

ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений	5
Введение	6
Глава 1. История развития биомеханики	9
1.1. Зарождение биомеханики как науки	9
1.2. Развитие методов исследования в биомеханике	12
1.3. Вклад российских ученых в развитие биомеханики	16
1.4. Связь остеопатии и биомеханики	19
Глава 2. Механические воздействия	25
2.1. Виды механических воздействий	25
2.2. Механические колебания и вибрация	30
2.3. Механические волны	38
Глава 3. Механические свойства твердых тел	46
3.1. Виды твердых тел	46
3.2. Деформации твердых тел	52
3.3. Виды деформаций	63
3.4. Механические свойства твердых тел	67
Глава 4. Механические свойства мягких биологических тканей	74
4.1. Разновидности соединительной ткани, ее состав и свойства ее элементов	76
4.2. Цитоскелет	86
4.3. Общие механические свойства мягких биологических тканей	89
4.4. Механические свойства кожи	93
4.5. Механические свойства нервной ткани	102
4.6. Механические свойства мышц	108
4.7. Механические свойства сухожилий	110
Глава 5. Механические свойства твердых биологических тканей	117
5.1. Механические свойства костей	118
5.2. Механические свойства хрящевой ткани	126
Глава 6. Механические свойства и работа сердца	137
6.1. Строение сердца	137
6.2. Сердечный цикл	143
6.3. Механические свойства сердца	146
6.4. Модели сердца и его структур	148
6.5. Особенности движения крови в сердце	155
Глава 7. Механические свойства сосудов	160
7.1. Строение и механические свойства артерий	160
7.2. Строение и механические свойства вен	171

7.3. Строение кровеносных и лимфатических капилляров	174
7.4. Строение и механические свойства лимфатических сосудов	175
Глава 8. Движение крови по сосудам	180
8.1. Вязкость жидкости	180
8.2. Реологические свойства крови	182
8.3. Течение вязкой жидкости по горизонтальной трубе	184
8.4. Движение крови в артериях и венах	188
8.5. Давление крови	192
8.6. Движение крови в капиллярах	195
Глава 9. Биомеханика дыхательной системы	200
9.1. Строение и механические свойства воздухоносных путей	200
9.2. Строение и механические свойства легочной паренхимы	202
9.3. Биомеханика внешнего дыхания	206
9.4. Движение воздуха по воздухоносным путям	211
9.5. Биомеханика кашля	215
Глава 10. Механика заменителей биологических тканей. Имплантация и эндопротезирование	220
10.1. Требования к материалам для эндопротезирования	221
10.2. Протезирование кровеносных сосудов	226
10.3. Протезирование суставов	229
Глава 11. Строение и механические свойства опорно-двигательного аппарата	236
11.1. Пассивная часть опорно-двигательного аппарата	236
11.2. Позвоночный столб	239
11.3. Активная часть опорно-двигательного аппарата	245
11.4. Вертикальная поза человека и положение общего центра тяжести	254
Глава 12. Опорно-двигательный аппарат как биомеханическая система	266
12.1. Кинематика опорно-двигательного аппарата	267
12.2. Звенья тела как рычаги	275
12.3. Динамика опорно-двигательного аппарата	282
12.4. Биомеханика ходьбы	297
Глава 13. Анатомо-функциональное единство опорно-двигательного аппарата	314
13.1. Опорно-двигательный аппарат как система тенсегрити	314
13.2. Реакции живых тканей на механические воздействия	322
13.3. Организация мышечно-фасциальной системы	326
Предметный указатель	338

ВВЕДЕНИЕ

Биомеханика — это раздел биофизики, изучающий механические свойства живых тканей, органов и организма в целом, а также происходящие в них механические явления (при движении, дыхании и т.д.). Пользуясь методами теоретической и прикладной механики, эта наука исследует деформацию структурных элементов тела, течение жидкостей и газов в живом организме, движение в пространстве частей тела, передвижение тела в пространстве и т.п. На основе этих исследований могут быть составлены биомеханические характеристики органов и систем организма, знание которых является важнейшей предпосылкой для изучения процессов регуляции.

Особенно плодотворно применяется классическая механика твердого тела в изучении движений человека. Часто под биомеханикой понимают именно это ее приложение. При изучении движений биомеханика использует данные антропометрии, анатомии, физиологии нервной и мышечной систем и других биологических дисциплин. Именно поэтому часто, может быть, в учебных целях, в биомеханику опорно-двигательного аппарата (ОДА) включают его функциональную анатомию, а иногда и физиологию нервно-мышечной системы. Деятельность нервно-мышечной системы отражается во временной, кинематической и динамической структурах движения. Благодаря этому отражению возможно с помощью биомеханических методов исследования получать информацию о регуляции движений и ее нарушениях. Такой возможностью широко пользуются для диагностики заболеваний, контроля результатов лечения, двигательных навыков и обученности у инвалидов, спортсменов и космонавтов, в нейрофизиологических исследованиях.

Сфера приложения этой науки гораздо шире изучения ОДА. Биомеханика включает изучение дыхательной системы, системы кровообращения, специализированных рецепторов и т.д. Интересные данные получены при изучении эластичного и неэластичного сопротивления грудной клетки, движений газов через дыхательные пути, также изучаются биомеханические свойства живых тканей и их реакции на механические воздействия. Полученные знания о деформационных свойствах тканей помогают решению некоторых практических задач: в частности, они используются при создании внутренних протезов (клапаны, искусственное сердце, сосуды, суставы и проч.) и экзопротезов конечностей. Биомеханика находится на стыке разных наук: физики, биологии,

физиологии, математики, медицины. Она вовлекает в свою сферу различных специалистов, таких как инженеры, технологи, конструкторы, программисты, врачи, специалисты по физкультуре и спорту и др.

Таким образом, **специфическим объектом познания биомеханики**, то есть кругом явлений и процессов, закономерности которых изучает эта наука, являются механические свойства живых тканей, все виды механических движений в живых организмах и их взаимосвязи, реакции на механические воздействия.

В настоящее время основное направление развития медицинской науки связано с изучением молекулярных и биохимических процессов и, соответственно, с разработкой новых лекарственных средств, влияющих на эти процессы. К сожалению, у будущих врачей складывается убеждение, что основные процессы в организме человека — химические. На самом деле большая часть процессов в живом организме имеет физическую природу. Это не только механические перемещения на микро- и макроуровне, течение жидкостей и движение газов, но и различные электромагнитные излучения, электрические процессы, процессы поглощения, выделения и превращения энергии и проч. Следовательно, влияние на эти процессы с помощью физических методов может иметь лечебное действие. Кроме того, центральная нервная система (ЦНС) получает информацию о состоянии организма и внешней среды с помощью сенсорных рецепторов, большинство из которых — механорецепторы (все кожные и проприорецепторы, слуховые и вестибулярные рецепторы, механорецепторы сосудов). Регуляторные сигналы в организме не ограничиваются химическими (гормоны, нейротрансмиттеры и другие биологически активные вещества) и электрическими (потенциалы действия). Есть еще один вид важных сигналов для клеток — механические (из внешней среды и возникающие в самом организме), которым незаслуженно придается меньшее значение. Основные органеллы (цитолемма, цитоскелет, мембрана ядра) всех клеток организма обладают механочувствительностью, и механические сигналы важны для регуляции роста, развития, дифференцировки и функционирования тканей и органов.

Именно биомеханика вместе с физиологией и анатомией является теоретической основой для разработки профилактических мероприятий (физические упражнения), различных методов лечения и реабилитации (физиотерапия, массаж, мануальная терапия, остеопатическая коррекция, кинезитерапия и т.п.). Биомеханика подробно изучается в спортивных вузах и активно используется в спортивной медицине. Однако эта дисциплина мало представлена в программах обучения

врачей. Вследствие этого большинство учебников по биомеханике либо написаны физиками и изобилуют огромным количеством формул, которые трудны для восприятия студентами медицинских вузов, либо предназначены для спортивных вузов, и, соответственно, в них подробно рассматриваются биомеханика ОДА, физические упражнения и специфика различных видов спорта. Кроме того, существующие учебники по биомеханике делают огромные неоправданные экскурсы в анатомию и физиологию.

Данный учебник написан с учетом специфики обучения в медицинских вузах и в первую очередь предназначен для студентов специалитета по остеопатии. В первых главах представлены элементы классической механики. Далее рассматриваются основные физические свойства живых тканей, биомеханика ОДА в статике и динамике, биомеханика дыхательной и сердечно-сосудистой систем и другие вопросы, важные для обучения и практической работы врачей разных специальностей. Большое внимание уделено описанию ОДА как биомеханической системы, сделан акцент на его анатомо-функциональном единстве.

Глава 4

МЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МЯГКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ

Биологическая ткань — это система клеток и межклеточного вещества, объединенных общей функцией, строением и происхождением. Она представляет собой сложную композиционную структуру (от лат. *composition* — сочетание) с анизотропными свойствами, которые отличны от свойств ее отдельных компонентов и зависят от функции ткани.

Важность изучения и понимания механических свойств биологических тканей обусловлена:

- ▶ потребностью совершенствования средств защиты человека от неблагоприятных силовых воздействий;
- ▶ потребностью разработки и совершенствования методов лечения, основанных на механических воздействиях (физиотерапия, кинезитерапия, массаж, остеопатическая коррекция и т.д.);
- ▶ необходимостью решения задач протезирования органов и тканей;
- ▶ необходимостью создания новых долговечных материалов, близких по свойствам к биотканям;
- ▶ необходимостью изучения механизмов, обуславливающих процессы роста и развития биологических тканей.

Биологические ткани подразделяются на *четыре основных группы*: эпителиальную, мышечную, соединительную, нервную. Наиболее распространенной в организме (табл. 4.1) и многообразной по своему строению и биомеханическим свойствам является соединительная ткань. Она присутствует во всех органах, обеспечивая их нормальную структуру и функционирование. Именно поэтому биомеханические свойства органов в большой степени зависят от качества и количества соединительной ткани в их составе.

В биомеханике все ткани тела человека подразделяют по плотности и типу пространственной структуры на твердые (кость, эмаль и дентин

Таблица 4.1. Средняя масса органов человека с учетом удельной массы соединительной ткани в них (по А.А. Алексееву, Н.В. Заворотинской, 2008)

Орган или ткань	Масса, г	Удельная масса соединительной ткани, %
Все тело	70 000	85
Мышцы скелетные	28 000	60
Кожа	2600	90
Подкожная жировая клетчатка	7500	100
Костная ткань	5000	100
Костный мозг	2500	100
Хрящевая ткань	1100	100
Околосуставная (периартикулярная) ткань	900	100
Кровь	5500	100
Желудочно-кишечный тракт	2200	70
Печень	1800	60
Легкие	1000	90
Почки	310	95
Сердце	330	85
Селезенка	180	100
Мочевой пузырь	45	75
Щитовидная железа	20	35

зубов), *мягкие* (мышцы, эпителий, эндотелий, соединительная ткань, паренхима органов), *жидкие* (кровь, лимфа, ликвор, слюна, сперма и др.). Однако следует отметить, что разделение нежидких деформируемых тел биологической природы на мягкие и твердые ткани весьма условно. В основу принимаемого деления положен принцип, совмещающий в себе и механические, и биологические аспекты, а именно: к мягким тканям обычно относятся те, для которых упругие (обратимые) деформации могут быть велики (десятки и сотни процентов). Они действительно достигают таких значений в определенных естественных ситуациях. С этой точки зрения к мягким тканям, безусловно, относятся

кожа, мышечная ткань, ткани легкого и мозга, стенки кровеносных сосудов, дыхательных путей, кишечника и другие, а к твердым — кость и зуб. Промежуточное положение занимают суставной хрящ и сухожилие. Первый для определенности обычно относят к твердым тканям, второе — к мягким.

В этой главе рассмотрим общие механические свойства *мягких биологических тканей*, которые составляют основу тела человека и преобладают по массе. Большинство из них имеет *общие черты в механическом поведении*: они способны к большим деформациям — до 200%, несжимаемы и анизотропны. Это обусловлено в первую очередь их строением. В их состав входят клетки, коллагеновые и эластиновые волокна и основное вещество, строение и свойства которых будут подробно рассмотрены ниже.

4.1. РАЗНОВИДНОСТИ СОЕДИНИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ, ЕЕ СОСТАВ И СВОЙСТВА ЕЕ ЭЛЕМЕНТОВ

Соединительная ткань очень разнообразна по своему строению, но все ее разновидности объединяют следующие *признаки* — *относительно небольшое количество клеток, много межклеточного вещества и присутствие волокон*.

Классификация разновидностей соединительной ткани

1. Собственно соединительные.

1.1. Волокнистые.

1.1.1. Рыхлая — с хаотично расположенными волокнами, образует строму многих органов, адвентициальную оболочку сосудов, располагается под эпителиями — образует собственную пластинку слизистых оболочек, подслизистую основу, располагается между мышечными клетками и волокнами.

1.1.2. Плотная неоформленная — большое количество хаотично расположенных волокон, образует сетчатый слой дермы, надкостницу, надхрящницу.

1.1.3. Плотная оформленная — сухожилия, связки, капсулы, фасции, фиброзные мембраны, оболочки мозга и нервов. Волокна (коллагеновые и эластические) имеют упорядоченное расположение, собраны в пучки, ориентированы в одном направлении.

1.2. Специализированные.

1.2.1. Ретикулярная ретро-сеть — образует мягкую строму (скелет, остов) органов кроветворения и иммунитета (селезенка,

миндалины, лимфатические узлы, лимфоидные фолликулы, красный костный мозг).

1.2.2. Жировая (подкожно-жировая клетчатка, жировая капсула, окружающая почки и др.).

1.2.3. Пигментная (располагается на отдельных участках кожи, в радужке глаз).

2. Хрящевые.

2.1. Гиалиновый (стекловидный хрящ) — суставный хрящ, реберный, хрящ гортани.

2.2. Эластичный хрящ — есть эластичные волокна (в ушной раковине).

2.3. Волокнистый хрящ — усилен мощными толстыми коллагеновыми волокнами, находится в межпозвоночных дисках.

3. Костные.

3.1. Ретикулофиброзная (грубоволокнистая) — образует губчатое вещество костей.

3.2. Пластинчатая — образует плотное вещество костей.

3.3. Дентиноидная костная ткань (дентин зубов).

3.4. Цемент зубов.

3.5. Эмаль зубов.

Кровь и лимфа — особые разновидности соединительной ткани с жидким межклеточным веществом (плазма). Между кровью, лимфой и соединительной тканью существуют тесные взаимосвязи и постоянный обмен клеточными элементами. Клетки крови и лимфы являются свободными клетками соединительной ткани, поскольку они не связаны ни друг с другом и не фиксированы в определенном положении межклеточным веществом.

Поскольку межклеточного вещества (внеклеточного матрикса) в соединительной ткани гораздо больше, чем клеток, то именно его состав и строение определяют биомеханические свойства ее разновидностей.

Внеклеточный матрикс (ВКМ, межклеточное вещество) — сложный комплекс связанных между собой макромолекул. Эти макромолекулы (белки и гетерополисахариды) секретируются клетками (фибробластами, хондробластами, остеобластами), а в межклеточном матриксе из них строится *упорядоченная сеть*. Внеклеточный матрикс, окружающий клетки, влияет на их прикрепление, развитие, пролиферацию, организацию и метаболизм.

ВКМ состоит из трех компонентов: аморфное вещество, коллагеновые и эластиновые волокна. Рассмотрим строение и биомеханические свойства каждого из них.

4.1.1. Коллаген

Коллаген — основной структурированный белок внеклеточного матрикса. Он составляет от 25 до 33% общего количества белка в организме, то есть около 6% массы тела. У человека 50% всего коллагена содержится в костях, где он составляет 90% органического матрикса. Вторая половина сосредоточена в коже, соединительной ткани, хряще, стенках сосудов, базальных мембранах и т.д. В разных тканях преобладают разные типы коллагена, а это, в свою очередь, определяется той ролью, которую коллаген играет в конкретном органе или ткани.

Молекула коллагена состоит из трех полипептидных цепей, в каждой из которых примерно 1000 аминокислотных остатков, среди которых доминирует глицин — на его долю приходится примерно 33% всех аминокислотных остатков первичной структуры коллагена. Кроме глицина в коллагене много аланина, пролина, оксипролина и оксипролина. Два последних специфичны для коллагена. Вторичная структура — β -спираль с левосторонним направлением вращения. Три таких β -спирали посредством поперечных связей свиваются в тройную спираль — тропоколлаген диаметром 1,0–1,5 нм и длиной до 270 нм. Тройные спирали тропоколлагена полимеризуются, объединяясь ковалентными связями также в спиралевидные фибриллы диаметром 1–12 мкм и длиной до 10 мкм, а те, в свою очередь, объединяются в длинные коллагеновые волокна разной толщины (от 20 до 200 мкм). Четвертичные коллагеновые структуры тоже стабилизируются поперечными связями (рис. 4.1). Такое завершение строительства коллагеновых волокон осуществляется во внеклеточной среде.

Нативные фибриллы коллагена имеют поперечную исчерченность, называемую D-периодичностью (рис. 4.2). Считается, что исчерченность с периодом в 67 нм является характерной для нативных фибрилл (на воздухе), составляющих основу соединительных тканей, фасций и сухожилий. А при изменениях гидратной оболочки фибрилл возможно изменение их морфологии.

Исследования Ю.Ю. Гузиной и соавт. (2007) с использованием метода сканирующей зондовой микроскопии показали, что при обводнении (H_2O) изменяется D-периодичность фибрилл до 54–57 нм. Было установлено, что pH среды и ее ионный состав не оказывают влияния на морфологию нативных коллагеновых фибрилл. Это позволяет констатировать исключительную стабильность значения D-периода исчерченности фибрилл. Предполагается, что при обводнении происходит перестройка

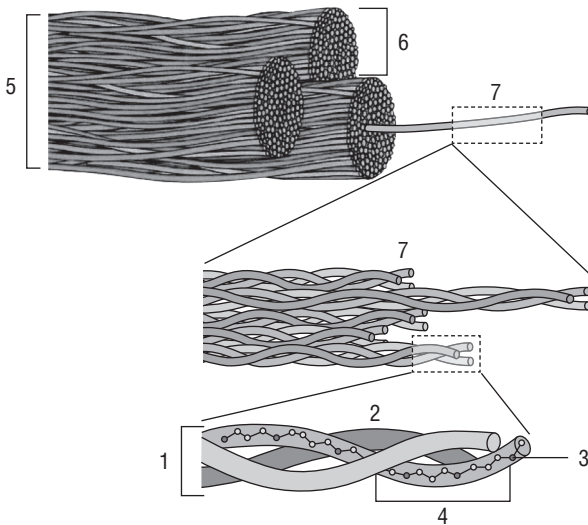


Рис. 4.1. Различные уровни структурной организации коллагена: 1 — тройная спираль; 2 — молекула коллагена; 3 — глицин; 4 — полипептидная цепь (α -спираль); 5 — коллагеновое волокно; 6 — коллагеновая фибрилла; 7 — коллагеновая микрофибрилла



Рис. 4.2. Фибриллы коллагена в электронном микроскопе (увеличение $\times 60\ 000$)

взаимной ориентации тропоколлагена внутри фибрилл. Возможно, что основной вклад в реорганизацию фибрилл, происходящую при помещении коллагена в жидкость, вносят не столько электростатические, сколько гидрофобные силы и ван-дер-ваальсовы взаимодействия. Было проведено исследование влияния обводнения на геометрические параметры отдельных фрагментов коллагеновых фибрилл. Для этого одни

и те же фрагменты исследовались на воздухе и затем в жидкой среде. Во всех случаях наблюдалось уменьшение длины фрагментов на 10–25%, увеличение высоты и ширины, объемы обводненных фрагментов во всех случаях были больше на 50–60%. Увеличение высоты и ширины можно объяснить набуханием фибриллы в водной среде. Было также установлено, что отдельные субволокна из коллагеновых нитей при смачивании совершают вращательное движение вокруг своей оси. Коллагеновая нить существенно гетерогенна в плане проявления свойств вращения при изменении увлажнения: отдельные субволокна, выделенные из нити, вращаются по часовой стрелке, другие против, и обязательно есть субпопуляция невращающихся волокон.

Коллаген — ярко выраженный полиморфный белок. Он синтезируется разными клетками соединительной ткани (фибробластами, хондробластами, остеобластами), эпителиоцитами и эндотелиоцитами, а потому представлен довольно большой группой очень стабильных трехспиральных белковых молекул. В настоящее время известно 28 типов коллагена, которые отличаются друг от друга по первичной структуре пептидных цепей, функциям и локализации в организме. 95% всего коллагена в организме человека составляют коллагены I, II и III типов, которые образуют очень прочные фибриллы. Они являются основными структурными компонентами органов и тканей, которые испытывают постоянную или периодическую механическую нагрузку (кости, сухожилия, хрящи, межпозвоночные диски, кровеносные сосуды), а также участвуют в образовании стромы паренхиматозных органов. Именно поэтому коллагены I, II и III типов часто называют интерстициальными.

Коллагеновые волокна представляются в виде первично свитых спиралевидных волокон, которые выпрямляются вдоль оси нагрузки. При растягивании они вначале распрямляются (около 10% длины), а затем могут удлиниться (без разрыва) не более чем на 10%. При таком удлинении предел прочности составляет $(0,5-1,0) \cdot 10^9$ Па — очень высокий, а модуль Юнга — 10^7-10^8 Па, тогда как при распрямлении он на 3–4 порядка меньше. Таким образом, у коллагена отмечается тенденция к спирализации на всех уровнях организации. В технике такая структура применяется там, где нужна максимальная прочность, так как она ограничивает скольжение составных элементов друг относительно друга при натяжении. Следовательно, *коллагеновые волокна ограничивают растяжение тканей и определяют их прочность на разрыв.*

Коллаген — термолabileльный белок. По данным А.В. Зевеке и соавт. (2006), пучок коллагена длиной 1 мм при охлаждении на 1 °C

сокращается на 0,1 мкм, при этом он скручивается. При нагревании коллаген удлиняется и раскручивается. Вращение может составлять до 70°. Причиной деформации коллагена является вода, молекулы которой при охлаждении встраиваются в промежутки трехспиральной молекулы коллагена, стягивают и сворачивают ее.

Прочность, растяжимость и другие механические свойства тканей зависят не только от количества коллагена, но и от расположения волокон. Одним из важнейших принципов строения соединительной ткани является соответствие архитектоники (укладка волокон и взаимодействие их с другими компонентами) функциональным особенностям тканей, и прежде всего — их механической функции. Так, в органах, испытывающих большей частью растягивающие нагрузки, фибриллы и пучки коллагена расположены в основном по линиям натяжения.

В сухожилиях, связках, стенках кровеносных сосудов коллагеновые волокна не переплетаются и в покое имеют гофрированные очертания, будучи уложены «со слабиной», а не «в натяг» (рис. 4.3, см. цв. вклейку). Благодаря этому обеспечиваются высокая прочность этих структур и малая растяжимость, в основном за счет выпрямления волокон.

В пластинчатой костной ткани, из которой построено большинство плоских и трубчатых костей скелета, коллагеновые волокна имеют строго ориентированное направление: продольное — в центральной части пластинок, поперечное и под углом — в периферической. Это способствует тому, что даже при расслоении пластинок фибриллы одной пластинки могут продолжаться в соседние, создавая таким образом единую волокнистую структуру кости. Поперечно ориентированные коллагеновые волокна могут вплетаться в промежуточные слои между костными пластинками, благодаря чему достигается высокая прочность костной ткани.

В рыхлой соединительной ткани коллагеновые волокна особенно сильно извиты и образуют неупорядоченную сеть (рис. 4.4, см. цв. вклейку). Такое расположение волокон, а также относительно небольшое содержание коллагена в рыхлой соединительной ткани определяет ее механические свойства — низкую прочность.

4.1.2. Эластин

Эластин — основной белок эластичных (эластиновых) волокон, которые в больших количествах содержатся в межклеточном веществе таких органов и тканей, как кожа, стенки кровеносных сосудов, связки, легкие. Эти ткани обладают очень важными свойствами: *они могут растягиваться в несколько раз по сравнению с исходной длиной, сохраняя при*

этом высокую прочность на разрыв, и возвращаться в первичное состояние после снятия нагрузки. Резиноподобные свойства названных тканей обеспечиваются особенностями состава и строения эластина.

Эластин — фибриллярный гликопротеин с молекулярной массой 70 кДа, обладающий высокой упругостью. Она обусловлена обилием в первичной структуре (полипептидной цепи) аминокислотных остатков с неполярными группами. Среди них много пролина и глицила (как в коллагене), но очень мало гидроксипролина и отсутствует гидроксизил. Эластин синтезируется как растворимый мономер, который называется «тропоэластин». После образования поперечных сшивок эластин приобретает свою конечную внеклеточную форму, которая характеризуется нерастворимостью, высокой стабильностью и очень низкой скоростью обмена. В межклеточном пространстве молекулы эластина образуют волокна и слои, в которых отдельные пептидные цепи связаны множеством жестких поперечных сшивок в разветвленную сеть. Структуры, образующиеся при этом, называются десмозинами. Наличие ковалентных сшивок между пептидными цепочками с неупорядоченной, случайной конформацией позволяет всей сети волокон эластина растягиваться и сжиматься в разных направлениях, придавая соответствующим тканям свойство эластичности.

У эластина нет определенной третичной структуры — его полипептидная цепь может переходить от одной конформации к другой. Под действием внешней силы каждая молекула способна растягиваться и сжиматься, вследствие чего вся эластиновая сеть может растягиваться и сжиматься наподобие резины (рис. 4.5). Полипептидные цепи,

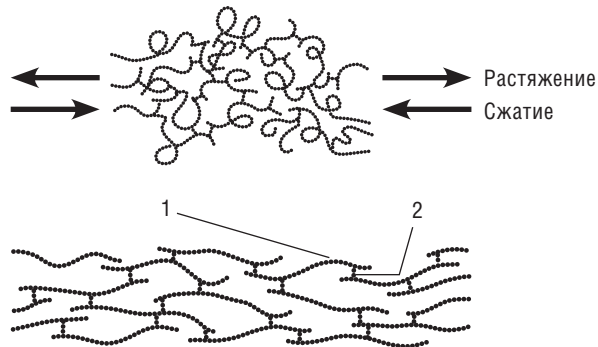


Рис. 4.5. Деформация молекул эластина при растяжении: 1 — отдельная молекула эластина; 2 — сшивка

соединенные друг с другом в определенных местах жесткими связями, образуют парные спирально скрученные нити. Они объединяются в волокна, в которых есть участки как с упорядоченным, так и с беспорядочным расположением молекул. Эластические волокна имеют модуль Юнга от 10^5 до 10^7 Па и способны растягиваться более чем в 2 раза, то есть на 200–300%, а не на 10–20%, как коллагеновые.

Коллаген и эластин обладают ярко выраженными нелинейными механическими свойствами и переменным модулем упругости.

4.1.3. Основное (аморфное) вещество

Основное (аморфное) вещество соединительной ткани образовано протеогликанами и гликозаминогликанами, а также неколлагеновыми белками (фибронектин, ламинин, тенасцин, остеонектин и др.). Оно относится к вязким средам и выполняет три *биомеханические функции*: перераспределение нагрузки между волокнами; эффективная изоляция отдельных волокон, что предотвращает распространение разрывов при их локальном возникновении; уменьшение трения при распрямлении коллагеновых волокон. Кроме того, основное вещество обеспечивает тургор тканей, контакты между клетками, скольжение суставных и других поверхностей, придает межклеточному веществу определенную структуру, формирует пути миграции клеток, препятствует распространению патогенных микроорганизмов, обеспечивает транспорт воды, солей, аминокислот и липидов в бессосудистых тканях, участвует в регуляции различных процессов (продукция и активность цитокинов, пролиферация клеток и т.д.).

Протеогликаны — высокомолекулярные соединения, состоящие из белка (5–10%) и гликозаминогликанов (90–95%) — рис. 4.6. Они образуют основное вещество межклеточного матрикса соединительной ткани и могут составлять до 30% сухой массы ткани. В центре — длинная линейная молекула гиалуроновой кислоты. С помощью скрепляющего белка присоединены около 70–100 единиц протеогликанов (белковые стержни). На них находятся хондроитинсульфат и кератансульфат. Именно протеогликаны обеспечивают транспорт воды, солей, аминокислот и липидов в бессосудистых тканях — хряще, стенке сосуда, роговице глаза, клапанах сердца.

Гликозаминогликаны — линейные отрицательно заряженные гетерополисахариды. Раньше их называли мукополисахаридами, так как они обнаруживались в слизистых секретах (муцин) и придавали этим секретам вязкие, смазочные свойства. Эти свойства обусловлены тем, что

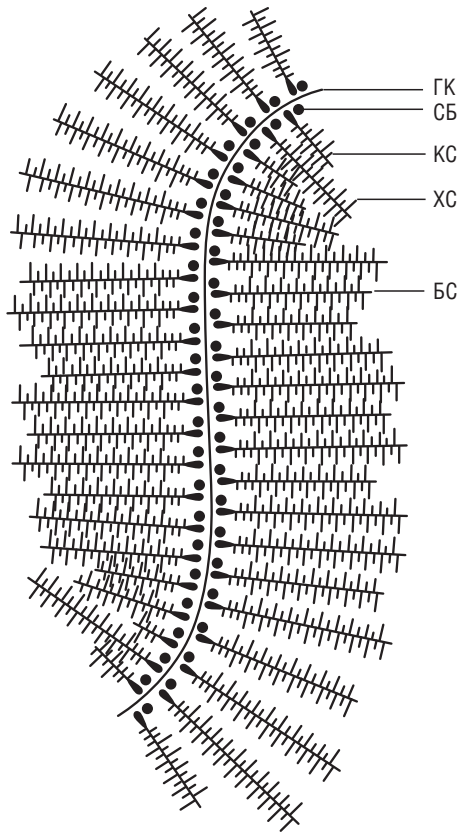


Рис. 4.6. Структура протеогликанового комплекса: БС — белковый стержень протеогликановой единицы; ГК — гиалуроновая кислота; КС — цепи кератансульфата; СБ — скрепляющий белок; ХС — цепи хондроитинсульфата (Серов В.В., Шехтер А.Б., 1981)

гликозаминогликаны могут связывать большие количества воды, в результате чего межклеточное вещество приобретает желеобразный характер. Сульфатированные гликозаминогликаны обеспечивают правильную укладку тропоколлагена в фибриллах и фибрилл в волокнах коллагена, способствуя специфической структурной организации ткани.

Протеогликановые/гликозаминогликановые комплексы имеют отрицательный электрический заряд и являются полианионами. За счет этого они способны связывать большое количество воды и катионов, участвовать в ионном обмене, формировании тургора различных тканей.

Тканевая жидкость удерживается в аморфном компоненте внеклеточного матрикса при помощи молекулярных сетей гликозаминогликанов, которые образуют ячейки. Между обширными пространствами, занятыми этими молекулами, имеются извилистые каналы, по которым может распространяться тканевая жидкость. Низкомолекулярные соединения (ионы, газы) легко могут циркулировать по каналам и диффундировать через тканевую жидкость в ячейках гликозаминогликанов. Высокомолекулярные соединения, бактерии и вирусы проходят по каналам с большим трудом.

Если жидкости образуется больше, чем всасывается, то формируется отек. Образуется избыток тканевой жидкости, ее становится больше, чем может вместить сеть гликозаминогликанов. Рыхлая соединительная и жировая ткани оказывают слабое сопротивление при растяжении и могут накапливать много жидкости. Плотная соединительная ткань (сухожилия, связки и т.п.) практически не поддается растяжению. В большинстве участков отек имеет тенденцию к самоограничению, поскольку чем больше ткань набухает, тем большее сопротивление она оказывает дальнейшему растяжению.

С биохимической точки зрения аморфное вещество состоит из высокополимерных гликопротеиновых комплексов, образующих молекулярную решетку матрикса. Ячейки этой матрицы заполнены коллоидным раствором. Консистенция аморфного вещества может менять свое агрегатное состояние (*гель — золь*) в зависимости от деятельности нервных и эндокринных медиаторов, а также биологически активных веществ (гистамин, серотонин, кинины), выделяемых лейкоцитами, тучными или плазматическими клетками, особенностей электролитного состава и электрического заряда окружающих тканей и т.д. Если какая-то зона (орган, ткань и т.п.) мало двигается и/или кровоснабжается, в ней снижается метаболизм и происходит загеливание аморфного вещества. Поступление любого вида энергии (тепловой, механической и т.д.) приводит к переходу геля в золь. Это свойство называется *тиксотропией* и было рассмотрено в главе 3. Таким образом, *аморфное вещество в зависимости от условий может существовать в виде геля или золя, то есть быть более густым и вязким или более жидким, подвижным и проницаемым.*

Общим возрастным изменением соединительной ткани является уменьшение содержания гликозаминогликанов (особенно гиалуроновой кислоты) и воды, увеличение содержания коллагена, более плотная «упаковка» коллагеновых фибрилл за счет образования внутри- и межмолекулярных связей, повышение структурной стабильности коллагеновых

волокон, уменьшение количества и растяжимости эластических волокон. За счет этого с *возрастом увеличивается жесткость, но уменьшаются растяжимость и прочность соединительной ткани.*

4.2. ЦИТОСКЕЛЕТ

Ультраструктурной основой механических свойств живых клеток является цитоскелет. Он включает нити трех типов (рис. 4.7), которые в цитоплазме клеток образуют густую сеть:

- ▶ *промежуточные филаменты*, которые в разных тканях имеют различную молекулярную природу;
- ▶ *микрофиламенты*, образованные актином;
- ▶ *микротрубочки*, построенные из тубулина.

Промежуточные филаменты в эпителиоцитах формируются из *кератинов*, в миоцитах — из *десмина*, в клетках соединительной ткани и других производных мезенхимы — из *виментина*, в нейронах — из *белков нейрофиламентов*. Диаметр промежуточных филаментов составляет 8–10 нм, то есть больше диаметра микрофиламента и меньше диаметра микротрубочки. *Основное предназначение промежуточных филаментов — обеспечение прочности*, поскольку они самые прочные компоненты цитоскелета.

Система микрофиламентов (тонких нитей). Микрофиламенты построены молекулами глобулярного белка актина (G-актина), впервые выделенного Б. Штраубом в 1948 г. Этот белок экспрессируется в клетках всех органов и тканей. Его третичная структура представляет собой глобулу с бугристой поверхностью, изрезанной щелями, самая глубокая из которых пролегает в середине молекулы и содержит активные центры связывания АТФ и АДФ, а также Ca^{2+} и Mg^{2+} . Кроме того, на молекуле G-актина есть сайты связывания тропомиозина, тропонина, головки миозина, а также соседних молекул G-актина.

Благодаря активным центрам связывания на G-актине глобулы объединяются в фибриллы, образуя F-актин. Фибриллы F-актина попарно



Рис. 4.7. Элементы цитоскелета