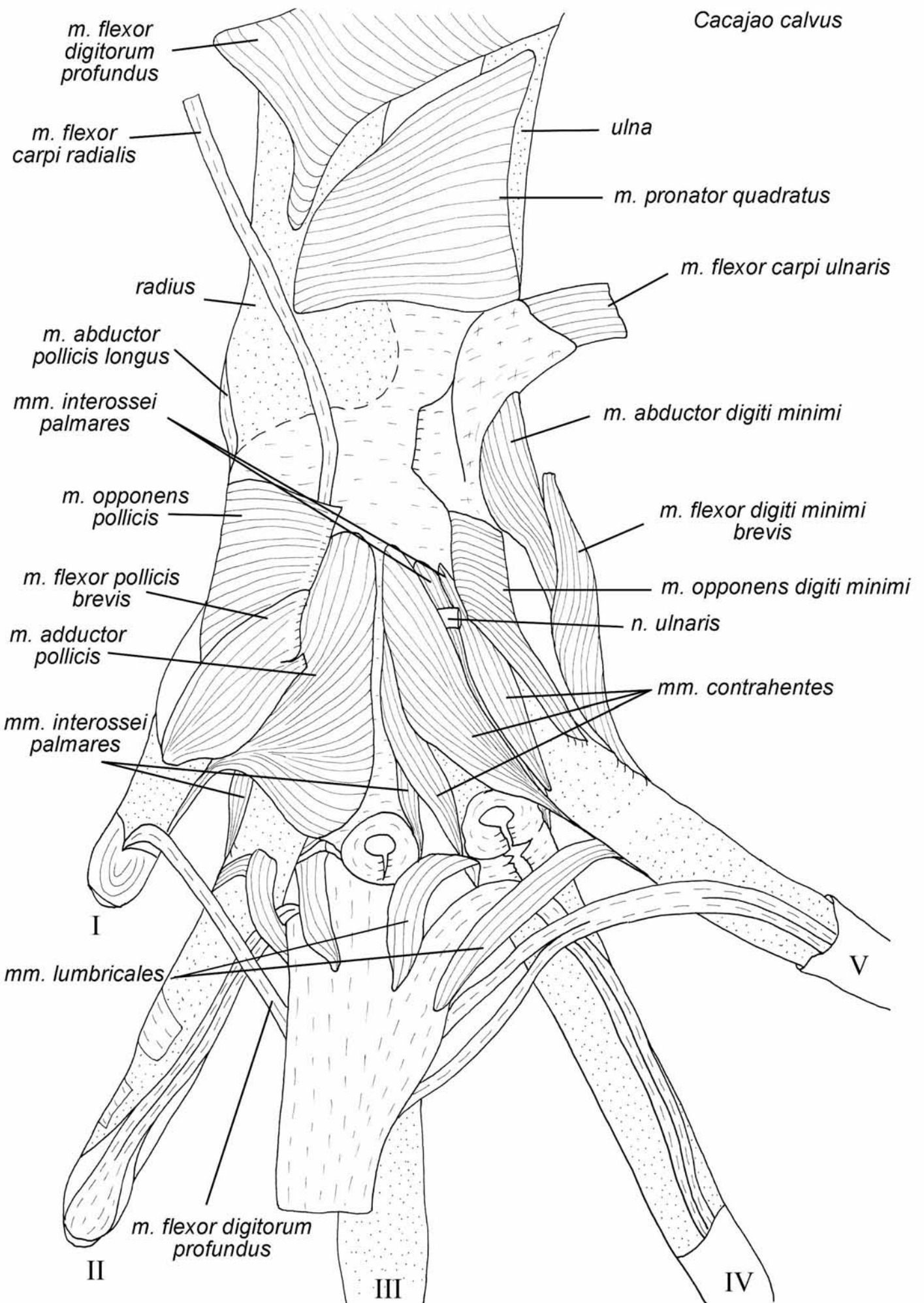


Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*

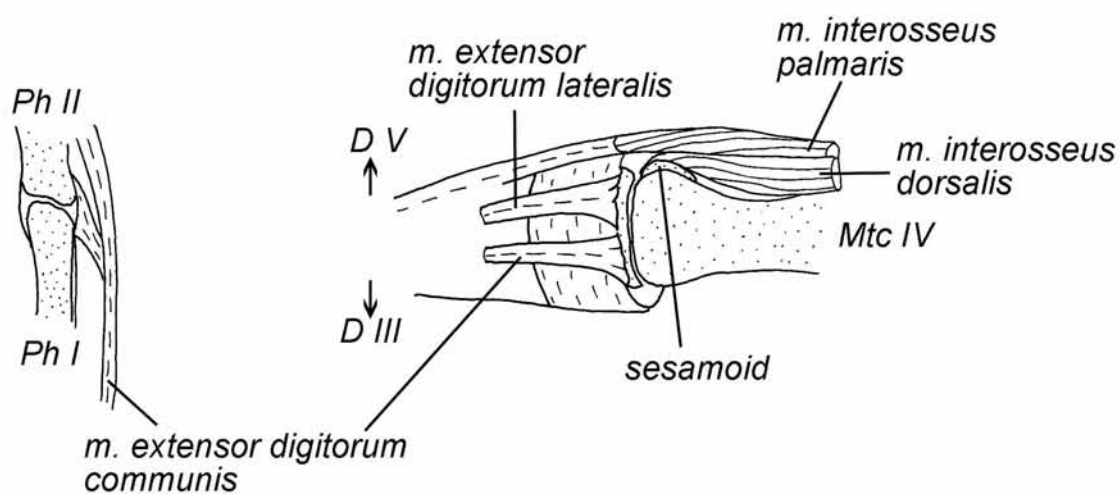
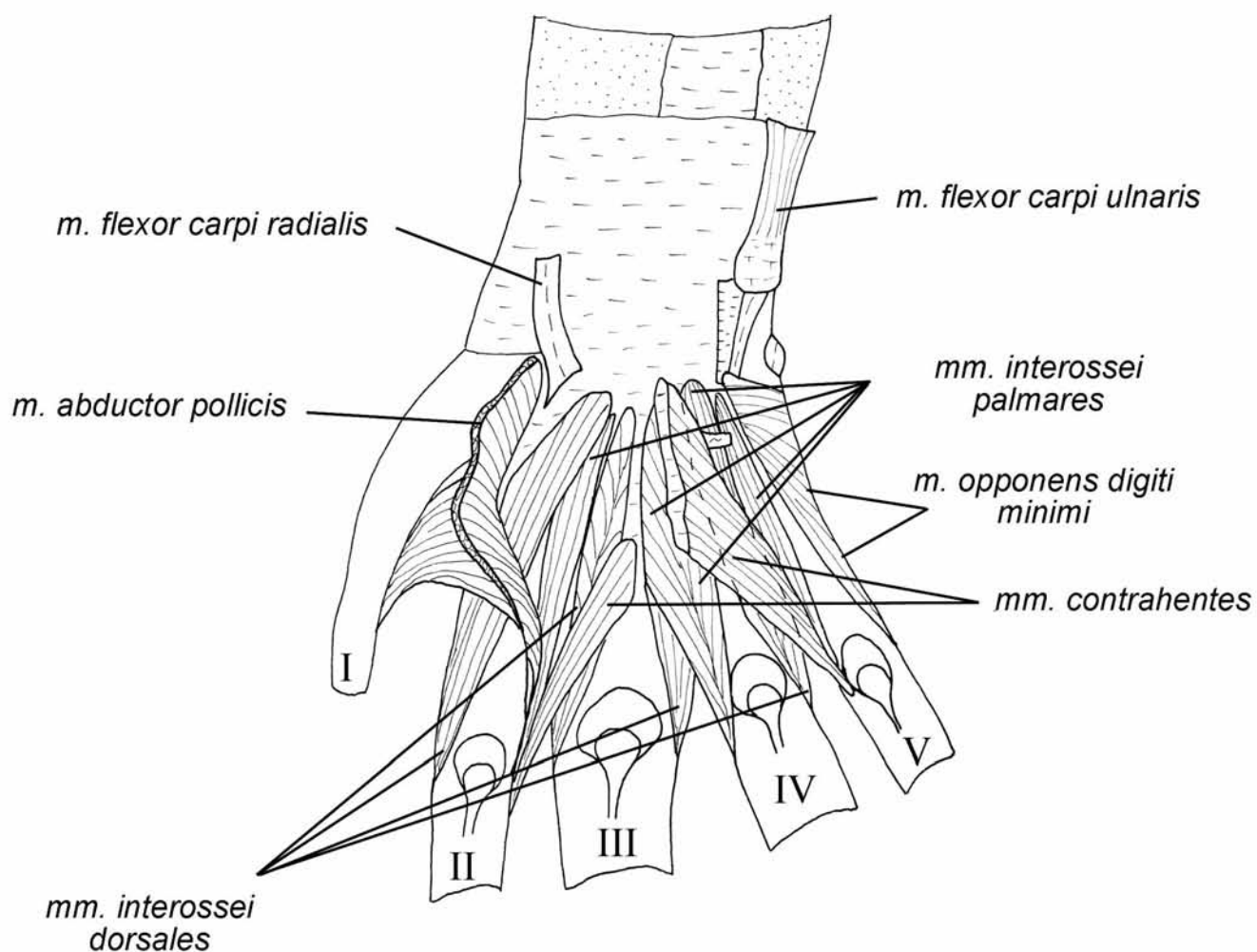


Cacajao calvus

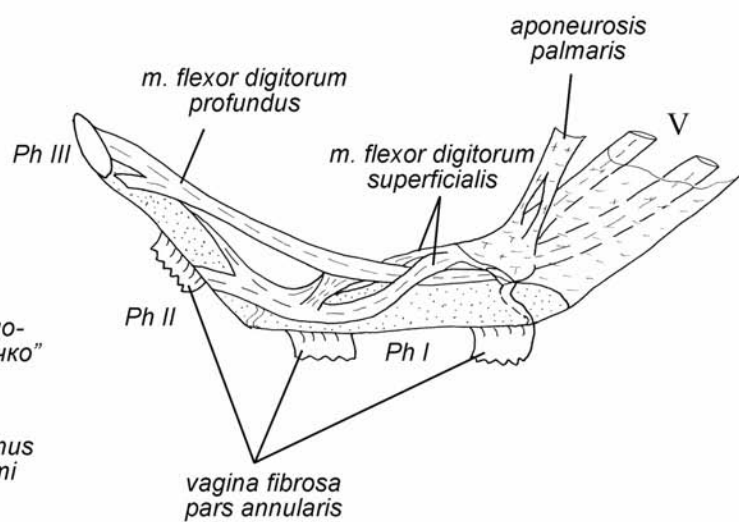
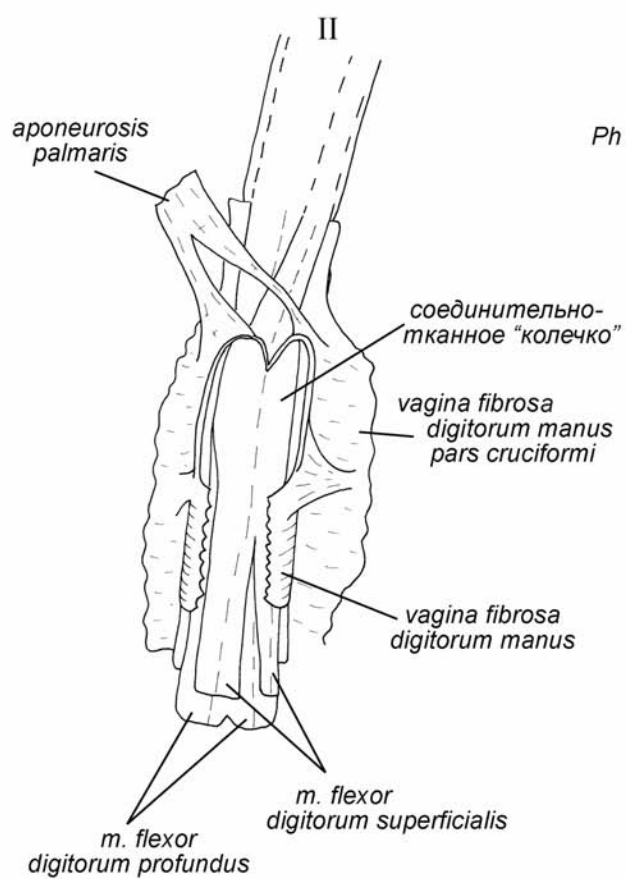
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*



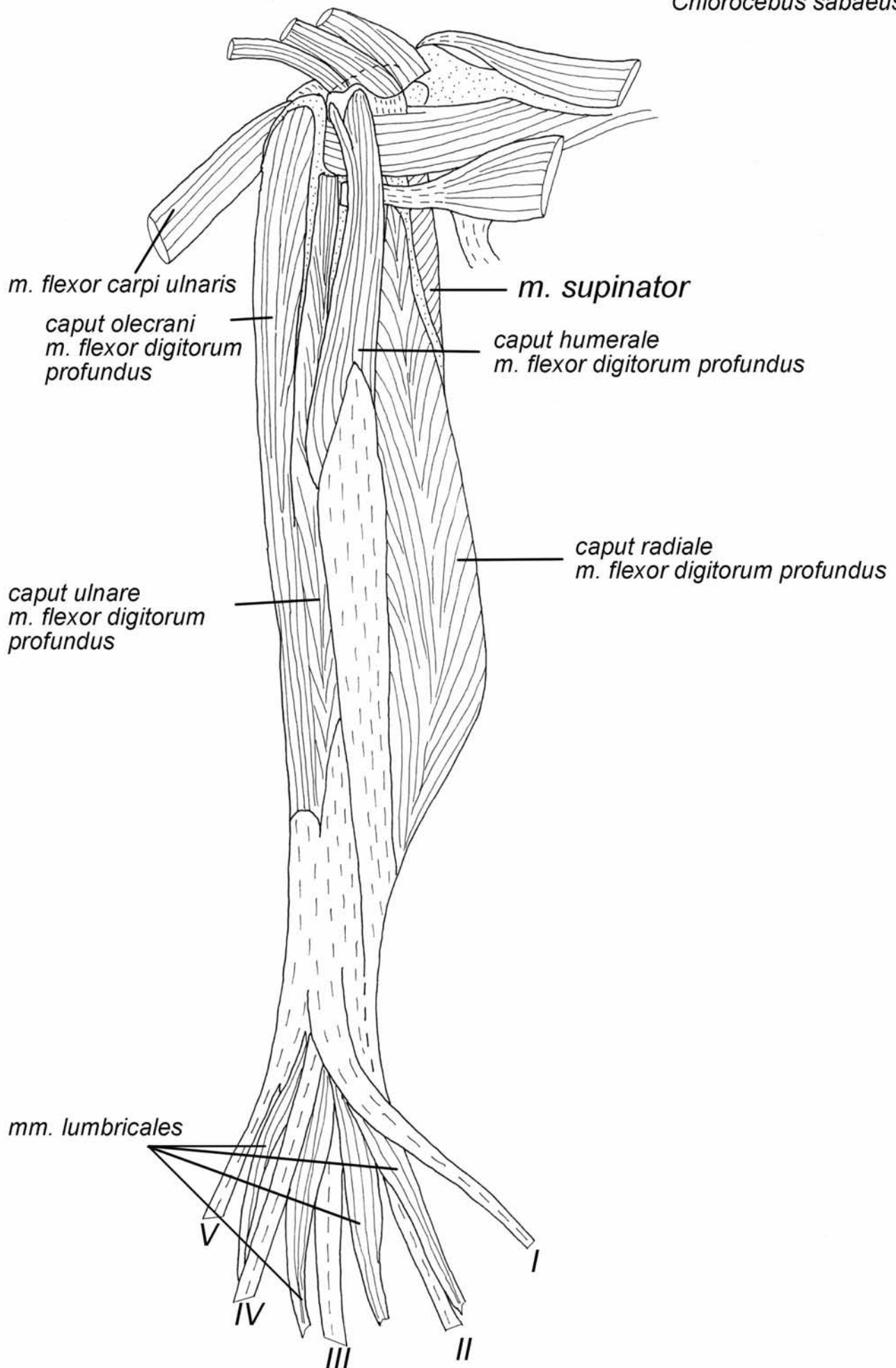
Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*



Строение мышц сгибательной поверхности кисти *Cacajao calvus*



Прикрепление сухожилий на скелете кисти *Cacajao calvus*



Строение *m. flexor digitorum profundus* *Chlorocebus sabaesus*

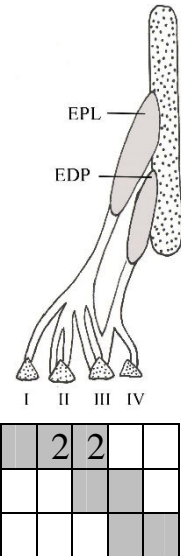
Приложение 2. Использованные значения длин костей передней конечности.

длины костей приведены в мм	Lmax H	Lmax U	Lmax R	Lmax Mtl	Lmax Phl1	Lmax Phl2	Lmax MtIII	Lmax PhIII1	Lmax PhIII2	Lmax PhIII3
<i>Tupaia</i>	31.0	32.3	27.0							
<i>Tupaia</i>	33.5	36.5	31.0	5.0	5.0	3.0	12.0	6.0	5.0	3.0
<i>Lemur catta</i>	85.0	102.3	92.3							
<i>Lemur catta</i>	160.3	174.5	157.0	23.0	13.0		35.5	25.5	18.5	10.0
<i>Lemur</i>	85.5	108.5	95.0	12.3	12.0	5.5	21.3	18.3	11.8	4.3
<i>Propithecus verreauxi</i>	122.0	146.3	132.5	18.8	18.0	9.5	33.0	28.3	17.5	7.3
<i>Propithecus</i>	130.5	157.0	140.8	25.0	24.5	11.8	41.5	33.8	22.0	11.0
<i>Nycticebus</i>	73.0	79.5	71.5							
<i>Nycticebus</i>	62.0	68.5	62.5	8.3	7.5	5.0	11.0	13.0		
<i>Nycticebus</i>	75.5	81.0	72.8	10.3	9.3	3.0	14.5	14.5	9.0	
<i>Loris</i>	73.0	78.8	72.0							
<i>Daubentonia</i>	82.5	90.0	84.0	15.0	7.5		33.3	38.3	16.8	
<i>Tarsius</i>	30.5	44.5	39.0							
<i>Saguinus</i>	29.0	28.8	25.0				9.0			
<i>Callithrix</i>	49.5	52.0	44.0							
<i>Callithrix</i>	39.8	41.3	34.8	6.5	7.0	4.0	12.5	9.2	7.5	
<i>Callithrix</i>	38.0	35.5	31.8	7.8	7.1	4.0	10.5	9.0	6.1	4.5
<i>Callithrix</i>	49.3	53.5	45.5	11.0	9.8	6.3	14.0	12.0	8.0	5.0
<i>Callithrix</i>	47.0	48.3	41.5	8.5	7.8		12.0	11.0	7.3	
<i>Leontopithecus rosalia</i>	64.0	52.0	45.5	16.0	12.0	6.0	25.0	15.5	11.0	5.0
<i>Aotes</i>	71.8	72.0	64.3				17.0			
<i>Cebus</i>	92.8	91.8	84.0	14.5	12.8	8.3	21.5	18.5	12.5	8.5
<i>Cebus</i>	107.0	116.0	101.0	17.5	14.0	9.5	25.0	20.3	13.0	9.3
<i>Cebus</i>	92.5	93.5		15.5	13.0		20.5	19.5	12.0	
<i>Cebus</i>	110.0	111.0	100.5							
<i>Saimiri</i>	66.0	64.8	59.0	11.5	10.0	6.5	15.8	13.5	9.5	7.5
<i>Saimiri</i>	66.0	67.3	60.5							
<i>Auloatta</i>	201.5	223.3	209.0							
<i>Auloatta</i>	125.5	123.5	111.0	17.8	16.8	12.0	23.0	27.0	17.5	
<i>Lagothrix</i>	97.5	90.5	86.0							
<i>Lagothrix</i>	161.0	158.0	141.5				30.5			
<i>Lagothrix</i>	167.5	162.0	144.5	22.0	20.5		32.0	33.0	22.5	
<i>Brachyteles</i>	141.3	142.0	127.0	21.0	17.0	10.0	31.0	29.0	18.0	9.5
<i>Ateles</i>	146.0	150.5	139.5							
<i>Ateles</i>	157.0	167.0	150.5	6.5			40.8	32.0	18.8	11.0
<i>Ateles cf. paniscus</i>	225.0	238.0	222.5	25.0	10.0	4.0	51.0	42.0	30.0	15.0
<i>Ateles</i>	146.5	150.0	135.0	15.8			36.5	31.0	19.5	10.0
<i>Ateles paniscus</i>	197.3	200.0	186.5	6.0			46.0	36.5	24.0	11.8
<i>Macaca mulatta</i>		161.5	142.0				31.5			
<i>Macaca mulatta</i>	126.3	145.0	131.5	20.5	11.8	4.0	31.5	22.8	16.3	8.5
<i>Macaca mulatta</i>	128.5	139.0	123.0	20.3	11.5	6.0	31.8	23.5	15.5	
<i>Macaca mulatta</i>	134.0	149.0	132.0	23.5	12.5		36.0	25.0	17.0	
<i>Macaca mulatta</i>	125.5	133.0	121.0	20.0	12.0		31.0	22.0	15.0	
<i>Macaca mulatta</i>	117.0	122.5	109.0	16.5	11.5		26.0	21.0	15.0	
<i>Macaca mulatta</i>	119.5	126.0	112.0	17.0	12.0		30.3	20.3	13.8	
<i>Macaca mulatta</i>	116.5	128.0	112.8	15.0	10.5	5.0	26.0	17.8	12.0	7.0
<i>Macaca mulatta</i>	131.5	139.5	127.3	22.8	14.0	6.5	35.5	24.8	15.8	9.0

длины костей приведены в мм	Lmax H	Lmax U	Lmax R	Lmax Mtl	Lmax Phl1	Lmax Phl2	Lmax MtIII	Lmax PhIII1	Lmax PhIII2	Lmax PhIII3
<i>Macaca mulatta</i>		117.5	105.5							
<i>Macaca mulatta</i>		118.0	107.5							
<i>Macaca mulatta</i>	106.5		109.0							
<i>Macaca mulatta</i>	133.5	138.5								
<i>Macaca</i>	141.5	156.5	137.5							
<i>Lophocebus aterrimus</i>	133.5	142.3	122.5	16.0	10.3	5.5	28.5	21.0	14.3	7.0
<i>Lophocebus</i>	140.0	161.0	140.5							
<i>Cercopithecus mona</i>	146.5	153.8	137.0				32.0			
<i>Chlorocebus sabaesus</i>		101.0	91.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	95.0	107.5	95.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>		123.0	111.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	119.0	124.0	113.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	115.0	126.0	114.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	87.0		85.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	87.0	96.0	86.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	116.0	125.0	114.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>		130.0	117.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	112.0	121.5	109.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	105.5	113.5	102.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	116.0	126.0	114.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	112.0	124.0	113.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	101.0	113.0	102.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	110.0	120.0	107.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	108.0	116.0	104.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	111.0	118.0	106.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	106.0	110.0	98.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	110.0	118.0	106.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	103.0	121.0	110.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	117.0	128.5	116.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	103.0	111.0	100.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	107.5	115.0	103.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	112.0		112.5							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	108.0	133.0	121.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>		75.0	68.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	90.5	93.8	87.0							
<i>Chlorocebus sabaesus</i>	111.3	118.8	104.8							
<i>Semnopithecus entellus</i>	153.5	186.5	171.5	24.0	13.5	4.5	48.5	25.5	14.0	8.8
<i>Pygathrix nigripes</i>	138.5	148.0	134.8	18.5	11.0	7.5	37.0	31.3	21.3	
<i>Theropithecus gelada</i>	109.5	131.8	117.5				28.3			
<i>Theropithecus gelada</i>	160.0	210.0	184.0				42.5			
<i>Theropithecus gelada</i>	196.5		207.0	33.8	12.8		45.0	20.8	13.0	
<i>Mandrillus</i>	203.5	237.5	214.0							
<i>Mandrillus</i>	190.5	207.0	189.5	28.0	14.5	9.3	49.0	25.0	16.0	11.0
<i>Mandrillus</i>	165.0	186.0	175.5	29.0	17.5	7.0	40.5	29.0	18.5	10.0
<i>Mandrillus</i>	201.5	229.3	208.0	36.3	19.5	11.0	54.8	31.5	19.0	12.5
<i>Papio hamadryas</i>	155.0	209.5	189.0	29.3	19.0	10.0	46.0	28.5	18.5	11.5
<i>Papio</i>				37.3	17.5	10.0	55.3	30.0	20.0	14.3
<i>Papio</i>	178.0	195.0	179.0	32.3			40.8			
<i>Papio cynocephalus</i>	121.0	137.0	127.0	18.0	10.0	5.0	26.5	17.3	11.0	6.5
<i>Papio</i>	160.5	201.5	176.5	26.5	14.3		36.0	23.5	14.8	

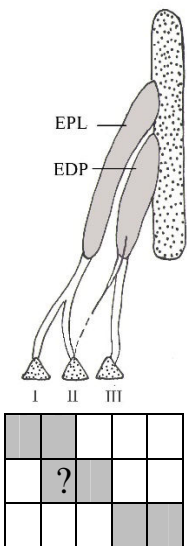
длины костей приведены в мм	Lmax H	Lmax U	Lmax R	Lmax Mtl	Lmax Phl1	Lmax Phl2	Lmax MtIII	Lmax PhIII1	Lmax PhIII2	Lmax PhIII3
<i>Papio</i>	198.3	222.0	203.0	25.8			42.3	25.8	15.8	
<i>Papio</i>	216.5	253.5	231.5	33.0	18.0	11.0	49.3	27.0	18.8	13.5
<i>Papio</i>	177.0	189.5	174.8	25.5	15.0	8.0	37.5	24.0	14.0	11.0
<i>Hylobates lar</i>	224.0	268.0	259.8	31.3	20.0	11.0	55.5	43.3	32.8	14.0
<i>Hylobates lar</i>	185.0	200.0	191.5	28.0			48.0	36.5	25.0	11.0
<i>Hylobates</i>	194.0	206.5	193.0	26.5	16.8	9.8		43.0	28.0	11.5
<i>Hylobates</i>	254.0	296.0	284.5	35.8	20.0	11.5	61.3	47.3	31.0	
<i>Hylobates</i>				42.0			64.5	53.0	35.8	9.0
<i>Pan</i>	220.7									
<i>Pan</i>	277.0	283.5	269.0	37.5	26.3	17.0	85.0	59.0	40.0	19.0
<i>Pan</i>	134.0	130.0	126.0	19.8	15.5	8.5	42.0	32.0	23.0	12.0
<i>Pan</i>	117.8	115.8	102.5	19.5	14.0	8.0	39.5	28.0	21.0	11.0
<i>Pan</i>				27.5	19.0	11.8	57.0	42.5	29.5	14.8
<i>Pan</i>				28.3	18.8	13.5	64.0	44.5	31.3	15.3
<i>Pan</i>				22.0	11.5	9.5	57.0	39.0	25.5	11.3
<i>Pan</i>	301.5	311.0	292.5	43.8			94.0	70.5	48.0	28.5
<i>Pan</i>	291.5	270.0	257.0	42.0	27.3	17.3	81.8	55.0	39.3	19.3
<i>Pan</i>	263.5		259.0	39.3			89.5			
<i>Pan</i>	270.5	263.5	246.5	39.0			85.3			
<i>Pan</i>	280.5	274.5	258.8	36.5	24.0		84.5	56.5	41.5	
<i>Pan</i>	301.5	294.0	275.5	44.5	30.0	16.0	95.0	60.0	40.8	19.8
<i>Pan</i>	287.0	276.0	262.5	40.0	26.5	18.5	87.0	57.5	41.5	19.0
<i>Gorilla</i>				40.0	23.5	12.5	77.5	52.0	36.3	16.5
<i>Gorilla</i>				22.3	14.8	10.5	46.0	32.0	23.0	11.0
<i>Gorilla</i>				47.5	30.0	19.8	89.0	56.5		19.5
<i>Gorilla</i>	145.5	123.0	116.5	15.5	10.3	6.0	33.3	22.5	18.0	8.0
<i>Gorilla beringei</i>	433.0	375.5	342.5	53.3	34.3	20.0	94.5	64.5	46.0	23.5
<i>Pongo</i>	391.5	425.0	392.0	54.5	32.0		85.0	54.0		
<i>Pongo</i>	313.5	325.0	316.0	45.0	28.3		97.5	75.3	48.8	
<i>Pongo</i>	277.0			36.3	23.0		88.0	60.0	43.0	
<i>Pongo</i>	320.0	323.0	316.0				93.0	69.0	41.5	19.5
<i>Pongo</i>				24.5	18.0	9.0	60.5	49.3	31.3	12.5
<i>Pongo</i>				39.8	23.5	21.0	90.5	66.5	47.0	19.0
<i>Homo</i>				52.3	34.5	25.0	77.8	52.0	34.0	21.0
<i>Homo</i>				46.3	31.5	22.3	68.0	43.0	26.5	20.0

Приложение 3. Сводка вариантов строения *extensor digitorum profundus complex*

	<i>m. extensor pollicis longus</i> (EPL)	<i>m. extensor digiti secundi</i> (EDS)	<i>m. extensor digitorum lateralis</i> (EDL)
<i>Cebuella pygmaea</i>			
	<u>Начало:</u> от средней части латеральной поверхности локтевой кости, от межкостной перегородки и от фасции предплечья. Одно мышечное брюшко. Брюшко переходит в конечное сухожилие в средней или дистальной части предплечья. На кисти конечное сухожилие расщепляется сначала на два хорошо выраженных сухожилия к I и II пальцам. Затем сухожилие II дает дополнительные тонкие тяжи, один ко II пальцу, и два к III пальцам. <u>Окончание:</u> конечное сухожилие I пальца тянется по дорсальной стороне первого пальца и прикрепляется к его дистальной фаланге. Сухожилия II и III пальцев не имеют самостоятельного крепления, а вливаются в конечные сухожилия II и III	<u>Начало:</u> дистальная четверть латеральной поверхности локтевой кости. Единое мышечное брюшко доходит до уровня <i>retinaculum extensorum</i>, общее конечное сухожилие в области кисти делится на два: ко III и IV пальцам. <u>Окончание:</u> медиальное сухожилие <i>m. extensor digiti secundi</i> сливается с самым латеральным из сухожилий <i>m. extensor pollicis longus</i> к III пальцу и совместно они вливаются в сухожилие III пальца <i>m. extensor digitorum communis</i> с постаксиальной стороны. Латеральное – сливается с сухожилием <i>m. extensor digitorum lateralis</i> к IV пальцу, к которому подходит с постаксиальной стороны.	<u>Начало:</u> от латерального надмыщелка плечевой кости. Имеет общий начальный апоневроз с <i>m. extensor digitorum communis</i>, от которого отходят мускульные волокна на протяжении проксимальных двух третей предплечья или половины предплечья. Такое начало, характерное для большинства рассмотренных обезьян, мы будем считать обычным. Одно брюшко. Мышечное брюшко лежит в проксимальной половине предплечья. Единое конечное сухожилие делится на уровне кисти на два. <u>Окончание:</u> На кисти оба конечных сухожилия могут быть связаны тонкими апоневротическим перемиками с сухожилиями <i>m. extensor digiti secundi</i>. Сухожилия подходят к IV и V пальцам с постаксиальной стороны и вливаются в сухожилия

	пальцев <i>m. extensor digitorum communis</i>, соответственно. Такое прикрепление сухожилий этой мышцы наблюдалось у большинства обезьян, поэтому мы будем считать его обычным.		<i>m. extensor digitorum communis</i> на уровне проксимальных фаланг. Такое прикрепление сухожилий этой мышцы наблюдалось у большинства обезьян, поэтому мы будем считать его обычным.

Callithrix penicillata



Начало: от средней части латеральной поверхности локтевой кости, от межкостной перегородки и от фасции предплечья.

Одно мышечное брюшко. Мышечные волокна короткие; длинное конечное сухожилие, переходит на кисть, где утолщается и делится на два равных сухожилия.

Окончание: одно из конечных сухожилий обслуживает I палец, второе частично сливается с тонкой сухожильной веточкой от *m. extensor digiti secundi* и направляется к II пальцу. Прикрепление сухожилий типичное.

Начало: третья четверть латеральной поверхности локтевой кости.

Два мышечных брюшка переходят в два сухожилия, не доходя до *retinaculum extensorum*.

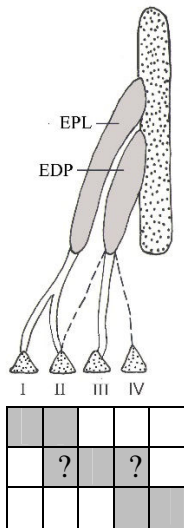
Окончание: более тонкое преаксиальное сухожилие направляется к постаксиальному сухожилию *m. extensor pollicis longus* и частично с ним сливается, обслуживает II палец. Более толстое постаксиальное идет к III пальцу. Прикрепление типичное, посредством слияния с конечными сухожилиями *m. extensor digitorum communis*.

Начало: типичное.

Два брюшка, лежащие в проксимальной части предплечья. Медиальное брюшко переходит в конечное сухожилие в середине предплечья, а латеральное в дистальной трети.

Окончание: прикрепление конечных сухожилий обычное.

Callithrix jacchus



Начало: начинается на узком участке вдоль ульнарного края проксимальных трех четвертей локтевой кости.

Одно мышечное брюшко.

Окончание: как у черноухой игрунки, единое конечное сухожилие делится на два, которые прикрепляются типично.

Начало: дистальная четверть латеральной поверхности локтевой кости и небольшой участок межкостной мембраны.

Мышечное брюшко переходит в единое конечное сухожилие не доходя до *retinaculum extensorum*.

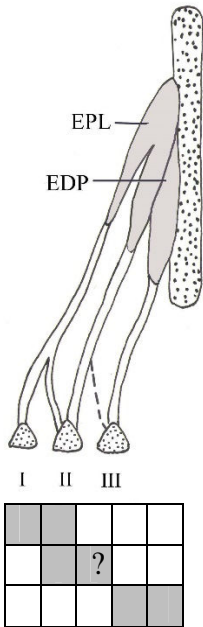
Окончание: Основное сухожилие подходит к III пальцу с постаксиальной стороны и сливается с сухожилием *m. extensor digitorum communis* III. От основного сухожилия в области кисти отходят тонкие тяжи ко II и IV пальцам. Эти тяжи являются по сути уплотнениями глубокого тыльного апоневроза.

Начало: обычное.

Два брюшка. Постаксиальное брюшко переходит в конечное сухожилие в начале дистальной трети предплечья, мышечные волокна преаксиального брюшка доходят почти до удерживателя разгибателей.

Окончание:
Прикрепление конечных сухожилий обычное.

Leontopithecus rosalia



Начало: от средней части латеральной поверхности локтевой кости, от межкостной перегородки и от фасции предплечья.

Два мышечных брюшка. Преаксиальное, более поверхностное брюшко, переходит в конечное сухожилие в середине предплечья.

Постаксиальное, более глубокое брюшко, немного длиннее.

Окончание:

Конечное сухожилие преаксиального брюшка обслуживает I палец, постаксиального – II палец. В области метакарпо-фаланговых суставов от обоих сухожилий отходят дополнительные ответвления к соседним пальцам, II и III соответственно, более тонкие и прозрачные чем основные сухожилия.

Начало: дистальная треть латеральной поверхности локтевой кости.

Два брюшка. Латеральное доходит до *retinaculum extensorum*.

Окончание: Конечные сухожилия идут ко II и III пальцам, прикрепляются типично.

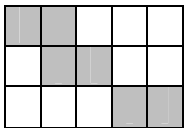
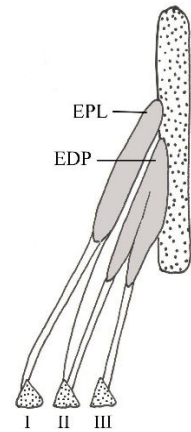
Начало: обычное.

Два брюшка, преаксиальное очень длинное, лежит на всем протяжении предплечья и практически доходит до удерживателя разгибателей; постаксиальное значительно короче, располагается в проксимальной четверти предплечья.

Окончание:

Дистальные сухожилия вливаются в дистальные сухожилия *m. extensor digitorum communis* на уровне первых межфаланговых суставов IV и V пальцев, соответственно.

Saimiri sciureus



Начало: от проксимальной трети латеральной поверхности локтевой кости и от фасции предплечья.

Одно мышечное брюшко.

Окончание: длинное тонкое конечное сухожилие к I пальцу в дистальной четверти предплечья дает дополнительный очень тонкий тяж ко II пальцу, но этот тяж теряется в общем апоневротическом пласте глубоких разгибателей.

Начало: дистальная половина локтевой кости.

Мышечная масса подразделяется на два слабо выраженных брюшка, которые немного не доходят до *retinaculum extensorum*.

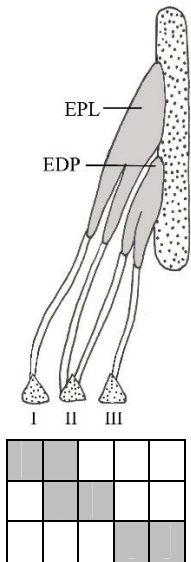
Окончание: два дистальных сухожилия ко II и III пальцам. К сухожилию, II пальца перед переходом на кисть подходит тяж от *m. extensor pollicis longus*. Прикрепление типичное.

Начало: кроме латерального надмыщелка плечевой кости, мышца начинается также от головки лучевой кости и суставной сумки лучелоктевого сустава.

Два брюшка, преаксиальное очень длинное, лежит на всем протяжении предплечья и практически доходит до удерживателя разгибателей; постаксиальное вдвое короче, располагается в проксимальной половине предплечья.

Окончание: прикрепление конечных сухожилий обычное.

Sapajus apella



Начало: от проксимальной трети латеральной поверхности локтевой кости и от фасции предплечья.

В дистальной трети предплечья мышца подразделяется на два брюшка, дающих начало самостоятельным пальцевым сухожилиям, брюшки расположены одно под другим.

Окончание: имеет два конечных сухожилия, к I и II пальцам, подходят к пальцам с преаксиальной стороны. Прикрепляются типично.

Начало: третья четверть локтевой кости.

Мышечные волокна не доходят до *retinaculum extensorum*. В дистальной четверти брюшко частично разделяется на два.

Окончание: конечные сухожилия идут ко II и III пальцам, прикрепляются типично.

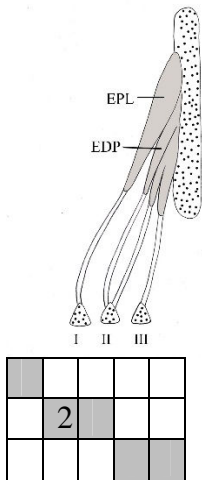
Начало: обычное.

Два брюшка, лежат в проксимальной трети предплечья; причем к немногочисленным мышечным волокнам преаксиального брюшка подходит пучок волокон от *m. extensor digitorum communis*.

Окончание:

Прикрепление конечных сухожилий обычное.

Cebus capucinus



Начало: от латеральной поверхности проксимальной трети локтевой кости и от фасции предплечья.

Имеет одно брюшко, хотя, можно сказать, что мышечное брюшко, дающее одно из двух сухожилий к II пальцу, может относиться к *m. extensor pollicis longus*, а не к *m. extensor digitorum indicis*.

Окончание: единственное конечное сухожилие снабжает I палец.

Начало: от локтевой кости в ее третьей четверти.

Мышечные волокна не доходят до *retinaculum extensorum*. В дистальной четверти брюшко подразделяется на три.

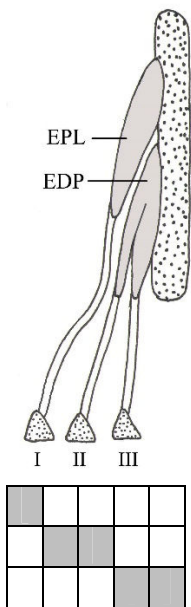
Окончание: Конечные сухожилия идут ко II (2 тяжа) и III пальцам. Прикрепление типичное.

Начало: обычное.

Два брюшка, преаксиальное очень длинное, лежит на всем протяжении предплечья и практически доходит до удерживателя разгибателей; постаксиальное короче, располагается в проксимальных трех четвертях предплечья.

Окончание:
Прикрепление конечных сухожилий обычное.

Cacajao calvus



Начало: от латеральной поверхности локтевой кости на участке от основания проксимального эпифиза до середины предплечья.

Одно мышечное брюшко прикрывает собой край брюшка *m. abductor pollicis longus*.

Окончание: единственное конечное сухожилие снабжает I палец, прикрепляется типично.

Начало: третья четверть латеральной поверхности локтевой кости.

Практически с самого начала разделяется на два брюшка, которые доходят до *retinaculum extensorum*.

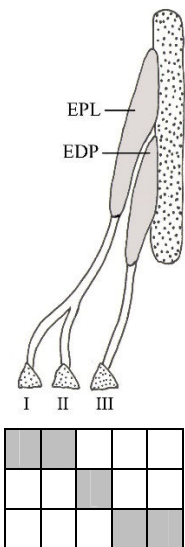
Окончание: конечные сухожилия подходят с постаксиальной стороны к II и III пальцам и прикрепляются типично.

Начало: обычное.

Два брюшка, более длинное, преаксиальное, лежит в проксимальных двух третях предплечья, более короткое, постаксиальное, доходит примерно до середины предплечья.

Окончание:
Прикрепление конечных сухожилий обычное.

Alouatta seniculus



Начало: имеет широкое начало на латеральной поверхности локтевой кости, на участке от основания локтевого отростка (под *m. epitrochleoanconeus lateralis*) и до начала ее дистальной четверти.

Одно мышечное брюшко, которое переходит в конечное сухожилие в дистальной трети предплечья.

Окончание: конечное сухожилие в дистальной четверти предплечья расщепляется на два сухожилия к I и II пальцам (подходят к пальцам дорсально), прикрепление типичное.

Начало: третья четверть латеральной поверхности локтевой кости.

Единственное мышечное брюшко доходит до *retinaculum extensorum*.

Окончание: единственное сухожилие обслуживает III палец, прикрепляется типично.

Начало: обычное.

Окончание: два брюшка, преаксиальное длинное, тянется до удерживателя разгибателей, постаксиальное короткое, лежит в проксимальной трети.

Окончание: прикрепление конечных сухожилий обычное.

Chlorocebus sabaesus

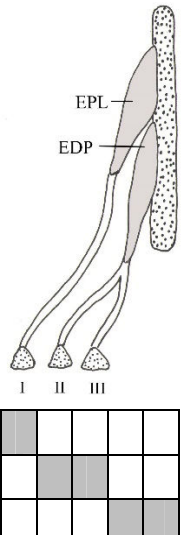
	<u>Начало:</u> от средней части латеральной поверхности локтевой кости, от межкостной перегородки и от фасции предплечья. Одно мышечное брюшко. <u>Окончание:</u> единственное конечное сухожилие обслуживает I палец, прикрепляется типично.	<u>Начало:</u> медиальная часть латеральной поверхности дистальной половины локтевой кости. Мышечные волокна единственного брюшка немного не доходят до уровня <i>retinaculum extensorum</i>. <u>Окончание:</u> сухожилие делится на два к II и III пальцам, прикрепляется типично.	<u>Начало:</u> обычное. Два брюшка: преаксиальное длинное лежит на проксимальной половине предплечья, постаксиальное короткое, лежит в проксимальной четверти. <u>Окончание:</u> Прикрепление обычное.
---	--	--	---

ТАБЛИЦА Варианты строения *extensor digitorum profundus complex* исследованных обезьян.

Табличные диаграммы в левом столбце показывают распределение конечных сухожилий. Вертикальные столбцы соответствуют пальцам от 1 к 5, а горизонтальные строки – мышцам, входящим в комплекс *m. extensor digitorum profundus* (*m. extensor pollicis longus* (EPL), *m. extensor digiti secundi* (EDS), *m. extensor digitorum lateralis* (EDL)). Окрашенные ячейки указывают на наличие сухожилия к соответствующему пальцу от соответствующей мышцы. Арабскими цифрами в скобках обозначается число сухожилий, если их больше одного; вопросительный знак обозначает сухожилие, отличающееся по своей структуре от остальных.