

**ПОЛНЫЙ АТЛАС АНАТОМИИ ЧЕЛОВЕКА**  
Мышечно-фасциальные цепи



Издательство АСТ  
Москва

УДК 611.9  
ББК 28.706  
С79

CARLA STECCO

FUNCTIONAL ATLAS OF THE HUMAN FASCIAL SYSTEM

This edition of Functional Atlas of the Human Fascial Systems (9780702044304)  
by Carla Stecco is published by arrangement with Elsevier Ltd

Все права защищены. Ни одна часть данного издания не может быть воспроизведена или использована в какой-либо форме, включая электронную, фотокопирование, магнитную запись или иные способы хранения и воспроизведения информации, без предварительного письменного разрешения правообладателя.

Перевод с английского — *Анваер Александр*

**Стеcco, Карла.**

С79 Полный атлас анатомии человека. Мышечно-фасциальные цепи / Карла Стеcco ; [пер. с англ. Александра Анваера] — Москва : Издательство АСТ, 2022. — 392 с., ил. — (Атлас человека: профессионально-популярное издание).

ISBN 978-0-7020-4430-4 (англ.)

ISBN 978-5-17-136705-3 (Издательство «АСТ»)

Основанный главным образом на вскрытии сотен небальзамированных человеческих трупов за последнее десятилетие, функциональный атлас фасциальной системы представляет новое видение фасциальной системы человека с использованием анатомических и гистологических фотографий, а также микроскопического анализа и биомеханической оценки.

Карла Стеcco — хирург-ортопед и профессор анатомии и спортивной деятельности — объединяет исследования многопрофильной группы исследователей и клиницистов. В этом атласе впервые представлен глобальный взгляд на фасции и фактические связи, которые описывают миофасциальные кинетические цепи. Эти описания помогают объяснить, какую роль играет фасция в миофасциальной дисфункции и заболевании, а также как она может изменять функцию мышц и нарушать проприоцептивную активность. Профессор Стеcco также подчеркивает непрерывность фасциальных плоскостей, объясняя функцию фасций и их связь между мышцами, нервами и кровеносными сосудами, что поможет практикующему врачу выбрать правильную технику для решения конкретной проблемы.

УДК 611.9  
ББК 28.706

ISBN 978-0-7020-4430-4 (англ.)  
ISBN 978-5-17-136705-3 (Издательство «АСТ»)

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.  
© ООО «Издательство АСТ», 2022

Карла Стекко

# ПОЛНЫЙ АТЛАС АНАТОМИИ ЧЕЛОВЕКА

## Мышечно-фасциальные цепи

CARLA STECCO MD

Хирург-ортопед;

Профессор анатомии человека и кинезиологии,  
Падуанский университет, Италия

Редактор английского издания

Warren Hammer DC MS

Аспирантура,

Нью-Йоркский колледж хиропрактики, Нью-Йорк,  
и Северо-Западный университет медико-санитарных дисциплин,  
Блумингтон, Миннесота, США

Предисловие

Andry Vleeming PhD

Профессор кафедры анатомии,

Центр передовых нейробиологических исследований,  
Университет Новой Англии, США;

Профессор кафедры реабилитации и кинезиотерапии,  
Гентский университет, Бельгия;

Председатель комиссии по составлению программ  
Всемирного конгресса по боли в пояснице и тазовой области

Raffaele De Caro MD

Профессор кафедры анатомии человека,

Директор Института анатомии человека,

Кафедра молекулярной медицины,

Падуанский университет, Италия;

Президент итальянской коллегии анатомов

Перевод был выполнен издательством ООО «Издательство АСТ» под свою исключительную ответственность. Практикующие врачи и исследователи всегда должны полагаться на свой собственный опыт и знания при оценке и использовании любой информации, методов, составов или экспериментов, описанных в данном тексте. В частности, в связи с быстрым развитием медицинских наук необходимо проводить независимую проверку диагнозов и дозировок лекарств. В полном объеме закона Elsevier авторы, редакторы или соавторы не несут ответственности за перевод или за любые телесные повреждения и/или ущерб, нанесенный людям или имуществу в связи с качеством продукции, халатностью или иными факторами, а также с любым использованием или действием любых методов, продуктов, инструкций или идей, содержащихся в данном материале.

18+

Научное издание

Серия «Атлас человека: профессионально-популярное издание»

**ПОЛНЫЙ АТЛАС АНАТОМИИ ЧЕЛОВЕКА.  
МЫШЕЧНО-ФАСЦИАЛЬНЫЕ ЦЕПИ**

Руководитель направления *М. Третьякова*  
Научный редактор *М. Аникеева*  
Младший редактор *А. Попова*  
Компьютерный дизайн обложки *Д. Леонкин*  
Технический редактор *М. Караматозян*  
Компьютерная верстка *Н. Шаповалова*

Подписано в печать 23.12.2021.  
Формат 60x84/8. Усл. печ. л. 45,57  
Печать офсетная.  
Гарнитура GaramondBook. Бумага мелованная.  
Тираж 3000 экз. Заказ №

Общероссийский классификатор продукции ОК-034-2014  
(КПЕС 2008): — 58.11.1 — книги и брошюры печатные.

Произведено в Российской Федерации.  
Изготовлено в 2022 г.  
Изготовитель: ООО «Издательство АСТ»  
129085, Москва, Звездный бульвар, д. 21, стр. 1, к. 705,  
пом. I, 7 этаж. [www.ast.ru](http://www.ast.ru), e-mail: [ask@ast.ru](mailto:ask@ast.ru)  
[instagram.com/ast\\_nonfiction](https://www.instagram.com/ast_nonfiction), [facebook.com/astnonfiction](https://www.facebook.com/astnonfiction),  
[vk.com/ast\\_nonfiction](https://www.vk.com/ast_nonfiction)

«Баспа Аста» деген ООО  
Біздің электрондық мекенжайымыз: [www.ast.ru](http://www.ast.ru)  
E-mail: [astpub@aha.ru](mailto:astpub@aha.ru)  
Интернет-магазин: [www.book24.kz](http://www.book24.kz)  
Интернет-дүкен: [www.book24.kz](http://www.book24.kz)  
Импортер в Республику Казахстан ТОО «РДЦ-Алматы».  
Қазақстан Республикасындағы импорттаушы «РДЦ-Алматы» ЖШС.  
Дистрибьютор и представитель по приему претензий  
на продукцию в Республике Казахстан: ТОО «РДЦ-Алматы»  
Қазақстан Республикасында дистрибьютор  
және өнім бойынша арыз-талаптарды қабылдаушының  
129085, Мәскеу қ., Звездный бульвары, 21-үй,  
1-құрылыс, 705-бөлме, I жай, 7-қабат.  
Тел.: 8(727) 251 59 89, 90, 91, 92  
Факс: 8(727) 251 58 12, вн. 107; E-mail: [RDC-Almaty@eksmo.kz](mailto:RDC-Almaty@eksmo.kz)  
Өнімнің жарамдылық мерзімі шектелмеген.  
Өндірген мемлекет: Ресей

## Содержание

Предисловия .....	6
Благодарности .....	10
<b>1</b> Соединительные ткани .....	11
<b>2</b> Подкожная ткань и поверхностная фасция .....	33
<b>3</b> Глубокие фасции .....	63
<b>4</b> Фасции головы и шеи .....	119
<b>5</b> Фасции груди и живота .....	157
<b>6</b> Фасции спины .....	201
<b>7</b> Фасции верхней конечности .....	233
<b>8</b> Фасции нижней конечности .....	305
Указатель .....	386

# Предисловие Андри Флеминга

Передо мной новый анатомический атлас фасциальной системы человека. Книга посвящена функциональному и морфологическому единству фасциальной и мышечной тканей и их роли в эффективном распределении нагрузок внутри тела. Я уверен, что данный атлас послужит лучшему пониманию работы человеческого организма.

Классические топографические атласы делят человеческое тело на области и отделы. Такой подход играет важнейшую дидактическую роль в объяснении соотношения и взаимодействия между отдельными частями нашего тела. Однако при рассмотрении таких сложных объектов, как организм, сосредоточенность на отдельных тканях препятствует адекватному анализу повседневной работы организма, так как не учитывает важность взаимодействия различных тканей. Кроме того, механические нагрузки, с которыми сталкивается человеческий организм, распределяются по непрерывной сети фасций, связок и мышц, поддерживающих скелет как целое.

В отличие от стандартной топографической анатомии, функциональная анатомия имеет своей задачей представить информацию, необходимую для понимания взаимоотношений между мышцей, ее внутренним фасциальным скелетом и окружающей фасциальной сетью, в которую эта мышца интегрирована. Такой подход может быть упущен при традиционном анатомическом препарировании. Моменты сил и реактивное напряжение, производимые мышцами и связанными с ними пассивными структурами, обеспечивают устойчивость суставов, обладающих множественными степенями свободы. Пассивные структуры также взаимодействуют с мышечной системой, играя роль сенсорных органов, что позволяет осуществлять обратную связь в контроле работы всей системы.

Различные мышечно-фасциальные структуры с модулями разной эластичности вносят свой вклад в «выбор» материалов, из которых составлены элементы человеческого тела: в структурах — от кожи до кости — мы обнаруживаем соединительные ткани, характеризующиеся различной растяжимостью и эластичностью. Описание физических свойств и функций этих сложных структур является необходимой предпосылкой для понимания многих сложных ролей, каковые приходится играть нашему организму.

Этот новый атлас поможет нам по достоинству оценить как уникальную архитектуру нашего тела, так и нашу поразительную способность выражать себя столь разнообраз-

ными движениями. Мы невольно проникнемся еще большим уважением к чудесному строению нашего тела.

Первая глава, по сути, представляет собой обзор того, чего нам следует ожидать от этого нового атласа. Желание создать полный обзор фасциальных структур человеческого тела потребовал от автора более десяти лет напряженного труда.

В процессе чтения книги мы увидим новую анатомическую вселенную в форме великолепных анатомических препаратов, превосходных иллюстраций и точного, лаконичного текста, описывающего следствия такого нового интегрального анатомического подхода.

Эта книга создана автором, наследником великой научной и семейной традиции. Профессор доктор Карла Стекко написала множество прекрасных статей, посвященных включению фасций в реалистическую функциональную концепцию локомоторной системы человека.

Я имею честь быть знакомым с доктором Стекко много лет и отлично знаю, что эталон качества ее работ достиг высочайшего уровня. Великолепие этой книги чувствуется во всех главах — от первой до последней. Своим совершенством атлас обязан людям, завещавшим свои тела для исследования, филигранной технике препарирования, не говоря уже о прекрасном умении фотографировать препараты так, чтобы на них была наглядно видна вся сложность человеческого тела.

Точное препарирование требует научного знания и не в меньшей мере выдающейся сноровки. Такое сочетание редко встречается в исследованиях, посвященных фасциальной системе. Действительно, автор многократно пробовал разные подходы, чтобы достичь мастерства в приготовлении препаратов, а также их великолепных фотографий и рисунков.

Автор создала наглядный и захватывающий атлас фасций и соединительной ткани в их взаимоотношениях с мышцами, костями, суставами и внутренними органами.

Чтение этой книги не только расширит ваши анатомические познания и навыки, но и покажет, как в организме обеспечивается взаимное скольжение поверхностных и глубоких тканей во время движений.

Вероятно, был нужен именно такой итальянский хирург-ортопед и анатом, как Карла Стекко, который бы чувствовал двойное значение латинского словосочетания «E motione», которое буквально означает «в движении». Именно это видим мы в превосходных иллюстрациях: это функциональ-

ная анатомия, демонстрирующая специфические анатомические слои тканей, обеспечивающие наше пребывание «в движении».

Могу вас уверить, что книга снабжена просто потрясающими иллюстрациями, лучшими из всех, какие я когда-либо видел. Несмотря на то что изображения по необходимости двумерны, препараты выполнены настолько тонко и точно на самом свежем материале, что создается полная иллюзия того, что мы рассматриваем трехмерную модель тела, почти осязая движения и скольжение фасций!

Эту книгу можно рассматривать как новый стандартный атлас для лучшего понимания целостной анатомии локомоторной системы и соединительнотканной организации организма. Это лаконичный итог превосходной препаративной работы, посвященной в первую очередь роли фасциальной системы.

Коллеги, прочитавшие эту книгу, будут захвачены легкостью изложения той научной истины, что различные слои соединительной ткани вплетены в единую систему с мышцами и костями.

Это на самом деле захватывающая и интересная книга. Доктор Стекко представляет истинную архитектуру нашего тела так увлекательно и чудесно, что я от души рекомендую всем вам ее прочитать!

**Профессор, доктор Андри Флеминг;  
Отдел научной реабилитации  
и физиотерапии  
Факультета медицины  
и здравоохранения Гентского университета (Бельгия).  
Отдел анатомии  
Медицинского колледжа  
университета Новой Англии,  
Биддфорд, Мэн, США.**

## Предисловие Раффаэле Де Каро

Написание предисловия к книге — это всегда источник удовлетворения и гордости, но писать предисловие к атласу, написанному моей коллегой Карлой Стекко, это особая честь. Я знаком с Карлой Стекко много лет и всегда восхищался ее преданностью делу в изучении фасций, ее преданности науке вообще. В течение многих лет она приобрела глубокие знания анатомии фасций и стала специалистом мирового уровня в технике их препарирования. С самого начала, еще будучи студенткой, доктор Стекко подавала большие надежды как будущий анатом. Ребенком Карла Стекко вместе с отцом вскрывала мелких животных и глубоко изучила фасции. Позднее, уже учась в университете, она приступила к исследованию фасций человеческого тела. С 26-летнего возраста часто бывала в Парижском университете, где у нее была возможность вскрывать небальзамированные трупы. Сосредоточившись на своей цели, она впервые сумела объяснить основные функции фасций и их взаимосвязи с мышцами, суставами, кровеносными сосудами и нервами. С нашей первой встречи я был поражен ее любознательностью и замечательным талантом к вскрытиям и препарированию. Я почти сразу распознал в ней дар к преподаванию и к занятиям настоящей наукой. Ее преподавательский опыт, интерес к исследованиям и подлинная страсть к публикациям в научных журналах сделали ее идеальным и достойным восхи-

щения автором. Я высоко оценил, во-первых, ее преданность науке, а во-вторых, ее способность мыслить о вещах, выходящих за рамки беседы. Она всегда была убеждена в достоверности своих данных, даже если они не соответствовали ортодоксальным взглядам. Публикация этой книги и успех идей автора в последние годы служат доказательством подлинности ее выводов.

Этот труд является первым точным описанием фасций человека. Данный атлас возродил применение научного метода в исследованиях анатомии человека. Действительно, в последние годы фасциальная система была признана очень важной физиотерапевтами, остеопатами, хиропрактиками, мануальными терапевтами и спортивными тренерами. Фотографии, представленные в этой книге, впервые наглядно демонстрируют, что из себя представляет фасция человека. Мы теперь представляем себе ее границы и ее микроскопические и макроскопические признаки. Глубокое понимание строения фасциальных слоев и его связи с передачей усилий и с проприоцепцией помогло выработать оригинальный взгляд на анатомию мышечно-фасциальной системы и скелета. Данные, приведенные в этой книге, станут эталоном для всех будущих исследователей. Понимание роли фасций с анатомической точки зрения позволит разрабатывать более успешные методы лечения фасциальных синдромов.

Материал книги организован очень логично; в первых трех главах приведен обзор соединительной ткани, а также поверхностных и глубоких фасций. В следующих пяти главах фасции описываются с точки зрения топографической анатомии. Через весь атлас красной нитью проходит объяснение мышечно-фасциальных связей и непрерывности фасций.

Мы должны быть благодарны Карле Стекко за то, что она взяла на себя труд написать и проиллюстрировать препаратами такой

полезный текст, как «Функциональный атлас фасциальной системы человека».

**Раффаэле Де Каро,  
Профессор анатомии человека,  
Директор института  
анатомии человека,**

**Отдела молекулярной медицины Падуанского университета, Италия.  
Президент Итальянской  
коллегии анатомов.**

## Предисловие автора

Как правило, анатомические атласы в деталях описывают органы и мышцы тела. Однако суждение о покровах, одевающих эти структуры, о фасциях оставляют на откуп воображению читателей. Обычно описываются локальные участки фасций и приводятся сведения о какой-то одной, незначительной функции — функции плотного непрозрачного покрова. Точно так же анатомы понимают соединительную ткань как нечто подлежащее удалению для того, чтобы можно было без помех изучать суставы, мышцы, органы и сухожилия. Многие анатомы препарируют материал, имея о соединительной ткани предвзятое суждение, почерпнутое из прочитанных анатомических работ. К сожалению, эти работы буквально обречены на описание лишь небольшой части локомоторной системы. При этом практически все специалисты игнорируют фасции как часть этой системы.

В последние годы во многих исследованиях было показано, что телесные движения не исчерпываются действиями отдельных мышц под воздействием нервной стимуляции. Мышцы теперь рассматриваются как часть системы, деятельность которой нуждается в координации для правильного осуществления функций. По большей части за координацию работы двигательной системы отвечают именно фасции. Они выступают в роли мостов, подвешенных над суставами и перегородками и соединяющих различные мышцы, и мышцы действуют согласованно благодаря соединениям с фасциями. Мышцы движутся относительно друг друга благодаря фасциальным структурам, придающим им форму и позволяющим скользить относительно друг друга. Патологоанатомы, изучающие костно-мышечную систему и пренебрегающие исследованием

фасциальной системы, часто испытывают трудности в определении этиологии боли и классифицируют ее как «неспецифическую». Традиционный подход, изучающий мышцы как независимые единицы, является препятствием к пониманию более общей картины, учитывающей функции фасций. Теперь мы понимаем, что знание фасциальной системы, ее строения, формы и функции позволяет глубже разобраться в анатомии.

Точно так же, как специалисты по описательной анатомии в своих исследованиях упускали из вида важные фасциальные структуры, и клиницисты, назначая лечение, упускали из вида фасции, сосредоточившись только на мышцах, суставах и связках. Это приводило к низкой эффективности лечения заболеваний, обусловленных сокращением и уплотнением фасции. Только глубокое понимание роли фасциальных слоев и их связей может направить мануального терапевта к выбору техники, соответствующей специфическому поражению фасции, и применять верную силу надавливания на ткани. Такое знание может помочь повысить эффективность мануальной терапии. Помимо этого, хирургам также необходимо понимание роли и функций подлежащих рассечению фасций не только для того, чтобы получить лоскуты, которые можно затем удачно сшить, но и для того, чтобы осуществить наиболее бескровный хирургический доступ. Такое понимание дает хирургу возможность бережно отнестись к тканям, на которых он оперирует, а также ускоряет процесс выздоровления пациента.

Эта книга основана на материалах препарирования свежих трупов, изученных в течение последних 10 лет. Я производила эти исследования сама, чтобы максимально приблизиться к наблюдению процессов, проис-

ходящих в живых фасциях, к обнаружению путей, связывающих между собой фасции, взаимного скольжения одетых фасциями мышц и органов, а также для выявления свойств поверхности фасций. Последняя задача невыполнима при работе с набальзамированными трупами. Мои же исследования позволили видеть подлинную текстуру фасций. Прежде фасциальную систему изучали как отдельный, изолированный аспект в связи со специфическими, независимыми областями человеческого тела. Такой подход создавал ложное впечатление, будто фасции начинаются и заканчиваются в пределах единичных сегментов тела.

В этой книге я постоянно подчеркиваю непрерывность фасциальных плоскостей, а также все время обращаю внимание читателя на то обстоятельство, что фасции являются связующим звеном между мышцами, нервами и кровеносными сосудами. Сама я понимаю фасции как настоящую систему органов с ее уникальными макроскопическими и гистологическими признаками, с собственными функциями и заболеваниями. В соответствии с таким взглядом я использую ограничивающее, суженное определение фасции. Я исключаю из определения суставные капсулы, связки, сухожилия и рыхлую соединительную ткань. Конечно, фасции переходят во все эти структуры, но отличаются от них своими микроскопическими признаками и функцией.

Я попыталась включить в текст также различные определения и описания фасций, представленные в литературе, чтобы давать ссылки на работы других ученых в этой области.

В очень большой степени я обязана успехом своей работы поддержке профессора Де Каро (Падуанский университет, Италия) и сотрудничеству с профессором Дельма (Парижский университет Декарта, Франция). Я должна также поблагодарить моих коллег: профессора Веронику Макки и профессора Андреа Порционато. Их работы помогли мне изучать фасции на микроскопическом уровне и *in vivo*. Я многое узнала о фасциях, сравнивая результаты, полученные в работе

с трупным материалом, с данными исследований *in vivo*. Я убедилась в том, что фасции можно визуализировать с помощью стандартных методов исследования (ультразвуковым, КТ и МРТ). Я от всего сердца надеюсь, что информация, изложенная в этой книге, побудит клиницистов-практиков включать фасции в исследования пациентов этими методами.

В первой главе приведена классификация соединительной ткани на основании процентного содержания в различных тканях волокон, клеток и внеклеточного матрикса. Состав определяет гистологические и механические признаки соединительной ткани разных типов, в частности и фасций. Во второй главе описываются общие характеристики поверхностной фасции как с микроскопической, так и с макроскопической позиции. В третьей главе приведен анализ глубокой фасции — по тому же принципу. В последующих пяти главах описана топографическая анатомия фасций. В этой части для описания различных фасций используется обычная анатомическая терминология. Тем не менее я постоянно подчеркиваю непрерывность фасции, одевающей разные сегменты человеческого тела. Такое же пристальное внимание я обращаю на связь между фасциями и мышцами. Это важно для понимания ключевой роли фасции в координации деятельности мышц и в осуществлении проприоцептивной функции. Фасциальные связи могут дать альтернативное объяснение распространению отраженной боли и помочь выявить связь между нижними конечностями, туловищем и верхними конечностями. Здесь опять-таки на первый план выходит концепция единой для всего тела фасциальной системы. В течение многих лет мануальные терапевты старались понять внутримышечные связи, пользуясь иллюстративными описаниями, функциональным скринингом и физическими пробами. Надеюсь, что эта книга позволит с фотографической точностью понять сущность этих связей.

**Карла Стекко**

# Благодарности

Моему дорогому мужу Джузеппе и детям, Элеттре и Джаго, за время, которое я украла у них, чтобы написать эту книгу.

Моему отцу, который вдохновил меня отважиться заглянуть за пределы классической анатомии и за то очарование фасциальной системой, которое он мне внушил.

Уоррену Хаммеру и его помощнице Марте Кук Хаммер за их предложения по улучшению книги и за помощь в большей ясности изложения.

*Не дайте догме взять вас в плен — догма живет в результатах мышления других людей. Не дайте вашему собственному внутреннему голосу утонуть в шуме чужих мнений. И самое важное: имейте мужество следовать зову своего сердца и интуиции.*

**Стив Джобс,  
Стэнфордский доклад, 2005 год**

# Соединительные ткани



## СОСТАВ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

Соединительная ткань (СТ) представляет один из четырех главных типов тканей (остальные три представлены эпителиальной, мышечной и нервной тканями). СТ поддерживает форму тела и его органов, а также обеспечивает объединение и структурную целостность других тканей и органов. СТ получила свое название благодаря своей функции соединения или связывания клеток и тканей. В организме соединительная ткань присутствует везде, и ее можно считать «клеем», поддерживающим вместе части организма.

СТ состоит из трех основных компонентов: клеток, волокон и внеклеточного матрикса (ВКМ) (рис. 1.1). Клетки отвечают за метаболические свойства ткани, волокна осуществляют механические функции, а ВКМ обеспечивает пластичность и податливость ткани. Самый распространенный тип клеток — фибробласты, продуцирующие коллаген и другие межклеточные материалы. Присутствуют в СТ также адипоциты и недифференцированные мезенхимные клетки. Свойства этих трех компонентов варьируют в разных областях тела в зависимости от локальных структурных требований. В некоторых областях СТ организована рыхло и богата клеточными элементами. В дру-

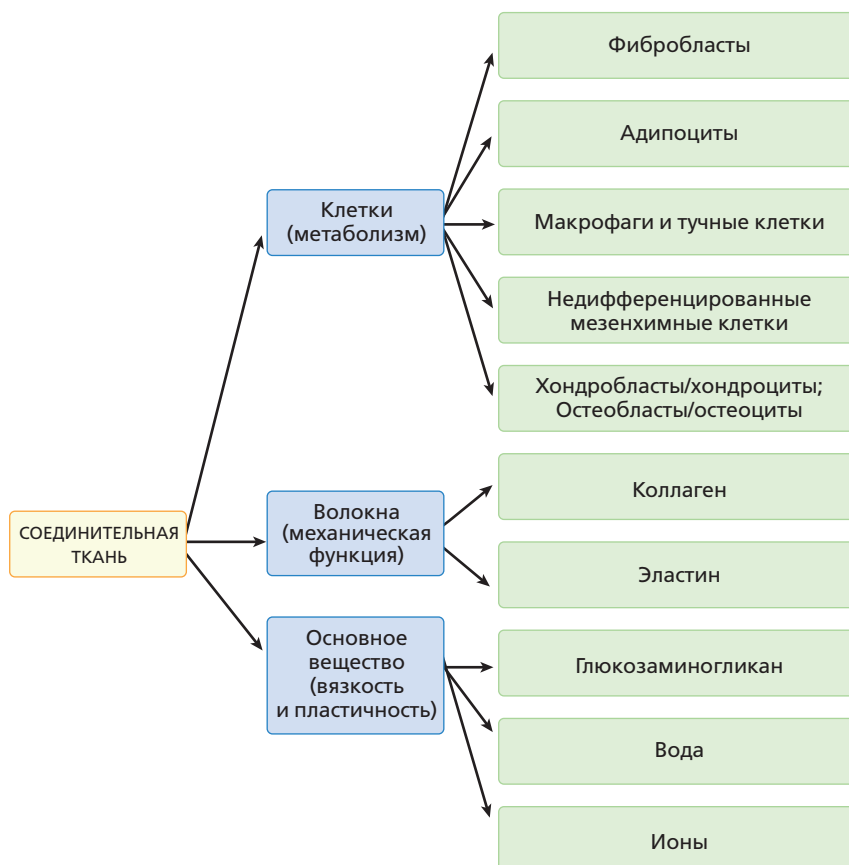


Рисунок 1.1 Состав соединительных тканей.



гих — преобладают фиброзные (волоконистые) компоненты. В иных местах самым заметным компонентом является основное вещество — внеклеточный матрикс. Плотность ВКМ в высшей степени переменна, на некоторых участках он представляет собой гелеобразную субстанцию, а на других является более жестким. Таким образом, консистенция соединительной ткани варьирует от гелеобразной в рыхлых участках до твердой в костях. Анатомическая классификация СТ в большой мере основана на относительном содержании и структурной организации вышеперечисленных компонентов. Например, прочные соединительные ткани, такие как сухожилия и связки, состоят по большей части из коллагеновых волокон и содержат немного клеток. В то же время СТ, состоящая преимущественно из таких клеток, как, например, адипоциты, как правило, высокой прочностью не отличается.

СТ осуществляет множество различных функций:

- поддерживающую: СТ образует структурный остов тела и поддерживает анатомическую форму органов и систем. Она образует внутренний скелет и капсулы, окружающие органы;
- соединения тканей тела: например, образует связки, сухожилия и фасции;
- защиты органов: она обеспечивает амортизацию, покрывает органы и отделяет их от окружающих структур. Она позволяет производить необходимые движения органов относительно друг друга, а также заполняет пространства между ними, предупреждая трение, сдавление и повреждающие столкновения движущихся анатомических образований;
- метаболическую: играет роль питающей структуры. Все метаболиты крови происходят из капиллярного русла и через прилежащую СТ диффундируют в клетки и ткани. Точно так же метаболиты из клеток и тканей диффундируют в рыхлую соединительную ткань, прежде чем возвращаются в капиллярное русло. Таким образом, СТ играет важную роль в осуществлении и контроле обмена метаболитами;
- запасаения энергии: в жировой ткани (специализированная СТ);
- регуляции диффузии различных веществ;
- образования рубцовой ткани: СТ играет фундаментальную роль в восстановлении тканей после травматических повреждений.

Все клетки СТ происходят из мезенхимных клеток. Мезенхимные клетки обнаруживаются у эмбриона. Мезенхимные клетки, в свою очередь, происходят из среднего зародышевого листка эмбриона (мезодермы), но неко-

торые соединительные ткани в области головы происходят из нервного гребня (то есть имеют эктодермальное происхождение). Мезенхимные клетки присутствуют только в эмбрионах, хотя в небольшом количестве они сохраняются и в СТ взрослого человека и обладают способностью к дифференцировке в ответ на повреждающие воздействия.

### Внеклеточный матрикс

Термином ВКМ обозначают внеклеточные компоненты СТ и поддерживающих тканей. Этот матрикс перераспределяет механическую нагрузку на ткани и образует структурное окружение клеток, входящих в состав СТ. ВКМ образует остов, к которому прикрепляются клетки, которые могут перемещаться вместе с ним (Standring, 2008); ВКМ состоит из основного вещества и волокон. Основное вещество состоит из воды, внеклеточных белков, глюкозаминогликанов (ГАГ) и протеогликанов в различных соотношениях. Основное вещество является прозрачным, бесцветным и вязким. В соединительной ткани представлены волокна различных типов, но главными являются коллагеновые и эластиновые волокна, и именно они определяют механические свойства тканей.

### ОСНОВНОЕ ВЕЩЕСТВО

Основное вещество — это аморфная желеобразная субстанция, окружающая клетки. Оно не включает волокна (коллагеновые и эластиновые), но включает все другие компоненты ВКМ и поэтому называется экстрафибрилярным матриксом. Основное вещество отвечает за питание и поддержание клеток. Оно определяет податливость, подвижность и целостность СТ, а также играет роль смазки и связующего вещества для различных элементов ВКМ (Hukinsa & Aspden, 1985). Присутствие макромолекул в основном веществе делает возможным скольжение нитей коллагена относительно друг друга, насколько это позволяют межволоконные сшивки. Молекулы коллагена и воды обладают электропроводностью и способностью к поляризации, как и молекулы матрикса. Возможно возникновение волн поляризации, в ходе которой протоны «перескакивают» вдоль волокон коллагена со скоростью большей скорости распространения импульса по нервным волокнам (Jaroszyk & Marzek, 1993).

### Протеогликаны

Основное вещество содержит протеогликаны, представляющие собой очень крупные макромолекулы, состоящие из ядерного белка, к которому ковалентно присоединено множество молекул ГАГ. В результате образуется структура, напоминающая ершик для чистки бутылок. ГАГ представляют со-



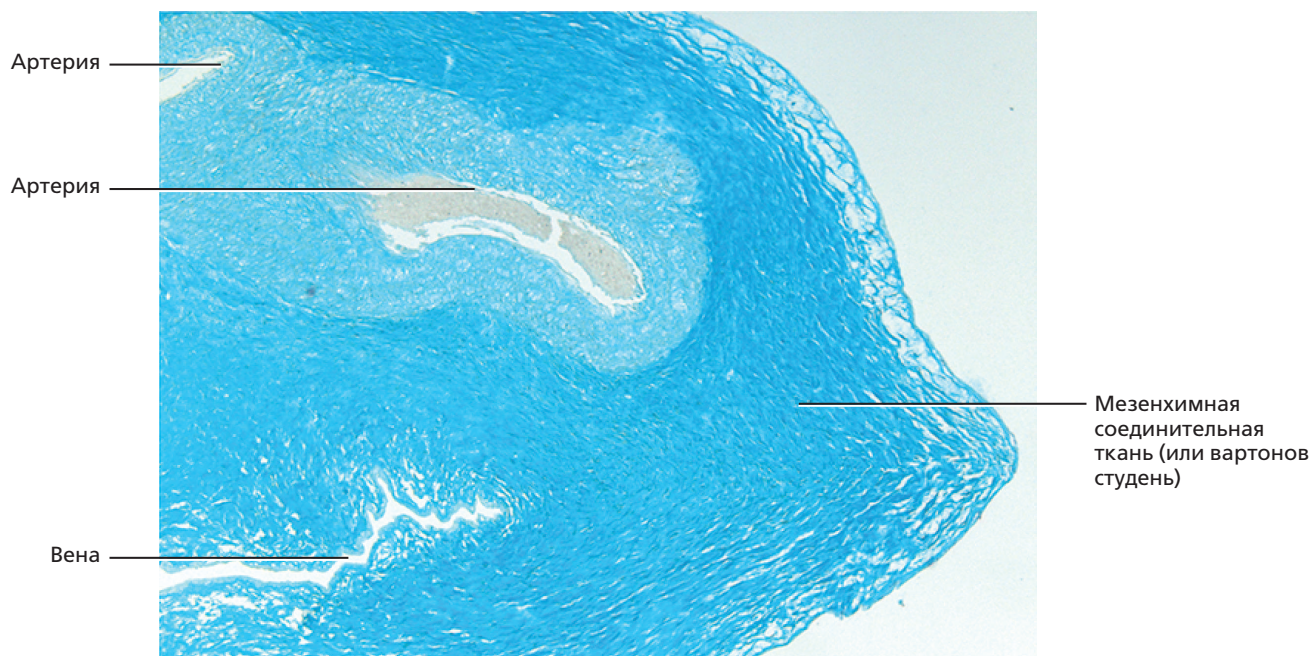
бой длинноцепочечные полисахариды, элементами которых являются повторяющиеся мономеры дисахариды. Одним из таких дисахаридов является глюкозамин, откуда и название — глюкозаминогликаны. Многие сахара в ГАГ имеют в своем составе сульфатные и карбоксильные группы, которые обуславливают высокий суммарный отрицательный заряд ГАГ. Выделяют семейство из семи различных ГАГ на основании отличий по остаткам сахаров, природе связей и степени сульфатирования. В семейство входят следующие ГАГ: гиалуронан, хондроитин-4-сульфат, хондроитин-6-сульфат, дерматан-сульфат, креатин-сульфат, гепарин-сульфат и гепарин.

ГАГ являются недостаточно гибкими для того, чтобы образовывать глобулярные формы, и остаются развернутыми, в связи с чем их поверхность велика относительно их объема. Высокая плотность отрицательных зарядов притягивает воду, вследствие чего образуется гидратированный гель. Этот гель отвечает за набухание, вязкость и эластичность СТ, а также регулирует диффузию различных метаболитов. В частности, этот гель допускает быструю диффузию водорастворимых молекул, но подавляет подвижность крупных молекул и бактерий. Высокая вязкость и эластичность позволяют тканям восстанавливать форму после деформаций и нитям коллагена скользить без трения относительно друг друга, поглощать силы, воздействующие на ткани, и защищать коллагеновые сети от избыточного механического напряжения. От относительного содержания

воды зависит, будет ли основной матрикс иметь вид золя или геля, а следовательно, содержание воды определяет степень подвижности коллагеновых волокон, находящихся в основном веществе. Более мелкие протеоглики, например декорин, содержащий единственную цепь ГАГ, могут играть роль в организации и отложении коллагеновых волокон. Протеоглики также функционируют в клеточных мембранах и внутри клеток, обеспечивая взаимодействие клеток с основным веществом ВКМ.

#### Гиалуронан

Гиалуронан (ГА) является глюкозаминогликаном, наиболее широко представленным в рыхлой СТ, и единственным ГАГ, в котором отсутствуют сульфатные группы. ГА отличается от других соединений этого класса своей необычной длиной и жесткостью — ГА содержит несколько тысяч сахаридных остатков, в то время как другие ГАГ содержат их несколько сотен или меньше. Кроме того, ГА не связывается с белковым ядром и не образует протеогликан. Вместо этого протеоглики связываются с ГА за счет особых белков, образуя гигантские макромолекулы. Этих гидрофильных макромолекул особенно много в основном веществе хрящей, и именно эти молекулы отвечают за тургор хрящевой ткани, поддерживающий форму хрящей. ГА обеспечивает сохранение структуры и тургора жидких сред глаза и защищает кровеносные сосуды плода от сдавления в вартоновом студне пупочного канатика (рис. 1.2).



**Рисунок 1.2** Гистология пупочного канатика, окраска альциановым синим, увеличение 50х. Обратите внимание на интенсивную голубую окраску мезенхимной СТ, что подтверждает большое количество гиалуронана во ВКМ пупочного канатика.



ГА обеспечивает влажность кожи благодаря большому объему связанной с ним в растворе воды (объем воды в 10 000 раз превышает объем ГА). Кроме того, растворы ГА служат смазкой для мышц и сухожилий при их скольжении по скелетным и апоневротическим фасциям. Вполне вероятно, что на это скольжение влияет состав богатого ГА внеклеточного матрикса. Этот богатый ГА слой защищает мышцы и способствует заживлению повреждений, а также стимулирует пролиферацию сателлитных клеток после утраты части мышечных волокон. Изменения в ГА-матриксе могут приводить к возникновению боли, воспаления и к нарушению функций. Количество ГА возрастает на ранних стадиях заживления ран, при этом ГА расширяет тканевые пространства, облегчая перемещение клеток. Связываясь с клеточными рецепторами и взаимодействуя с цитоскелетом, ГА увеличивает подвижность клеток.

ГА становится особенно много в ходе эмбриогенеза, а позднее в тканях, претерпевающих быстрый рост и регенерацию. В зависимости от длины цепи, а в особенности при ее фрагментации, ГА, как было недавно показано, может выполнять самые разнообразные, подчас противоположные биологические функции, играя роль в ангиогенезе, воспалении и иммуностимуляции.

Время жизни ГА составляет около 2–4 суток, в отличие от 7–10 дней для сульфатированных ГАГ. Это означает, что ГА-продуцирующие клетки должны все время сохранять активность, в противном случае возникнет риск уменьшения объема основного вещества. Остаточные продукты метаболизма ГАГ оказывают влияние на клетки по механизму обратной связи, что позволяет контролировать синтез. Было установлено, что деформация клеток СТ является стимулом для синтеза ВКМ (Adhikari et al 2011).

#### *Связующие белки*

Связующие белки стабилизируют агрегаты протеогликанов в основном веществе, формируя структуры, напоминающие по форме круглые щетки. Наиболее известные из связующих белков — винкулин, спектрин и актомиозин. Эти белки представляют собой элементы, опосредующие взаимодействия между клетками, волокнами и другими компонентами матрикса, а их главной функцией является связывание коллагеновых волокон с клеточными мембранами и организация эластических волокон во ВКМ. К другим функциям отдельных связующих белков относят проведение подвижных клеток через СТ, контроль активности клеточных ядер, митохондрий и аппарата Гольджи, а также связь цитоскелета с ВКМ. В процессе старения количество связующих белков увеличи-

вается, что приводит к снижению мобильности соединительной ткани.

#### **ВОЛОКНА**

Клетки СТ секретируют волокна двух типов: коллагеновые и эластиновые. Количество и соотношение этих волокон зависят от типа соединительной ткани. Волокна обоих типов образуются из белков, состоящих из длинных пептидных цепей.

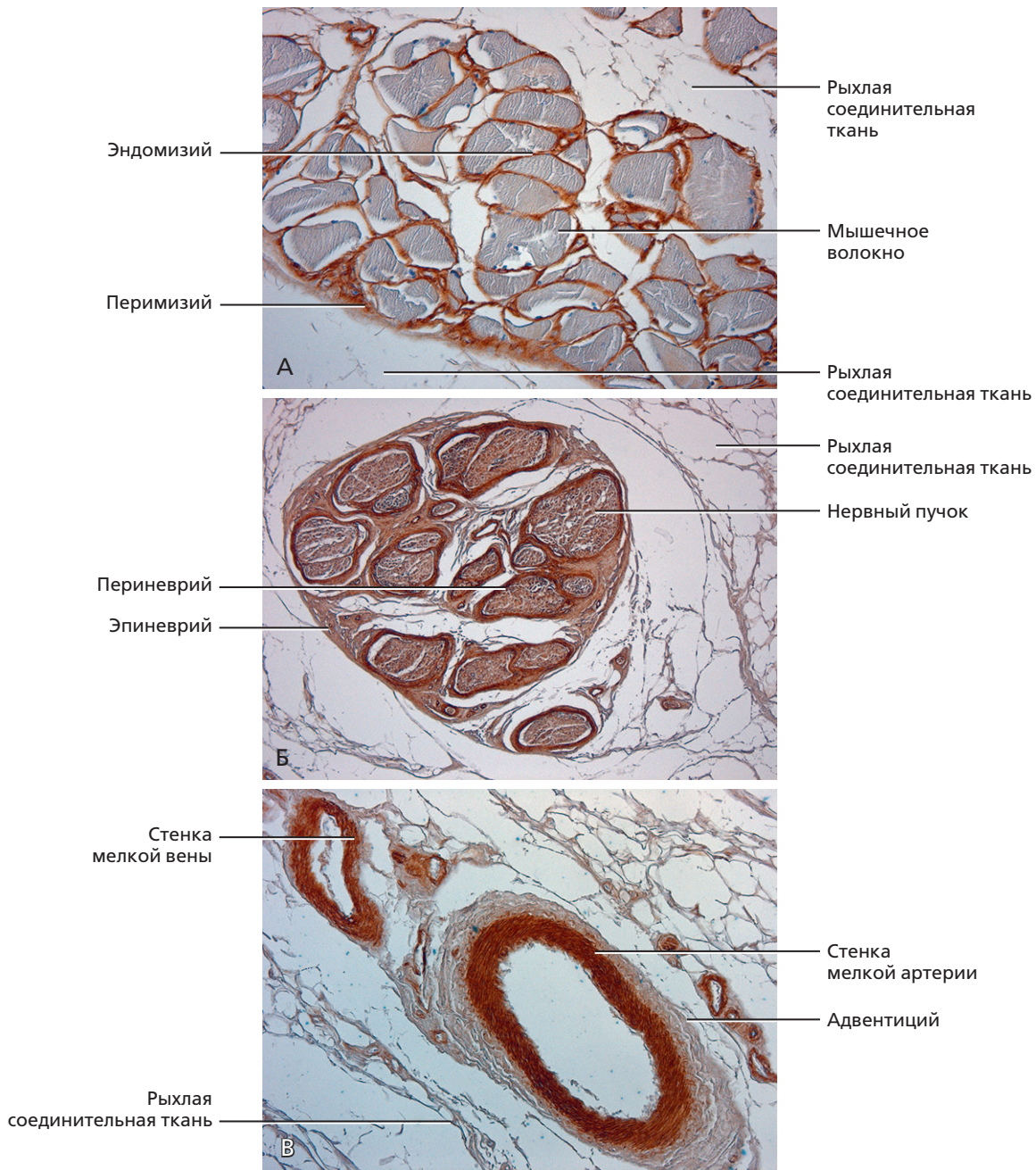
#### *Коллагеновые волокна*

Коллагеновые волокна являются гибкими, устойчивыми к растяжению нитями. Обычно каждое коллагеновое волокно состоит из нитевидных субъединиц, называемых коллагеновыми фибриллами. Каждая фибрилла состоит из коллагеновых молекул, соединенных друг с другом «голова к хвосту» и расположенных перекрывающимися рядами. Прочность фибрилл обусловлена ковалентными связями между коллагеновыми молекулами прилежащих друг к другу рядов. Коллагеновая молекула (называемая тропоколлагеном) состоит из трех переплетенных полипептидных цепей (каждая из которых называется альфа-цепью), образующих правостороннюю тройную спираль. Если не считать концов цепей, то каждый третий аминокислотный остаток в них является остатком глицина. С тройной спиралью соединены сахаридные остатки, и поэтому коллаген с полным основанием называют гликопротеином. Альфа-цепи, образующие тройную спираль, неодинаковы, и в зависимости от разницы между цепями было выявлено множество типов коллагена. Эти коллагены нумеруются римскими цифрами на основании даты открытия. Наиболее важными являются следующие:

- Тип I является самым распространенным и составляет приблизительно 90% всего коллагена в организме. Этот коллаген об-

#### **Клинический пример 1.1** **Синдром Элерса-Данло**

Этиология: дефект синтеза коллагеновых волокон типа I или III, что приводит к прогрессирующему дефициту коллагена. Могут поражаться различные области тела — например, суставы, сердечные клапаны, стенки органов и артерий, что проявляется развитием различных типов синдрома Элерса-Данло. Наиболее часто пациенты предъявляют жалобы на гипермобильность суставов, боль и снижение мышечной силы. Clayton et al. (2013), показав, что у этих больных имеют место нарушения проприоцепции, поддержали нашу гипотезу о том, что поражения СТ являются ключевым элементом нарушения проприоцепции (см. главу 3).



**Рисунок 1.3** Иммуногистохимическое окрашивание позволяет показать присутствие и локализацию коллагена типа III в мышце (А), периферическом нерве (Б) и мелких сосудах (В). Обратите внимание на большое количество волокон коллагена типа III в эндомизии и перимизии, в периневрии, а также в стенках мелких артерий и вен.

наруживаются в дерме, костях, сухожилиях, фасциях, капсулах органов и во многих других областях. Эти агрегаты фибрилл образуют толстые пучки диаметром 2–10 мкм и придают СТ высокую устойчивость к растяжению (500–1000 кг/см<sup>2</sup>).

- Тип II является основной составляющей хрящевой ткани; волокна этого коллагена тоньше.
- Тип III или сетчатые волокна имеют небольшой диаметр и обычно не образуют толстых пучков. Этот коллаген организован в виде сетчатых ячеистых структур

и образует опорный остов для клеточных элементов различных тканей и органов, например, печени. Эти волокна также обнаруживаются на границе эпителия, в рыхлой соединительной ткани и вокруг адипоцитов, мелких кровеносных сосудов, нервов, сухожилий и в межмышечной СТ (рис. 1.3). Эти волокна секретируются первыми в ходе развития всех СТ, а также при новообразовании СТ в ходе развития рубца.

- Тип IV образуется в виде сети, а не фибрилл, и является главным компонентом базальной пластинки эпителия.