

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Действительный член АН УССР В. Г. КАСЬЯНЕНКО

**ПОПЫТКА СИНТЕЗА НЕКОТОРЫХ ВНУТРИСУСТАВНЫХ
КОРРЕЛЯЦИЙ НА ПРИМЕРЕ СУСТАВОВ КОНЕЧНОСТЕЙ
ПАРНОКОПЫТНЫХ**

Исторический анализ функции в процессе широких сравнительно-анатомических сопоставлений, с учетом сложных морфо-физиологических корреляций, особенно много дает при изучении частной физиологии аппарата движения. Настоящее сообщение является результатом исследования в указанном направлении дистальных звеньев тазовой конечности парнокопытных, которому предшествовал ряд исследований тех же звеньев у других копытных, а также у пальце- и стопоходящих млекопитающих.

Значительная пластичность суставного и несуставного рельефа стопы у современных парнокопытных обеспечивает приспособление их конечностей к самым разнообразным условиям среды. Особое значение в этом отношении принадлежит сложным внутрисуставным корреляциям и тесным взаимосвязям между суставами и соединительнотканными и мышечными образованиями, формирующими разнообразные адаптационные аппараты, которыми особенно богаты суставы конечностей.

У различных млекопитающих, в зависимости от характера опоры, массы тела, резкости нагрузки и объема внутрисуставных движений, существуют значительные отличия в весовых соотношениях между отдельными компонентами корневых отделов стопы и кисти. Так например, в предплюсне парнокопытных имеет место преобладание массы пяточной кости над таковой таранной, могущее быть выражено пропорциями: у свиньи $\frac{12-13}{10}$, у быка $\frac{13-16}{10}$, у верблюда $\frac{16-18}{10}$. Таранная кость тех же животных, в свою очередь, преобладает по массе над центротарсальным комплексом, причем это преобладание может быть выражено для парнокопытных пропорцией: $\frac{13-16}{10}$.

Бросающиеся в глаза колебания в весовых внутрисуставных соотношениях в предплюсне парнокопытных прежде всего следует объяснить возрастными изменениями (нарастание силовой нагрузки, обременяющей непосредственно задне-латеральный отдел сустава, увеличение массы тела). Так, если у новорожденного верблюжонка пяточная и таранная кости по весу равны или почти равны друг другу (недоразвитость пяточной кисти), то у взрослого верблюда масса пяточной кости относится к массе таранной, как 18 : 10, т. е. приближается к пропорции, установленной нами для хищников, у которых пяточная кость преобладает по весу вдвое над таранной (ведущее — силовое значение стопы как рычага).

Совершенно иные соотношения между теми же костями у такого копытного, как лошадь, у которой во взрослом состоянии пяточная кость

по весу равна или почти равна таранной, причем последняя резко (более чем в 2,5 раза) преобладает над центротарсальным комплексом ($\frac{26-28}{10}$).

Если учесть к тому же, что в предплюсне лошади центральная кость почти в два раза, а третья тарсальная — в полтора раза преобладают над кубовидной (у парнокопытных явное преобладание в этом отношении на стороне кубовидной кости), то станет ясным ведущее значение опорных компонентов в предплюсне лошади, обеспечивающих не только широкую и длительную опору во время работы и отдыха, но и центрирование тяжести тела на единственном опорном третьем луче.

У парнокопытных таранная кость является центральным компонентом стопы, играющим роль того своеобразного костного мениска, вокруг которого совершаются все основные движения в предплюсне (внутрисуставные) и в голеностопном суставе. Неудивительно поэтому, что ведущие приспособительные изменения предплюсны вызывают прежде всего изменения общей формы таранной кости, а также рельефа и соотносительных размеров ее суставных поверхностей.

Метью (¹) прав, утверждая, что таранная кость млекопитающих почти столь же ценна для диагностики, как зубы. Это положение должно быть распространено также на центротарсальный и дистальный комплексы предплюсны, отражающие на себе изменения в характере голеностопных и особенно внутрисуставных движений.

Особенно резко выражены приспособительные изменения суставного рельефа таранной кости. Эти изменения касаются прежде всего передне-верхнего и нижнего ее рельефа и выражаются преобразованиями мелко-го блока исходных стопо-, полустопоходящих форм в глубокий блок, или в винт у пальце-, фалангоходящих форм, а также преобразованиями головки таранной кости, превращающейся у одних животных в типичный блок (парнокопытные) и вовсе не различаемой у других (непарнокопытные). Последние преобразования являются следствием или прогрессивного развития внутрисуставных движений, или, наоборот, полной или почти полной утраты их.

Между голеностопным и прочими суставами, образуемыми таранной костью, существует тесная взаимозависимость, образным примером которой может служить зависимость между объемом внутрисуставных движений и степенью выраженности и скошенности винта (блока) и головки (или замещающей ее формы) таранной кости. Так например, с уменьшением объема внутрисуставных движений нарастает скошенность винта (блока) таранной кости, как бы компенсирующая недоразвитость (или отсутствие) этих движений и обеспечивающая трехосные движения стопы в целом (особенно резко эта корреляция выражена у однокопытных). Весьма интересны также закономерности, определяющие превращение головки (дистальный рельеф) в блок и включение у одних форм — в сопряженные движения, у других — в опору пяточной и кубовидной костей (например, у двупарнорезцовых, парно- и непарнокопытных).

Среди парнокопытных особенно резко выражено преобладание размаха флексорно-экстенсорных внутрисуставных движений в предплюсне (комбинированные движения в таранно-пяточно-центротарсальном суставе) над таковыми в голеностопном суставе у верблюда, у которого это преобладание выражается пропорцией 2 : 1. Наоборот, явное преобладание размаха движений в голеностопном суставе имеет место среди парнокопытных — у всеядных (значительная — установочная эластичность четырехлучевой стопы).

Нами установлено, что с возрастом объем движений в предплюсне у всех парнокопытных нарастает особенно резко за счет внутрисуставных движений. Под внутрисуставными движениями здесь понимаются движения между костями и комплексами костей предплюсны, которые, увели-

чивая размах движений стопы, способствуют также (наряду с изменениями позиций пальцев) приспособлению стопы к неровностям почвы.

С возрастом наблюдается также расхождение в соотносительном объеме движений в таранно-пяточном и таранно-пяточно-центротарсальном суставах, и именно в направлении преобладания размаха движений в таранно-центротарсальном суставе (у молодых животных объем движений в обоих названных суставах одинаков или почти одинаков). Исключением в этом отношении являются мозолоногие, у которых с возрастом, наоборот, более резко увеличивается объем движений в таранно-пяточном суставе, что определяет резко выраженную у мозолоногих способность к своеобразному «складыванию» тазовых конечностей при лежании (почти противоположная позиция пяточного бугра и винта таранной кости) и обеспечивает эластичную установку пальцев на зыбкой почве.

Одновременно с увеличением разницы в объеме движений в таранно-пяточном и таранно-центральном суставах, с возрастом вследствие изменения формы заднего и нижнего блоков таранной кости происходит также расхождение центров вращения пяточной и центральной костей по отношению к таранной. У новорожденных пересечение длинниковой линии пяточной кости с ее продолжением на центральную происходит в наиболее сближенных точках в обеих крайних (противоположных) фазах флексорно-экстенсорных движений. Таким образом, с возрастом нарастает эксцентричность движений и каждой фазе внутрисуставных движений отвечает своя сменная ось вращения. Приведенная таблица иллюстрирует возрастные изменения в угловых измерениях, определяющих объем движений в предплюсне у ряда парнокопытных (см. табл. 1).

Таблица 1

Сопоставление угловых измерений

| Животное | Инвентарный номер | Объем движений в градусах | | | |
|-----------------------------|-------------------|---------------------------|--|----------------------------|-----------|
| | | в голеностопном суставе | в таранно-пяточно-центротарсальном суставе | в таранно-пяточном суставе | суммарный |
| Sus juv. | 113 | 64 | 53 | 53 | 117 |
| Sus | 106 | 73 | 55 | 55 | 128 |
| Sus (крупн. экз.) | 112 | 85 | 76 | 55 | 161 |
| Camellus juv. | 5521 | 53 | 71 | 71 | 124 |
| Camellus | 4974 | 43 | 76 | 85 | 128 |
| Bos | 5627 | 54 | 68 | 65 | 122 |
| Bos | 132 | | 75 | 58 | |
| Bos indicus juv. | 5696 | 20 | 80 | 50 | 100 |
| Capreolus | 1355 | 69 | 82 | 61 | 151 |
| Axis | 4958 | 52 | 83 | 73 | 135 |

Таким образом, суммарный объем движений в предплюсне парнокопытных составляет в среднем около 130° (120—128°), что характерно и для стопы почти всех стопо- и пальцеходящих млекопитающих.

Объем комбинированных движений в предплюсне парнокопытных первоначально одинаков или почти одинаков в таранно-пяточном и таранно-пяточно-центротарсальном внутренних суставах и изменяется с возрастом, достигая своего максимума (80—85°): а) в голеностопном суставе — у всеядных; б) в таранно-пяточном суставе — у верблюда и в) в таранно-пяточно-центротарсальном суставе — у Bovidae и Cervidae.

Наиболее значителен, абсолютно и относительно, объем движений в таранно-пяточном суставе верблюда, превышающий таковой в голеностопном суставе того же животного почти в два раза. Прямо противополо-

ложное соотношение свойственно предплюсне свиньи, у которой, наоборот, абсолютный и относительный максимум размаха движений приходится на голеностопный сустав (около 85°) и относительно малый объем движений характеризует таранно-пяточный сустав ($53-55^\circ$).

Таким образом, с возрастом усложняются внутрисуставные отношения предплюсны парнокопытных, что выражается в частом и общем увеличении объема движений и в резком расхождении осей вращения в таранно-пяточном и таранно-центральном суставах.

Возрастные усложнения суставного рельефа предплюсны являются прямым следствием увеличения массы тела животного, изменения условий нагрузки, падающей на стопу, и усложнения пружинящих амортизационных внутрисуставных приспособлений (фазность взаимных смещений, использование несоответствий суставного рельефа для синовиальных и прочих менисков и т. п.).

Поступило
13 XII 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ W. D. Matthew, Trans. Am. Phil. Soc., 30 (1937).