

Анализ структурной организации костей плюсны и фаланг пальцев стопы человека по данным анатомических сетевых моделей

И.В. Гайворонский^{1,2}, О.М. Фандеева^{1,3}, П.С. Пащенко¹, Г.И. Ничипорук^{1,2}, С.В. Виноградов^{1,2}, В.А. Шашков¹

¹Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия;

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;

³Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет им. акад. И.П. Павлова, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Обоснование. Передний отдел стопы человека, несмотря на его фундаментальную роль в бипедализме, является наименее изученной частью стопы в большинстве биомеханических и клинических моделей, где он часто рассматривается как жёсткая конструкция. Эволюционные адаптации, связанные с прямохождением, привели к сложной морфологической структуре переднего отдела стопы. Существующие представления о морфологической модульности и интеграции часто ограничены сложностью анализа множественных взаимосвязей. Данное исследование предлагает решить эту проблему, применяя анатомический сетевой анализ (AnNA) для изучения структурной организации переднего отдела стопы. AnNA позволяет формализовать связи между компонентами стопы, выявляя закономерности её интеграции и модульности.

Цель исследования — изучить структурную организацию костей плюсны и фаланг пальцев стопы человека методом анатомического сетевого анализа.

Методы. В рамках данного исследования для анализа сети AnNA (Anatomical Network Analysis) применена библиотека *igraph* в среде программирования R. Моделирование и визуализация структуры сети выполнены с использованием алгоритма Fruchterman–Reingold, обеспечивающего оптимальное расположение узлов. Анализ структурных характеристик, включая модульность и интеграцию сети AnNA, проводили с использованием алгоритма Spinglass. В качестве входных данных для AnNA использованы остеометрические параметры ста мужчин среднего возраст — длина плюсневых костей и фаланг I–V пальцев правой стопы.

Результаты. Структурная организация костей плюсны и фаланг пальцев стопы представлена несколькими модулями: относительно продольной оси стопы — проксимальным (включает I–V плюсневые кости) и дистальным (включает фаланги I–V пальцев); относительно поперечной оси стопы — медиальным (включает I–III плюсневые кости и фаланги I–III пальцев) и латеральным (включает IV–V плюсневые кости и фаланги IV–V пальцев). Сетевой анализ показал, что дистальный и медиальный модули являются более сложными и менее анизомерными, чем проксимальный и латеральный. Дистальный модуль организован более сложно, чем проксимальный, а медиальный и латеральный модули демонстрируют более высокую схожесть в сложности организации. В целом медиальный и латеральный модули более сходны между собой, чем дистальный и проксимальный.

Заключение. Морфологическая модульность и интеграция являются организующими факторами костной архитектуры стопы. Структурная организация костей плюсны и фаланг пальцев стопы представляет собой систему, состоящую из четырёх модулей — проксимального (плюсневые кости) и дистального (фаланги пальцев) относительно продольной оси стопы, медиального (I–III плюсневые кости и фаланги I–III пальцев) и латерального (IV–V плюсневые кости и фаланги IV–V пальцев) относительно поперечной оси.

Ключевые слова: стопа человека; передний отдел стопы; структурная организация; анатомический сетевой анализ.

КАК ЦИТИРОВАТЬ:

Гайворонский И.В., Фандеева О.М., Пащенко П.С., Ничипорук Г.И., Виноградов С.В., Шашков В.В. Анализ структурной организации костей плюсны и фаланг пальцев стопы человека по данным анатомических сетевых моделей // Морфология. 2026. Т. 164, № 3. С. XX–XX. DOI: 10.17816/morph.688247 EDN: YTEHPS

© Эко-Вектор, 2026

Статья доступна по лицензии CC BY-NC-ND 4.0 International

Морфология / Morphology

Оригинальные исследования / Original Study Articles

DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.688247>

Рукопись получена: 24.07.2025

Рукопись одобрена: 10.11.2025

Опубликована online: 1.03.2026

Analysis of the structural organization of the human forefoot using anatomical network models

Ivan V. Gayvoronsky^{1,2}, Oksana M. Fandeeva^{1,3}, Pavel S. Pashchenko¹, Gennady I. Nichiporuk^{1,2}, Stas V. Vinogradov^{1,2}, Vladimir A. Shashkov¹

¹Kirov Military Medical Academy, Saint Petersburg, Russia;

²Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

³Academician I.P. Pavlov First St. Petersburg State Medical University, Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

BACKGROUND: The human forefoot, despite its fundamental role in bipedalism, is the least studied part of the foot in most biomechanical and clinical models, where it is often considered as a rigid structure. Evolutionary adaptations associated with walking upright have led to a complex morphological structure of the forefoot. Existing concepts of morphological modularity and integration are often limited by the complexity of analyzing multiple relationships. This study suggests solving this problem by applying anatomical network analysis (AnNA) to study the structural organization of the forefoot. AnNA allows you to formalize the connections between the components of the foot, revealing patterns of its integration and modularity.

AIM: To study the structural organization of the human foot's metatarsal bones and phalanges of the human foot using the method of anatomical network analysis (AnNA).

METHODS: As part of this study, the IGRAPH library in the R programming environment was used to analyze the AnNA network. Modeling and visualization of the network structure were carried out using the Fruchterman-Reingold algorithm, which ensures the optimal location of nodes. The structural characteristics, including the modularity and integration of the AnNA network, were analyzed using the spinglass algorithm. Osteometric parameters such as the length of the metatarsal bones and phalanges of the I–V toes of middle-aged men were used as input data for the AnNA study.

RESULTS: The structural organization of the metatarsal bones and phalanges of the human foot represents a structure composed of several modules: proximal (includes I–V metatarsal bones) and distal (includes phalanges of I–V toes) modules relative to the longitudinal axis of the foot, as well as medial (includes I–III metatarsal bones and phalanges of I–III toes) and lateral (includes IV–V metatarsal bones and phalanges of IV–V toes) modules relative to the transverse axis of the foot. Network analysis showed that the distal and medial modules are more complex and less anisomeric than the proximal and lateral modules. The distal module demonstrates a more complex organization than the proximal one, while the medial and lateral modules demonstrate a higher similarity in complexity of organization. The medial and lateral modules show greater similarity than the distal and proximal modules.

CONCLUSION: Morphological modularity and integration are the organizing factors of the bone architecture of the foot. The structural organization of the metatarsal bones and phalanges of the human foot constitutes a system composed of four modules – proximal (metatarsal bones) and distal (phalanges of the toes) relative to the longitudinal axis of the foot, medial (I–III metatarsal bones and phalanges of I–III toes) and lateral (IV–V metatarsal bones and phalanges of IV–V fingers legs) relative to the transverse axis of the foot.

Keywords: human foot; forefoot; structural organization; anatomical network analysis.

TO CITE THIS ARTICLE:

Gayvoronsky IV, Fandeeva OM, Pashchenko PS, Nichiporuk GI, Vinogradov SV, Shashkov VA. Analysis of the structural organization of the human forefoot using anatomical network models. *Morphology*. 2026;164(3):XX–XX. DOI: 10.17816/morph.688247 EDN: YTEHPS

© Eco-Vector, 2026

Article can be used under the CC BY-NC-ND 4.0 International License

Received: 24.07.2025

Accepted: 10.11.2025

Published online: 01.03.2026

ОБОСНОВАНИЕ

Бипедализм у человека — уникальное явление среди ныне живущих приматов. Его древнее освоение ранними гоминидами повлияло на последующие эволюционные изменения в социальном поведении и на развитие материальной культуры. Несмотря на значительное число научных публикаций, посвящённых морфологии стопы, её передний отдел остаётся наименее изученным, поскольку в большинстве клинических и биомеханических моделей походки он рассматривается как единая жёсткая конструкция [1]. Передний отдел стопы у человека включает плюсневые кости и фаланги пальцев, а его функциональные особенности тесно связаны с прямохождением [2]. Морфологические изменения переднего отдела стопы в эволюционном аспекте обусловлены локомоторной адаптацией в процессе жизнедеятельности, что в конечном итоге привело к появлению походки, характерной для современного человека [3]. Развитие и рост переднего отдела стопы, как и других отделов дистальных сегментов конечностей, определяется морфогенетическими механизмами, едиными для всех элементов во времени и пространстве [4]. Последующие онтогенетические преобразования приводят к формированию продольных и поперечного сводов стопы [5].

Эволюция такой сложной морфологической структуры, как передний отдел стопы, в контексте ограничений, накладываемых генетическими детерминантами, процессами развития и локомоторной адаптацией, на протяжении многих лет остаётся предметом научных изысканий [6, 7].

В середине XX века изучение ковариации морфологических признаков и её последствий для эволюционной диверсификации получило развитие в рамках концепции «морфологической модульности и интеграции». Согласно этой концепции, развитие фенотипических признаков организовано в относительно независимые друг от друга модульные единицы. Признаки, изменчивость которых обусловлена эмбриогенетическими или морфофункциональными факторами, обладают высокой степенью интеграции и развиваются как единое целое [8].

С учётом полигенного наследования количественных особенностей скелета, включая стопу, а также существования дифференциальных плейотропных эффектов, предполагается, что различия в соотношении генотипа и фенотипа могут приводить к формированию полуавтономных модулей, характеризующихся более тесной интеграцией морфологических признаков внутри себя. Эта концепция тесно связана с вопросом о способности анатомических структур реагировать на избирательное влияние различных факторов окружающей среды. Некоторые авторы утверждают, что модульность обеспечивает гибкость анатомической структуры, позволяя варьировать направление и величину эволюционных изменений отдельных её частей и их взаимосвязей внутри структуры без ущерба для функции [9]. Другие авторы, напротив, считают, что более высокая степень интеграции способствует эволюционным преобразованиям анатомической структуры [10]. Изучение структурной организации особенно важно для понимания трансформации костной архитектуры стопы, эволюция которой у приматов характеризуется значительными морфологическими изменениями [11].

Тем не менее, представления о морфологической модульности, интеграции и структурной организации посткраниального скелета остаются ограниченными из-за сложности изучения многочисленных взаимодействий между костями различных отделов [12]. Кроме того, большинство исследований сосредоточено на скелете пояса и свободной части нижних конечностей, за исключением дистальных сегментов, что во многом объясняется сложностью анализа и интерпретации больших наборов данных [10]. В связи с этим изучение строения скелета стопы человека, с учётом архитектоники и организации морфологических показателей её костей, представляет собой актуальную задачу, требующую разработки новых методологических подходов.

Представляется перспективным использование анатомического сетевого анализа (Anatomical Network Analysis, AnNA), представляющего собой мощный инструмент для изучения закономерностей взаимосвязей между анатомическими структурами [13]. В отличие от количественных морфометрических методов, AnNA позволяет напрямую сравнивать различные части изучаемого объекта [14]. В частности, AnNA оценивает паттерны связности с использованием инструментов и статистических методов теории сетей, формализуя части исследуемого объекта в виде узлов, а связи между ними — в виде сетевой модели, что позволяет оценить структурную организацию и выявить закономерности интеграции частей и модульности анатомической структуры [15]. Важно отметить, что AnNA представляет собой формальную

основу для изучения морфологической организации анатомических структур, свободную от априорных предположений и гипотез о развитии, функциональных и филогенетических взаимоотношениях между их частями [16].

Морфология переднего отдела стопы человека широко изучалась с использованием стандартных методологических подходов, включающих анализ размеров и формы костей, их пропорций и ориентации относительно друг друга [17]. Однако исследование структуры переднего отдела стопы человека в контексте его структурной организации требует разработки и применения инновационной методологии. Такая методология должна основываться на идентификации и детальном анализе взаимосвязей между отдельными компонентами анатомической структуры, формирующими передний отдел стопы, что позволит более полно и глубоко понять его морфологию. Мы стремимся дать представление о строении переднего отдела стопы человека с помощью AnNA [18]. Используя данные о взаимосвязи между компонентами переднего отдела стопы, AnNA дополняет информацию, содержащуюся во всеобъемлющей концепции формы и предоставляемую традиционной линейной морфометрией, а также позволяет сравнивать различные анатомические особенности стопы человека. За последние 10 лет AnNA получил широкое признание в научном сообществе как инструмент для решения функциональных, эволюционных и онтогенетических вопросов, связанных с опорно-двигательным аппаратом, в том числе с конечностями, у различных таксонов, включая человека [16].

Цель исследования — изучить структурную организацию костей плюсны и фаланг пальцев стопы человека методом анатомического сетевого анализа.

МЕТОДЫ

ДИЗАЙН ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведено одноцентровое одномоментное описательное исследование структурной организации переднего отдела стопы с созданием сетевых моделей на основе данных остеометрии плюсневых костей и фаланг пальцев.

УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ

Исследование проведено на базе кафедры анатомии человека ФГБВОУ ВО «Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова» Минобороны России (Санкт-Петербург, Россия).

КРИТЕРИИ СООТВЕТСТВИЯ

В исследование включены кости передних отделов (I–V плюсневые кости и фаланги I–V пальцев) правых стоп 100 мужчин в возрасте 22–60 лет из паспортизированной остеологической коллекции Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова.

Критерии включения: полный комплект костей переднего отдела стопы (5 плюсневых костей, 5 проксимальных фаланг, 4 средние фаланги, 5 дистальных фаланг); отсутствие дефектов оснований и головок костей, а также выраженных возрастных инволютивных изменений и деформаций.

ИСХОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основной исход исследования

Построена сетевая модель переднего отдела стопы по данным прямой остеометрии плюсневых костей и фаланг пальцев взрослых мужчин. Проведен анализ структурной организации костей переднего отдела стопы, что позволило установить его модульное строение в продольной и поперечной осях.

Методы регистрации исходов

Для моделирования сетей и сетевого анализа использованы показатели длины I–V плюсневых костей (ПК), проксимальных фаланг (ПФ), средних фаланг (СФ) и дистальных фаланг (ДФ) I–V пальцев стопы, измеренные как расстояние между центром суставной поверхности и наиболее удаленной от него точкой на головке кости. Все измерения выполнены в ходе остеометрии при помощи электронного штангенциркуля ЧИЗ ШЦЦ-1 45639 с точностью 0,01 мм (ООО НПЗ «ЧИЗ», Россия).

Для изучения анатомических структур применена методология моделирования на основе сетевого анализа. Построены скелетные анатомические сетевые модели переднего отдела стопы на основе всего набора данных, при этом каждая кость рассматривалась как узел (всего 19 узлов — 5 для ПК, 5 для ПФ, 4 для СФ и 5 для ДФ; рис. 1). Соединения между парами узлов представлены в виде

ненаправленных связей. Связь между костями переднего отдела стопы была определена с учётом двух различных типов соединений:

- позиционного — при этом типе соединения учитывалась взаимосвязь между костями, обусловленная их анатомической номенклатурой и расположением (плюсневые кости, проксимальные, средние и дистальные фаланги);
- кинематического — этот тип соединения характеризуется наличием связи между костями посредством межфаланговых/плюснефаланговых суставов.

Мерой количественной оценки связи между узлами служил вес связи, определяемый коэффициентом корреляции Пирсона (r). Топологическая информация о связях узлов была закодирована в квадратных и симметричных матрицах, в которых каждый элемент отражает коэффициент корреляции между двумя анатомическими структурами, представленными соответствующими строкой и столбцом. Таким образом, строки и столбцы матрицы однозначно соответствуют определённым анатомическим структурам, что позволило количественно оценить степень взаимосвязи между ними.

Сетевой анализ выполнен в среде программирования R (v.4.3.1) с использованием функций пакета *igraph* [19]. Компоновка узлов выполнена при помощи алгоритма Fruchterman–Reingold. Для определения модульности в сетевых моделях использовали алгоритм Spinglass, реализованный на парных взаимодействиях в системе. Алгоритм построен на предположении, что соединения между узлами находятся в сходных состояниях (то есть характеризуются близкими значениями парных коэффициентов корреляции), что определяет морфологический контекст модульности [18]. Для оценки анатомической организации переднего отдела стопы использованы 6 сетевых параметров: количество узлов (N) и количество связей (K) — показатели, которые определяют количество смоделированных анатомических структур, анатомических частей и попарных связей; плотность соединений (D) — показатель сложности сети, отражающий количество существующих связей относительно общего максимально возможного; средний коэффициент кластеризации (C) — мера относительной степени биологической взаимозависимости между частями, рассчитанная как отношение среднего значения суммы связей между всеми соседями каждого узла к максимально возможному значению суммы; средняя длина кратчайшего пути (L) — показатель эффективной близости между анатомическими частями, рассчитанный как среднее значение минимального расстояния между всеми парами узлов, которое измеряется количеством связей, где каждая связь имеет единичную длину; неоднородность соединений (H) — показатель анизотропии, отражающий насколько неоднородны по количеству связей части морфологической структуры (отношение стандартного отклонения количества подключений на узел к среднему числу подключений). В совокупности D , C и L определяют степень интеграции сетей: чем больше число взаимодействий и взаимозависимостей, тем более интегрированной является система, то есть чем выше D и C и ниже L .

СТАТИСТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕДУРЫ

Запланированный размер выборки

Размер выборки предварительно не рассчитывали.

Статистические методы

Статистический анализ выполнен в программе OriginPro 2024 (v. 10.1.0.178, SR1; OriginLab Corporation, США).

Перед проведением статистической обработки количественных данных проводили процедуру исключения выбросов с использованием теста Граббса. Для проверки соответствия эмпирического распределения выборки теоретическому закону нормального распределения использован тест Шапиро–Уилка. Сравнение количественных переменных между двумя группами выполнено с использованием t -теста Стьюдента.

Сравнения средних значений нескольких групп количественных переменных выполнены с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) с проверкой гипотезы о равенстве дисперсий (тест Левена). В случае выявления различий между группами, отклоняющих гипотезу о принадлежности выборок к одной и той же совокупности, проводили анализ специфики различий с использованием *post hoc* теста Бонферрони.

Взаимосвязь между костями переднего отдела стопы оценивали методом корреляционного анализа; вес связей между узлами сети определялся коэффициентами корреляции Пирсона (r), представленными в виде матрицы с учётом топологии соединений между узлами.

В качестве порогового уровня статистической значимости принято значение $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описательная статистика длины костей переднего отдела стопы представлена в табл. 1. Наблюдается выраженный градиент различий между костями относительно продольной оси стопы — длина костей возрастает в проксимо-дистальном направлении, а их распределение имеет вид: ПК > ПФ > СФ > ДФ. Анализ специфики различий длины костей относительно поперечной оси стопы выявил следующее распределение:

ПК — II > III > IV = V > I;

ПФ — I > II = III > IV > V;

СФ — II > III > IV = V;

ДФ — I > II > III > IV = V.

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) с учётом топологии соединений между узлами (плюсневые кости и фаланги пальцев) представлены в виде матрицы (табл. 2).

Проанализированы анатомические сети, представляющие передний отдел стопы относительно её продольной и поперечной осей. Анализ взаимосвязи как между узлами внутри модуля, так и между узлами, расположенными в разных модулях, демонстрирует отсутствие группировки внутри каждого модуля, что позволяет различать проксимальный (Мп) и дистальный (Мд) модули относительно продольной оси стопы, а также медиальный (Мм) и латеральный (Мл) модули относительно её поперечной оси. Мп включает I–V плюсневые кости, Мд — фаланги I–V пальцев (рис. 2); Мм включает I–III плюсневые кости и фаланги I–III пальцев, Мл — IV–V плюсневые кости и фаланги IV–V пальцев (рис. 3). Название каждого модуля относится только к его анатомическому положению и исключает любую интерпретацию, связанную с развитием и функционированием переднего отдела стопы. Анализ сетевых моделей показывает, что у женщин организация пястных костей и фаланг пальцев характеризуется более высокой морфологической интеграцией и модульностью, чем у мужчин (см. табл. 1). Количественная оценка основных параметров сетей представлена в табл. 3.

Сетевой анализ продемонстрировал, что дистальный и медиальный модули являются более сложными (характеризуются высокими значениями D и C и более низким уровнем L) и менее анизомерными (более низкий уровень H), чем проксимальный и латеральный. Эти данные свидетельствуют о том, что фаланги более взаимосвязаны, чем плюсневые кости. Значения плотности связей (D) и средней длины кратчайшего пути (L) позволяют предположить, что Мд организован более сложно, чем Мп, однако значения среднего коэффициента кластеризации (C) противоречат этой модели; при этом Мм и Мл демонстрируют более высокую схожесть в сложности организации, чем Мд и Мп.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведённого исследования убедительно подтверждают эффективность применения методов сетевого анализа для углублённого изучения структурной организации стопы человека и открывают новые перспективы в данной области. В предыдущих работах показано, что структурная организация переднего отдела стопы у человека определяется различиями морфометрических параметров плюсневых костей и фаланг пальцев, что проявляется в неоднородности пропорциональных соотношений между ними, выявленных с помощью классических методов морфометрии [2].

В ходе исследования созданы анатомические сетевые модели переднего отдела стопы человека. Несмотря на то, что плюсневые кости и фаланги пальцев представляют собой тесно взаимосвязанные модули, полученные результаты подтверждают гипотезу о существовании градиента интеграции в скелете стопы [20]. Развитие, рост и дифференцировка стопы генетически обусловлены и протекают одновременно в трёх плоскостях как непрерывный и скоординированный процесс, что обеспечивает интеграцию её сегментов [4]. Таким образом, формирование структур проксимального (плюсневые кости и проксимальные фаланги) и дистального модулей (средние и дистальные фаланги), а также медиального (I–III плюсневые кости и фаланги I–III пальцев) и латерального (IV–V плюсневые кости и фаланги VI–V пальцев) модулей регулируется совместно, что обуславливает высокую скоординированность анатомических и функциональных взаимоотношений в контексте формирования продольных и поперечного сводов [5]. Выделение медиального и латерального модулей в структуре переднего отдела стопы расширяет классические представления о ключевой роли костной архитектуры в распределении нагрузки при ходьбе [21, 22]. Это согласуется с данными о том, что нарушения анатомических взаимоотношений между элементами медиального модуля (I–II плюсневые кости и проксимальные

фаланги I–II пальцев) чаще всего сопряжены с развитием плоскостопия и других деформаций стопы [17]. Более прочные взаимосвязи между элементами каждого из анатомических модулей переднего отдела стопы согласуются с особенностями её морфогенеза относительно продольной и поперечной осей, что обусловлено высокой пролиферативной активностью мезодермальных клеток в дистальной части зачатка стопы [23]. Различия топологической организации модулей переднего отдела стопы связаны с тем, что плюсневые кости и фаланги пальцев достигают анатомической интеграции с помощью разных стратегий организации, что отражает эволюционный мозаицизм. Возможно, выделение многоуровневой структуры в организации переднего отдела стопы в виде проксимального, дистального, медиального и латерального морфологических модулей раскрывает эволюционный аспект локомоторной стратегии перехода от хватательной функции стопы при древесном образе жизни к опорной, которая в совершенстве развита у человека [3, 6]. Результаты исследования подтверждают, что сетевой анализ является важным инструментом для изучения дистальных сегментов посткраниального скелета у человека. Полученные результаты нельзя рассматривать в контексте существования взаимосвязи между модульностью и сложностью костной архитектуры стопы с морфологической точки зрения. В то же время попытки ограничить определение сложности строения скелета стопы подтверждают существование положительной обратной связи между модульностью и структурой. Результаты исследования демонстрируют, что определяющими факторами структурной организации переднего отдела стопы являются морфологическая интеграция и модульность. Это первое исследование, в котором сетевой анализ применён для оценки структурной организации переднего отдела стопы на основе данных остеометрии. Использование AnNA позволяет исследовать какие именно модели интеграции и модульности влияют на структурную организацию дистальных сегментов нижних конечностей у человека. В данном контексте применение AnNA для выявления и сравнения морфологической модульности и интеграции представляет собой перспективный подход для всесторонней оценки и комплексного взгляда на эволюцию и морфологию дистальных сегментов нижних конечностей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, использование сетевых моделей для изучения структурной организации переднего отдела стопы позволило выделить четыре модуля: относительно продольной оси стопы — проксимальный (I–V плюсневые кости) и дистальный (фаланги I–V пальцев); относительно поперечной оси стопы — медиальный (I–III плюсневые кости и фаланги I–III пальцев) и латеральный (IV–V плюсневые кости и фаланги IV–V пальцев). Результаты проведённого исследования демонстрируют, что определяющими факторами структурной организации переднего отдела стопы являются морфологическая интеграция и модульность. Полученные результаты дают новые знания о структурной организации стопы человека с позиции теории сетей.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. И.В. Гайворонский — руководство исследованием, определение концепции, пересмотр и редактирование рукописи; О.М. Фандеева — работа с данными; П.С. Пашенко — написание черновика рукописи; Г.И. Ничипорук — анализ данных, визуализация; С.В. Виноградов и В.А. Шашков — проведение исследования. Все авторы одобрили рукопись (версию для публикации), а также согласились нести ответственность за все аспекты настоящей работы, гарантируя надлежащее рассмотрение и решение вопросов, связанных с точностью и добросовестностью любой её части.

Этическая экспертиза. Выполнение исследования одобрено независимым этическим комитетом при Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова (протокол № 251 от 29.06.2021 г.).

Источники финансирования. Отсутствуют.

Раскрытие интересов. Авторы заявляют об отсутствии отношений, деятельности и интересов, связанных с третьими лицами (коммерческими и некоммерческими организациями), интересы которых могут быть затронуты содержанием статьи.

Оригинальность. При проведении исследования и создании настоящей статьи авторы не использовали ранее полученные и опубликованные сведения (данные, текст, иллюстрации).

Доступ к данным. Все данные, полученные в настоящем исследовании, представлены в статье.

Генеративный искусственный интеллект. При создании настоящей статьи технологии генеративного искусственного интеллекта не использовали.

Рассмотрение и рецензирование. Настоящая работа подана в журнал в инициативном порядке и рассмотрена по обычной процедуре. В рецензировании участвовали два внешних рецензента, член редакционной коллегии и научный редактор издания.

ADDITIONAL INFORMATION

Author contributions: I.V. Gaivoronsky – research management, definition of the concept, revision and editing of the manuscript; O.M. Fandeeva – working with data; P.S. Pashchenko – writing a draft of the manuscript; G.I. Nichiporuk – data analysis, visualization; S.V. Vinogradov, V.A. Shashkov – conducting research. All authors approved the manuscript (the version for publication), and also agreed to be responsible for all aspects of the work, ensuring proper consideration and resolution of issues related to the accuracy and integrity of any part of it.

Ethics approval: The study was approved by the Independent Ethics Committee at the Kirov Military Medical Academy (protocol №251 от 29.06.2021).

Funding sources: This study was not supported by any external sources of funding.

Disclosure of interests: The authors declare that they have no competing interests.

Statement of originality: When conducting the research and creating this article, the authors did not use previously obtained and published information (data, text, illustrations).

Data availability statement: The editorial policy regarding data sharing is not applicable to this work, and new data has not been collected or created.

Generative AI use statement: No generative artificial intelligence technologies were used in the creation of this article.

Provenance and peer-review: This article was submitted to the journal on its own initiative and reviewed according to the usual procedure. Two external reviewers, a member of the editorial board and the scientific editor of the publication participated in the review.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | REFERENCES

1. Mahieu C, Salvia P, Beyer B, et al. Metatarsal arch deformation and forefoot kinematics during gait in asymptomatic subjects. *Int Biomech.* 2019;6(1):75–84. doi: 10.1080/23335432.2019.1642142
2. Perepelkin AI, Krayushkin AI, Doronin AB, et al. *Human autopodium (anatomy of the foot and hand)*. Volgograd: Volgograd State Medical University; 2020. (In Russ.) ISBN: 978-5-9652-0488-5 EDN: ONYZHN
3. Fernández PJ, Holowka NB, Demes B, Jungers WL. Form and function of the human and chimpanzee forefoot: implications for early hominin bipedalism. *Sci Rep.* 2016;6:30532. doi: 10.1038/srep30532 EDN: WSIFID
4. Petit F, Sears KE, Ahituv N. Limb development: a paradigm of gene regulation. *Nat Rev Genet.* 2017;18(4):245–258. doi: 10.1038/nrg.2016.167
5. Perepelkin A, Mandrikov V, Krayushkin A. *Mechanical properties of the human foot*. Beau Bassin: LAP LAMBERT; 2018. (In Russ.) ISBN: 978-613-7-43013-2 EDN: XMBGJV
6. Wunderlich RE. The primate forefoot. In: Zeininger A, Hatala KG, Wunderlich RE, Schmitt D, editors. *The Evolution of the Primate Foot*. Springer International Publishing; 2022. P:73–109. doi: 10.1007/978-3-031-06436-4_5
7. Harcourt-Smith WEH. Contemporary hominin locomotor diversity. *Science.* 2024;386(6725):969–970. doi: 10.1126/science.adt8033 EDN: UOOXCE
8. Klingenberg CP. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2014;369(1649):20130249. doi: 10.1098/rstb.2013.0249
9. Raff RA. *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: University of Chicago Press; 1996.
10. Conaway MA, von Cramon-Taubadel N. Morphological integration of the hominoid postcranium. *J Hum Evol.* 2022;171:103239. doi: 10.1016/j.jhevol.2022.103239 EDN: LEUQNQ
11. Kolmanovsky IA. Primate foot evolution: a new approach to the old problem. *Journal of General Biology.* 2002;63(4):297–298. EDN: MPLVKZ.
12. Conaway MA, Adams DC. An effect size for comparing the strength of morphological integration across studies. *Evolution.* 2022;76(10):2244–2259. doi: 10.1111/evo.14595 EDN: FCNQVI
13. Ziermann JM, Boughner JC, Esteve-Altava B, Diogo R. Anatomical comparison across heads, fore- and hindlimbs in mammals using network models. *J Anat.* 2021;239(1):12–31. doi: 10.1111/joa.13409 EDN: RZAFSN
14. McQueen C, Towers M. Establishing the pattern of the vertebrate limb. *Development.* 2020;147(17):dev177956. doi: 10.1242/dev.177956 EDN: FNQJCT
15. Rasskin-Gutman D, Esteve-Altava B. Connecting the dots: anatomical network analysis in morphological evodevo. *Biol Theory.* 2014;9:178–193. doi: 10.1007/s13752-014-0175-x EDN: LPKREE
16. Diogo R, Molnar JL, Rolian C, Esteve-Altava B. First anatomical network analysis of fore- and hindlimb musculoskeletal

Морфология / Morphology

Оригинальные исследования / Original Study Articles

DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.688247>

- modularity in bonobos, common chimpanzees, and humans. *Sci Rep.* 2018;8(1):6885. doi: 10.1038/s41598-018-25262-6 EDN: RZJBQH
17. Nikolenko VN, Fomkin RN, Prazdnikov EN. *Morphofunctional features of the human foot in normal conditions and in pathology.* Saratov: Izdate'l'stvo Saratovskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta, 2017. (In Russ.)
 18. Yang Z, Algesheimer R, Tessone CJ. A comparative analysis of community detection algorithms on artificial networks. *Sci Rep.* 2016;6:30750. doi: 10.1038/srep30750
 19. Csárdi G, Nepusz T. The igraph software package for complex network research. *Inter Journal, Complex Systems.* 2006;1695:1–9.
 20. McNutt EJ, Zipfel B, DeSilva JM. The evolution of the human foot. *Evol Anthropol.* 2018;27(5):197–217. doi: 10.1002/evan.21713 EDN: HPQRKE
 21. Foulston J. Biomechanical analysis of foot structure and function. *Baillieres Clin Rheumatol.* 1987;1(2):241–260. doi: 10.1016/s0950-3579(87)80002-x
 22. Scott SH, Winter DA. Biomechanical model of the human foot: kinematics and kinetics during the stance phase of walking. *J Biomech.* 1993;26(9):1091–1104. doi: 10.1016/s0021-9290(05)80008-9
 23. Tickle C. How the embryo makes a limb: determination, polarity and identity. *J Anat.* 2015;227(4):418–430. doi: 10.1111/joa.12361

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

AUTHORS' INFO

*Автор, ответственный за переписку:	
* Фандеева Оксана Маликовна , д-р мед. наук; адрес: Россия, 194044, Санкт-Петербург, ул. Академика Лебедева, д. 37А; ORCID: 0000-0002-3857-7388; eLibrary SPIN: 8320-9471; e-mail: osteolog_oxana@mail.ru	* Oksana M. Fandeeva , MD, Dr. Sci. (Medicine); address: 37A Akademika Lebedeva st, Saint Petersburg, Russia, 194044; ORCID: 0000-0002-3857-7388; eLibrary SPIN: 8320-9471; e-mail: osteolog_oxana@mail.ru
Соавторы:	
Гайворонский Иван Васильевич , д-р мед. наук, профессор; ORCID: 0000-0002-6836-5650; eLibrary SPIN: 1898-3355; e-mail: i.v.gayvoronsky@mail.ru	Ivan V. Gayvoronsky , MD, Dr. Sci. (Medicine), Professor; ORCID: 0000-0002-6836-5650; eLibrary SPIN: 1898-3355; e-mail: i.v.gayvoronsky@mail.ru
Пашенко Павел Степанович , д-р мед. наук, профессор; ORCID: 0009-0007-4987-9262; eLibrary SPIN: 1035-3261; e-mail: pashchenko@vmeda.org	Pavel S. Pashchenko , MD, Dr. Sci. (Medicine), Professor; ORCID: 0009-0007-4987-9262; eLibrary SPIN: 1035-3261; e-mail: pashchenko@vmeda.org
Ничипорук Геннадий Иванович , канд. мед. наук, доцент; ORCID: 0000-0001-5569-7325; eLibrary SPIN: 3532-1203; e-mail: nichiporuk@vmeda.org	Gennady I. Nichiporuk , MD, Cand. Sci. (Medicine), Assistant Professor; ORCID: 0000-0001-5569-7325; eLibrary SPIN: 3532-1203; e-mail: nichiporuk@vmeda.org
Виноградов Стас Викторович , канд. мед. наук, доцент; ORCID: 0000-0002-8429-5840; eLibrary SPIN: 9343-0818; e-mail: vitista@mail.ru	Stas V. Vinogradov , MD, Cand. Sci. (Medicine), Assistant Professor; ORCID: 0000-0002-8429-5840; eLibrary SPIN: 9343-0818; e-mail: vitista@mail.ru
Шашков Владимир Андреевич , канд. мед. наук; ORCID: 0000-0002-7360-5970; eLibrary SPIN: 6861-3767; e-mail: dr.shashkov@mail.ru	Vladimir A. Shashkov , MD, Cand. Sci. (Medicine); ORCID: 0000-0002-7360-5970; eLibrary SPIN: 6861-3767; e-mail: dr.shashkov@mail.ru

ТАБЛИЦЫ

Таблица 1. Средние значения длины костей переднего отдела стопы человека

Table 1. Average values of the length of the bones of the forefoot

Кости и их порядковый номер	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>SD</i> , мм	<i>CI</i> , мм	
Плюсневые кости	I	97	74,5±7,88	73,7–76,9
	II	94	90,6±9,26	88,8–92,5
	III	100	81,7±6,77	80,3–83,0
	IV	98	78,6±5,71	77,5–79,8
	V	100	77,0±9,12	75,2–78,8
Проксимальные фаланги пальцев	I	100	33,1±2,86	32,5–33,6
	II	100	25,8±2,20	25,4–26,3
	III	98	24,1±2,63	23,6–24,6
	IV	96	22,8±1,84	22,5–23,2
	V	99	20,0±1,84	19,6–20,3
Средние фаланги пальцев	II	100	14,9±1,49	14,6–15,2
	III	96	11,9±1,57	11,6–12,2
	IV	99	8,1±1,00	7,9–8,2
	V	98	8,1±0,93	7,9–8,3
Дистальные фаланги пальцев	I	94	21,7±2,09	21,3–22,1
	II	98	10,3±1,06	10,1–10,5
	III	92	8,1±0,91	7,9–8,3
	IV	93	6,1±0,79	5,9–6,2
	V	93	5,9±0,63	5,8–6,1

Примечание. *M* — среднее значение; *SD* — стандартное отклонение; *CI* — доверительный интервал.

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) между длинами костей переднего отдела стопы человека

Table 2. The values of Pearson (r) correlation coefficients between the bones of the forefoot in length

Кости	ПК					ПФ					СФ				ДФ						
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V		
ПК	I	-	0,88	0,84	0,48	0,45	0,92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	II	-	-	0,80	0,37	0,29	-	0,92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	III	-	-	-	0,31	0,36	-	-	0,91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	IV	-	-	-	-	0,78	-	-	-	0,90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ПФ	I	-	-	-	-	-	-	0,91	0,68	0,51	0,29	-	-	-	-	-	-	-	-	0,81	
	II	-	-	-	-	-	-	-	0,88	0,39	0,38	0,92	-	-	-	-	-	-	-	-	
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	0,86	0,42	-	0,91	-	-	-	-	-	-	-	
	IV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,83	-	-	0,89	-	-	-	-	-	-	
	V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,88	-	-	-	-	-	
СФ	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,85	0,25	0,23	-	0,29	-	-	-	
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,79	0,16	-	-	0,81	-	-	
	IV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,82	-	-	-	0,55	-	
	V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,78	
	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,78
ДФ	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,73
	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,45
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,71
	IV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,80
	V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. ПК — плюсневые кости, ПФ — проксимальные фаланги пальцев, СФ — средние фаланги пальцев, ДФ — дистальные фаланги пальцев; красным цветом обозначен позиционный тип соединения между узлами, синим цветом — кинематический тип соединения.

Таблица 3. Параметры сетевых моделей переднего отдела стопы человека

Table 3. Networks parameters of models of the forefoot

Параметр	Проксимальный модуль	Дистальный модуль	Медиальный модуль	Латеральный модуль
Количество узлов	5	14	11	8
Количество связей	10	35	18	10
Плотность связей	0,23±0,16	0,31±0,26	0,42±0,29	0,34±0,28
Средний коэффициент кластеризации	0,33±0,23	0,24±0,18	0,28±0,21	0,29±0,22
Средняя длина кратчайшего пути	0,13±0,08	0,19±0,15	0,25±0,16	0,23±0,16
Неоднородность соединений	0,15±0,07	0,28±0,16	0,39±0,21	0,31±0,24

Примечание. Данные представлены в виде среднего значения и стандартного отклонения.

РИСУНКИ

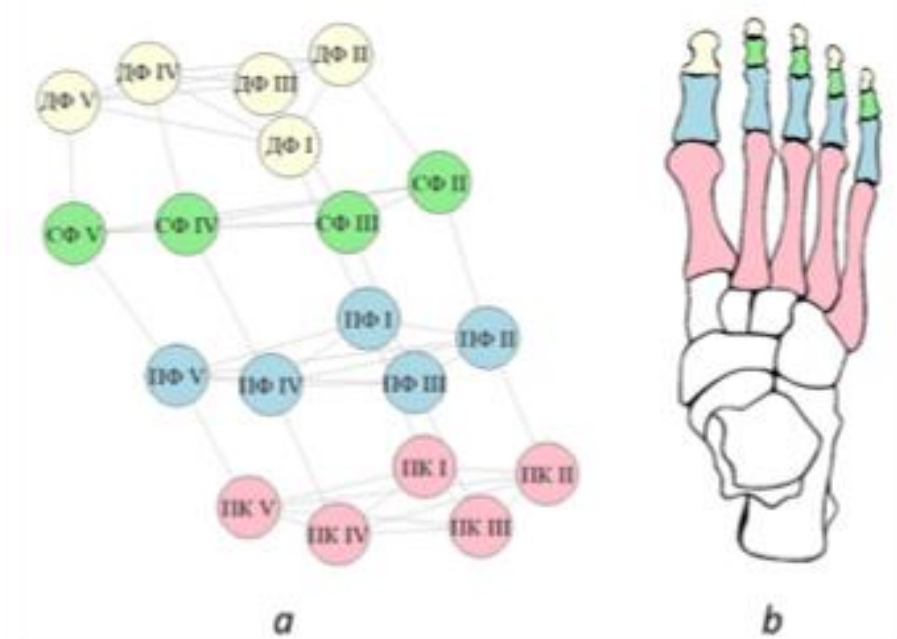


Рис. 1. Сетевая модель переднего отдела стопы: *a* — схема модели; *b* — схема переднего отдела стопы (цвет костей соответствует цвету группы узлов); ПК — плюсневые кости, розовый цвет; ПФ — проксимальные фаланги пальцев, голубой цвет; СФ — средние фаланги пальцев, зелёный цвет; ДФ — дистальные фаланги пальцев, жёлтый цвет.

Fig. 1. Network model of the forefoot: *a* – diagram of the model (MT – metatarsal bones (pink), PP – proximal phalanges (blue), MP – middle phalanges (green), DP – distal phalanges (yellow)); *b* – diagram of the forefoot (the color of the bones corresponds to the color node groups).

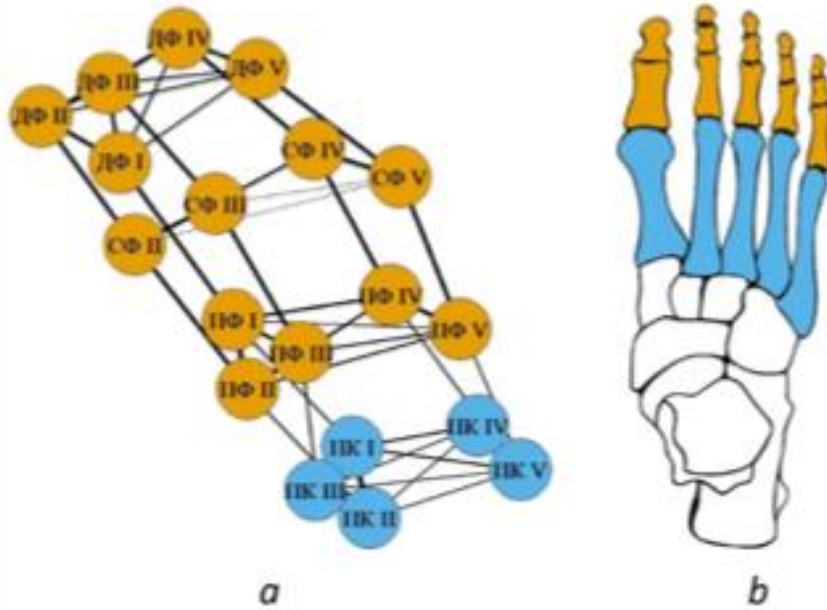


Рис. 2. Структурная организация переднего отдела стопы в продольной оси: *a* — сетевая модель; *b* — схема топологических модулей; голубой цвет — проксимальный модуль, жёлтый цвет — дистальный модуль.

Fig. 2. The structural organization of the forefoot in the longitudinal axis: *a* – the network model of the forefoot; *b* – the family of modules of the forefoot (the proximal module is blue, the distal module is yellow).

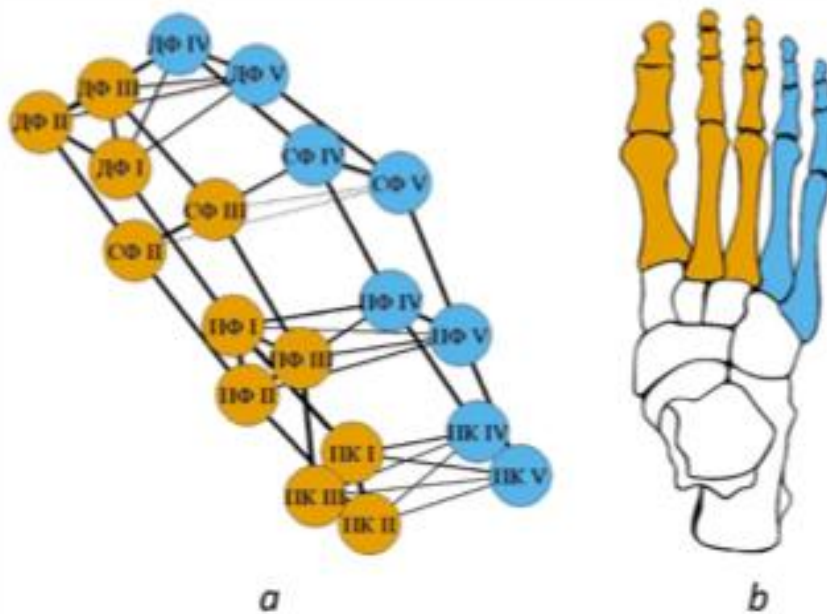


Рис. 3. Структурная организация переднего отдела стопы в поперечной оси: *a* — сетевая модель; *b* — схема топологических модулей; голубой цвет — медиальный модуль, жёлтый цвет — латеральный модуль.

Fig. 3. The structural organization of the forefoot in the transverse axis: *a* – the network model of the forefoot; *b* – the family of modules of the forefoot (medial module in blue, lateral module in yellow).