

УДК 531/534: [57+61]

СТРУКТУРА КОМПАКТНОЙ КОСТНОЙ ТКАНИ

М. Фигурска

Institute of Fundamental Technological Research, Polish Academy of Sciences, 21 Świętokrzyska, 00–049 Warsaw, Poland, e-mail: mfigurska@yahoo.com
Институт фундаментальных технологических исследований Польской академии наук, Варшава, Польша

Аннотация. Костная ткань – это вид соединительной ткани, в которой большую часть пространства занимает внеклеточный матрикс, состоящий из коллагена. Матрикс насыщен гидроксиапатитом и другими минералами, что придает кости прочность и способность выдерживать нагрузки. Кроме химического состава, большое влияние на механические характеристики оказывает структура кости. Компактная костная ткань – это сложная и вызывающая интерес исследователей структура, которая образуется в ответ на механическую нагрузку. Основными структурными и функциональными единицами костной ткани являются плотно упакованные остеоны, из которых составлена кость. Каждый остеон состоит из тонких слоев – ламелл. Коллагеновые волокна лежат параллельно друг к другу в отдельной ламелле, но меняют ориентацию от одной ламеллы к другой. В работе будет показана зависимость между ориентацией коллагеновых волокон в смежных ламеллах и механическими свойствами костной ткани. Главная цель работы – представить сложную и комплексную структуру компактной костной ткани. Особое внимание будет уделено составу кости, появлению остеонов и ориентации коллагеновых волокон в отдельно взятой ламелле. Также в работе будут рассмотрены различные подходы к объяснению причин изменения ориентации коллагеновых волокон и выявлению их взаимосвязи с механическими свойствами кости.

Ключевые слова: остеон, гаверсова система, ориентация коллагеновых волокон.

1. Введение

Костная ткань принадлежит к широкой группе соединительных тканей, в которых главную роль играет внеклеточный матрикс. Матрикс насыщен неорганическими минеральными веществами, что придает кости прочность и твердость. Именно по этим причинам костная ткань представляет большой интерес для биомехаников. Серьезной проблемой является выявление взаимосвязи между функцией кости и её структурой. Несмотря на то, что костная ткань изучена достаточно хорошо, остаются многие проблемы, полностью не решенные до сих пор. Обычно выделяют два вида костной ткани: компактную (кортикальную) и трабекулярную (пористую, губчатую). Ткани отличаются друг от друга по микроструктуре и пористости. В этой статье будут рассмотрены только свойства компактной костной ткани. Компактная ткань более плотная и менее пористая. Она располагается вдоль диафиза длинных костей и образует внешнюю оболочку вокруг всех костей. Главная функция компактной костной ткани – выдерживать силовую нагрузку.

2. Состав костной ткани

2.1. Состав внеклеточного матрикса

Костный матрикс состоит из органических (40% в сухой пластинчатой кости) и неорганических (60%) веществ. Органические компоненты костной ткани преимущественно состоят из коллагена (90 – 95%), который, являясь структурообразующим протеиновым элементом костной ткани, участвует в образовании формы кости и обеспечивает её прочность при растяжении. Коллаген – это волокнистый протеин, образованный агрегацией тропоколлагеновых молекул. Коллаген обычно располагается в параллельных или концентрических слоях, формируя пластинчатую кость. Коллаген препятствует развитию хрупкости костного вещества, приводящей к переломам кости. Также во внеклеточном матриксе содержатся неколлагеновые протеины (остеонектин, остеопонтин, остеокальцин), которые связаны с коллагеновыми волокнами. Эти протеины могут действовать как нуклеаторы: они оказывают воздействие на рост и пролиферацию (разрастание) минеральных кристаллов.

Фракция органических веществ синтезируется остеобластами и минерализуется вскоре после их отложения [8]. Внеклеточный матрикс костной ткани минерализован приблизительно на 60%. Костный минерал – это химическое вещество, состоящее из кальция, фосфата и гидроокисей (оснований) с небольшим содержанием магния. Основная химическая формула кристалла гидроксоапатита кальция имеет следующий вид: $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$. Минералы поступают в кость из плазмы крови и, в конечном счёте, из питательных веществ. Размер минеральных кристаллов небольшой: $50 \times 25 \times 3$ нм. Кристаллы плотно окружены коллагеновыми волокнами. Минеральные кристаллы также возникают в незаполненных пространствах между коллагеновыми волокнами. Кальцинированный матрикс придаёт кости прочность и сопротивление деформации.

2.2. Костные клетки

В костной ткани содержатся четыре типа клеток: остеобласты, остеоциты, остеокласты и стволовые клетки (*osteoprogenitors*).

Остеобласты – это клетки, отвечающие за образование кости. Они происходят из мезенхимальных стволовых клеток. Остеобласты обладают хорошо развитым аппаратом Гольджи, обширным эндоплазматическим ретикулумом, большим числом рибосом и митохондрий, которые обеспечивают обильный синтез и секрецию компонентов матрикса. Средний размер остеобластов составляет 20 – 30 мкм. Остеобласты образуют каждый компонент внеклеточного матрикса. Они синтезируют и укладывают вещество, предшествующее образованию коллагена – протоколлаген, который может полимеризоваться вне клеток в коллагеновые волокна. Кроме того, клетки выделяют глюкозаминогликаны, которые совместно с протеином образуют протеогликаны. Остеобласты также могут производить остеокальцин и костные морфогенетические протеины.

Остеобласты способны регулировать процесс минерализации костного матрикса, возможно, путём изменения потока электролитов между внеклеточной и костной жидкостями. Клетки могут выделять протеины, которые вносят свой вклад в насыщение костной ткани минералами, тем самым, ускоряя этот процесс. Производство протеина внеклеточного матрикса остеобластами имеет место до тех пор, пока клетки не оказываются запертыми в матриксе, в этом случае они обращаются в остеоциты.

Остеоциты – это основные клетки полностью сформировавшейся кости; доля остеоцитов составляет 90% всех клеток костной ткани. Остеоциты происходят из остеобластов, которые подверглись атрофии (истощению) некоторых органелл (комплекс Гольджи (*Golgi*), эндоплазматический ретикулум). Эти клетки проявляют меньшую активность, чем остеобласты, но в метаболическом плане они не инертны. Остеоциты участвуют в доставке кальция из кости в кровь и, следовательно, в его гомеостатической регуляции в биологических жидкостях [5], а также участвуют в механотрансдукции [12].

Остеоциты располагаются внутри маленьких лакун ($30 \times 15 \times 5$ мкм), окруженных кальцинированным матриксом. Эти клетки меньше остеобластов (10 – 20 мкм), но они занимают большую часть пространства лакун. Несмотря на то, что остеоциты расположены внутри жесткого матрикса, они могут взаимодействовать друг с другом посредством отростков. Длинные отростки (до 100 мкм) расположены в маленьких канальцах (диаметром порядка 1 мкм), которые выходят из каждой лакуны. Отростки отделены друг от друга нексусом. Нексус – это щелевое соединение между клетками, которое служит для перехода веществ из одной клетки в другую. Следовательно, клетки могут обмениваться питательными веществами, информацией и продуктами выделения друг с другом и кровеносными сосудами. Соединение отростков является чрезвычайно важным аспектом для остеоцитов, так как диффузия тканевых жидкостей не может происходить в кальцинированном матриксе, а осуществляется благодаря отросткам.

Третий вид костных клеток – остеокласты, которые могут поглощать костную ткань. Они появляются из гемопоэтических клеточных линий (клетки-предшественники моноцитов образуют гигантские клетки при слиянии). Остеокласты – крупные клетки (20 – 100 мкм) с большим числом ядер (до 50), которые присутствуют на тех участках, где происходит резорбция. Эти клетки расположены в углублениях, названных лакунами Хоушипа (*Howship*), или впадинами резорбции. Остеокласты могут выделять гидролитические ферменты, разлагающие протеины внеклеточного матрикса. Остеокласты могут также вносить свой вклад в процесс деминерализации костной ткани. Они способны окислять среду вокруг них, что приводит к разложению гидроксоапатита. Деграция костной ткани играет важную роль при перестройке костной ткани. Костная ткань находится в состоянии динамического равновесия, так как процессы образования и резорбции протекают одновременно.

Также существуют стволовые клетки, которые расположены в периосте и эндосте. Очень трудно отличить этот вид клеток от клеток окружающей соединительной ткани. Стволовые клетки видоизменяются в остеобласты.

3. Пластинчатая структура

Компактная костная ткань – это тип зрелой (пластинчатой) кости. Характерной чертой этого вида ткани является пластинчатая структура. Компактная костная ткань состоит из различного вида ламелл (рис. 1).

На внутренней и внешней поверхностях кости расположены особые ламеллы, которые могут окружать костную ткань. Эти внутренняя и внешняя границы кортикальной кости называются кольцевыми ламеллами. Внутренние кольцевые ламеллы, расположенные на эндосте, охватывают узкую полость, в то время как наружные кольцевые ламеллы уложены снаружи кости на периосте.

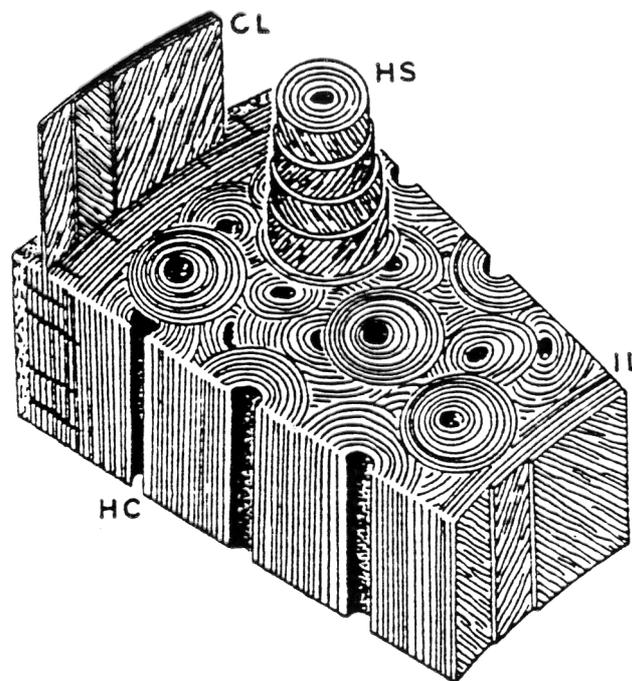


Рис. 1. Схема структуры компактной костной ткани [10]: CL – кольцевая ламелла, HS – гаверсова система, HC – гаверсов канал, IL – интерстициальная ламелла

Существуют также интерстициальные ламеллы, представляющие собой остатки более ранних поколений остеонов, которые были частично замещены в ходе перестройки. Интерстициальные ламеллы являются показателем постоянного кругооборота в костной ткани.

Самые крупные ламеллы сосредоточены концентрично вокруг гаверсовых (*Havers*) каналов (рис. 1). Эти ламеллы образуют кольца вокруг главного канала, формирующего остеон (гаверсова система), который является функциональной и структурной единицей компактной кости. Компактная костная ткань состоит из множества плотно упакованных остеонов.

Остеон – это узкий цилиндр шириной и длиной 200 и 1000 мкм, соответственно. Каждый остеон состоит из ламелл, числом от 4 до 20, шириной 3–7 мкм. Каждая ламелла представляет собой отдельный слой. В каждом слое есть коллагеновые волокна, уложенные в определенном направлении. Волокна придают ткани сопротивление растяжению. Остеоны, выполняющие функцию придания кости жесткости, расположены вдоль длинной оси кости в направлении осредненных главных напряжений. В результате компактная костная ткань жестче и прочнее в продольном направлении, чем в поперечном.

Все тонкие слои костного матрикса в остеоонах сосредоточены вокруг главного канала – гаверсова. Ширина гаверсова канала варьируется от 20 до 150 мкм в диаметре в зависимости от возраста остеоона. В гаверсовом канале расположена неплотная соединительная ткань, кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна, а также стволовые клетки. Кровеносные сосуды входят в гаверсов канал из костного мозга, а также из сосудистого периоста через поперечные каналы, названные каналами Фолькмана (*Volkman*), которые взаимосвязаны с остеоновыми каналами. Фолькмановские каналы не окружены концентрическими ламеллами, они пронизывают концентрические ламеллы. Внешний слой остеоона состоит из цемента.

4. Способы появления остеона

Костная ткань всегда находится в состоянии динамического равновесия. Изменения в структуре кости могут происходить в зависимости от условий нагружения. Процесс изменения структуры костной ткани называется перестройкой. В здоровой кости этот процесс протекает непрерывно. В ходе перестройки кость может менять свою геометрию и структуру, чтобы лучше выполнять свои функции и адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Появление остеона непосредственно связано с процессом перестройки. Когда кость подвержена новым условиям нагружения, начинается процесс её приспособления. Старая костная масса удаляется и замещается новым материалом. Процесс перестройки происходит по закону Вольфа (*Wolff*), который описывает адаптацию костной ткани по отношению к действующей на неё механической нагрузке. При перестройке процесс резорбции происходит в областях с малыми напряжениями, в то время как в зонах с большими напряжениями наблюдается экстенсивный рост (рис. 2). В отсутствие механического нагружения менее нагруженные участки кости исчезают, а в значительно нагруженных частях наблюдается образование кости.

Остеокласты (клетки, «съедающие» костную ткань) активны при малых деформациях, когда участок кости недостаточно нагружен. Таким образом, клетки разлагают этот участок. С другой стороны, остеобласты активны на участках, в которых деформации слишком велики, и для сопротивления нагружению требуются дополнительные участки костной ткани.

Целью перестройки является оптимальная микроструктура кости, в которой все элементы были бы нагружены одинаково.

Кость непрерывно разрушается остеокластами и восстанавливается остеобластами. Ещё точно не установлено, как кость распознаёт участки нагружения. Существуют некоторые предположения, что при нагружении возникает электрический сигнал, воздействующий на активацию ростовых факторов и сигнальных протеинов (простагландины, окись азота [19] и т.д.). Эти протеины вносят вклад в более интенсивную дифференциацию остеобластов, их активацию и накопление костного вещества.

Считается, что в недогруженных частях компактной костной ткани течение жидкости мало. При этом к остеоцитам в этих областях поступает недостаточно питательных веществ и, следовательно, происходит гибель клеток (апоптоз) и активация остеокластов. Остеокласты начинают внедряться в костную ткань, образуя длинные узкие цилиндрические полости (режущий конус) (рис. 2). Когда длина туннеля становится достаточно большой, разрушение костной ткани прекращается. Остеобласты дифференцируются от клеток-предшественников, которые находятся в костном мозге, и начинают накапливаться на поверхности туннеля. Они начинают покрывать костный матрикс и заполнять туннель (замыкающий конус). На первом этапе они образуют тонкий связующий слой, а затем остеобласты покрывают матрикс в форме концентрических ламелл на стенках полости, пока она не заполнится. Укладка ламелл начинается с периферии (отдаленных участков). Каждая последующая ламелла имеет меньший диаметр по сравнению с предыдущей. Новообразованные ламеллы расположены ближе к гаверсову каналу. В каждой ламелле коллагеновые волокна уложены в специальном порядке, который определяется условиями при появлении остеона.

Время формирования гаверсовой системы составляет от 4 до 5 недель [5]. Скорость образования кости в остеоне – 1 мкм в день, и скорость укладки замедляется при формировании остеона [5].

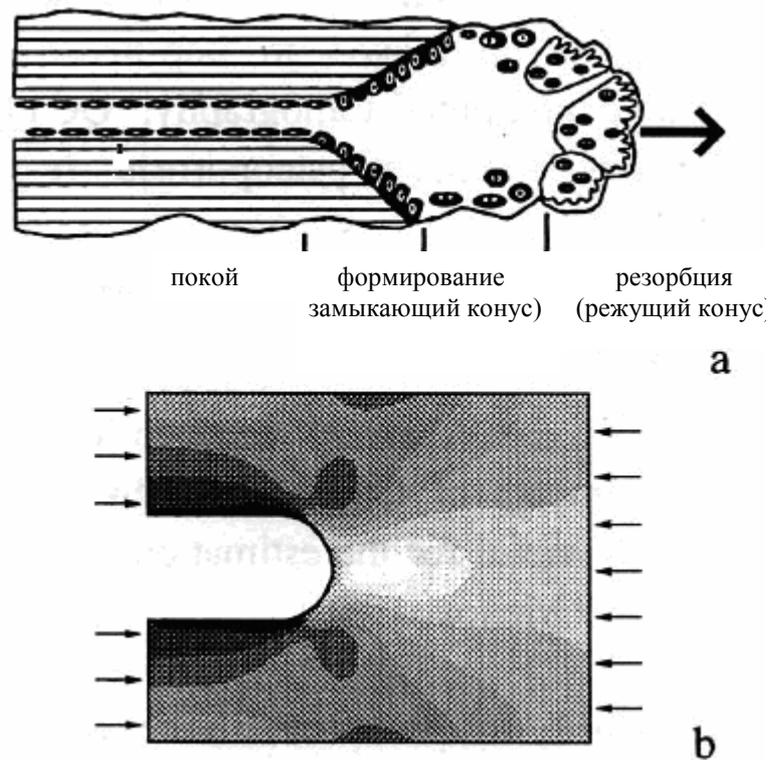


Рис. 2: *a* – схематичное представление образования остеона; *b* – поле деформаций вокруг полости остеокластов. Темные области – большие деформации, светлые – малые [16]

5. Ориентация коллагена в различных ламеллах

Самым важным структурным компонентом каждой ламеллы является коллагеновое волокно. В каждой ламелле коллагеновые волокна уложены параллельно друг другу, но ориентация волокон меняется в соседних ламеллах. Такая укладка может быть показана в виде чередующихся светлых и тёмных слоёв в поперечном сечении компактной кости на изображении, полученном при использовании поляризационного микроскопа. Коллагеновые волокна, расположенные поперечно, выглядят светлыми, продольно – тёмными. Волокна с промежуточной ориентацией – различными оттенками серого цвета (рис. 3b).

Существует множество подходов для интерпретации изображений остеонов, полученных с помощью поляризационного микроскопа. С исторической точки зрения интерес представляет работа *Mariotti* и *Mugalia* [13], в которой была выдвинута гипотеза о том, что коллагеновые волокна в каждой ламелле ориентированы произвольно. Чередующиеся светлые и тёмные полосы на поляризационном изображении обусловлены различной плотностью коллагена в соседних ламеллах; ламеллы, обогащённые коллагеном, чередуются с ламеллами с недостаточным количеством коллагена. Эта гипотеза не была подтверждена.

В другой работе, представленной *Ascenzi* и *Bonucci* [3], утверждалось, что коллагеновые волокна расположены параллельно друг другу в одной ламелле, но их ориентация меняется на 90° в соседней ламелле. *Ascenzi* и *Bonucci* [2] выделили 3 типа остеонов, выявленных на изображении при использовании поляризованного света (рис. 3a).

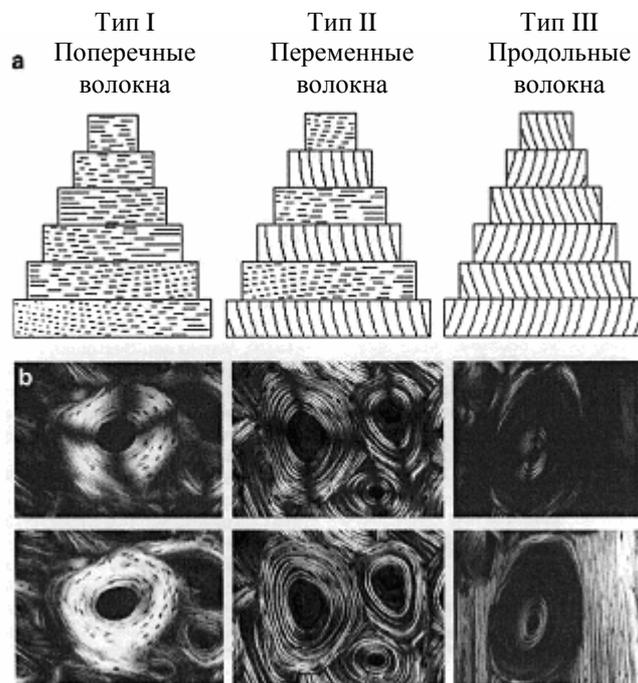


Рис. 3: *a* – схематичное представление ориентации коллагеновых волокон в ламеллах остеонов; *b* – поперечное сечение компактной костной ткани при поляризованном свете различных видов остеонов [6]

Авторы предположили, что светлые остеоны состоят из ламелл, в которых коллагеновые волокна лежат параллельно плоскости и перпендикулярно гаверсову каналу. Тёмные остеоны составлены из ламелл, в которых коллагеновые волокна расположены параллельно оси кости. В промежуточных (чередующихся) остеонах коллагеновые волокна должны, следуя классификации, менять ориентацию волокон при переходе от одной ламеллы к другой, причём в некоторых ламеллах волокна ориентированы параллельно (тёмные пучки) длинной оси кости, а в других ламеллах – перпендикулярно (светлые пучки).

Ascenzi и *Bonucci* [3] проверили механические свойства этих видов остеонов (рис. 3). При растяжении самыми прочными оказались тёмные остеоны. В испытаниях на сжатие самыми прочными были светлые остеоны. Чередующиеся остеоны продемонстрировали средние свойства между тёмными и светлыми.

Существует класс моделей, получивших широкую известность, которые рассматривают ориентацию волокон коллагена в компактной кости как фанероподобную структуру (*plywood-like structure*). Для описания ориентации волокон коллагена внутри ламеллы могут быть использованы два вида фанероподобных структур: ортогональная и закрученная.

В ортогональной фанероподобной модели структуры коллагеновые волокна расположены прямолинейно и параллельно друг другу в отдельно взятой ламелле.

Коллагеновые волокна могут менять ориентацию между соседними ламеллами в одном или двух направлениях, перпендикулярных друг другу. Эта модель была предложена *Giraud-Guille* [9]. Ортогональная модель включает в себя типы светлых и тёмных остеонов модели *Ascenzi* и *Bonucci*.

В модели закрученных фанероподобных структур коллагеновые волокна параллельны друг другу в одной ламелле, но меняют угол непрерывно при переходе от одной ламеллы к другой. Волокна претерпевают небольшие, но регулярные изменения

в ориентации. *Weiner* и др. [18] предложили, что каждая ламелла состоит из пяти подслоев. Коллагеновые волокна в каждом подслое не только располагаются в различных направлениях, обуславливая появление фанероподобной структуры, но также прогрессивно поворачиваются вокруг своей оси с целью изменения ориентации слоя кристалла [19]. Эта модель остеона объясняет наличие чередующихся остеонных модели *Ascenzi* и *Bonucci*. В фанероподобной структуре в отличие от трёх типов остеонных, предложенных в модели *Ascenzi* и *Bonucci* (тёмные, светлые, чередующиеся), выделены только два типа: ортогональные и закрученные.

Недавние исследования показали, что представленные классификации нуждаются в дополнительном уточнении. *Ascenzi* и др. [4] верифицировали свою теорию. Они показали, что в светлой ламелле при поляризованном свете коллагеновые волокна (кроме поперечно ориентированных) могут располагаться под углом $\pm 45^\circ$ к оси остеона.

Несмотря на многие противоречия, теории согласуются между собой в том, что яркость в костной ткани при поляризованном свете связана с ориентацией коллагеновых волокон в ламеллах.

6. Причины различной ориентации коллагеновых волокон

Ориентация коллагеновых волокон имеет место только при образовании остеона. Остаётся загадкой, как остеобласты, которые образуют слои кости, способны уложить коллагеновые волокна в различных направлениях. Существует несколько теорий по этому поводу, но ни одна из них не была точно подтверждена, поэтому вопрос всё ещё остаётся открытым.

Было высказано предположение, что для изменения ориентации коллагена в соседних ламеллах необходима только генетическая информация [7]. Эта идея неправдоподобна, так как нормальная архитектура компактной кости не может быть получена в отсутствие определённого нагружения кости, поэтому генетической информации недостаточно для ориентации коллагеновых волокон.

Также существовало мнение, что ориентация остеобластов (клеток, образующих кость) влияет на ориентацию коллагеновых волокон. Остеобластам необходимо изменить ориентацию при производстве коллагеновых волокон. Было показано, что главная ось лакуны остеоцитов всегда параллельна длине коллагеновых волокон в продольно (тёмные остеоны) и поперечно (светлые остеоны) ориентированных остеонах [1]. При производстве чередующихся остеонных (укладка органического матрикса меняет ориентацию с продольного на поперечное направление) остеобласты претерпевают поворот для приспособления друг к другу [1]. Это предположение очень трудно подтвердить вследствие очень сложного оптического эксперимента.

Было также предположено, что механический стимул влияет на ориентацию коллагеновых волокон. Было продемонстрировано, что даже при небольшой растягивающей нагрузке при образовании кости имеет место продольная ориентация коллагена. Ориентация волокон коллагена была рассмотрена в пяточной кости овцы. *McMahon* и др. [14] показали, что в костной ткани, подверженной высокому сжатию и небольшому растяжению, волокна коллагена ориентированы в основном продольно [11].

Самая точная теория должна, возможно, содержать все эти постулаты. Механические стимулы и генетическая информация могут играть важную роль в ориентации волокон коллагена.

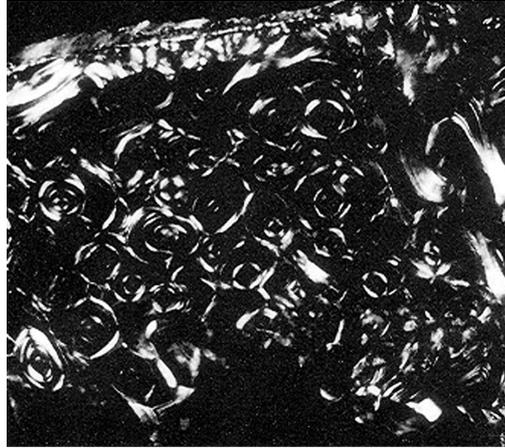


Рис. 4. Изображение поперечного сечения кости ребра человека при использовании поляризационного микроскопа [15]; тёмные остеоны отображают продольно ориентированные волокна коллагена в соседних ламеллах

7. Механические свойства. Обусловленность структуры кости её механическими свойствами

Самой важной проблемой для учёных, изучающих костную структуру, является взаимосвязь между ориентацией коллагена и механическим сопротивлением нагрузке. Объяснение того, как структура кости соотносится с её функцией, является главным вопросом в механобиологии. Структура кости обусловлена её механическими свойствами. В костной ткани коллагеновые волокна располагаются всегда таким образом, чтобы выдерживать нагрузку, которой обычно подвержена кость.

Предполагалось, что ориентация волокон коллагена в отдельной ламелле сильно влияет на жесткость. Была выдвинута гипотеза о том, что продольно ориентированные волокна необходимы для сопротивления растягивающей деформации [4]. На рис. 4 показано изображение компактной костной ткани в ребре, полученное при поляризованном свете. В основном на рёбра действует растягивающая нагрузка. В остеонах на рис. 4 коллаген расположен параллельно длинной оси кости (продольное направление). Продольные остеоны оказывают большое сопротивление растяжению.

Ожидалось, что области костной ткани, подверженные сжатию, состоят в основном из поперечных волокон (перпендикулярных длинной оси кости), которые более прочные при сжатии. На рис. 5 изображено поперечное сечение компактной костной ткани бедра человека, где видно, что поперечные коллагеновые волокна доминируют в областях, подверженных сильному сжатию.

8. Заключение

Существует предположение, что на коллагеновую микроархитектуру кости влияют механические напряжения или деформации [17]. Можно предположить, что существует взаимосвязь между ориентацией волокон коллагена и деформацией кости. Механизм обратного воздействия следующий: структура кости обуславливает её механические свойства, и механические деформации также влияют на структуру компактной кости.



Рис. 5. Изображение поперечного сечения кости бедра человека при использовании поляризационного микроскопа [15]; светлые остеоны отображают поперечно ориентированные волокна коллагена в соседних ламеллах

Многие свойства влияют на механические характеристики компактной кости. Пористость и уровень минерализации кости имеют большое значение, но главную роль в сопротивлении компактной кости механическому нагружению играют организация твёрдой массы ткани и ориентация волокон. Информация о точной структуре компактной кости и её взаимосвязи с механическими условиями является необходимым фактором для понимания законов, определяющих процесс формирования такой сложной структуры, как компактная кость.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и информационных технологий Польши по гранту 4 T07 A 00327.

Список литературы

1. *Ascenzi, A.* Orientation of collagen fibers at the boundary between two successive osteonic lamellae and its mechanical interpretation / A. Ascenzi, A. Benvenuti // *J. Biomechanics.* – 1986. – Vol. 19. – P. 455–463.
2. *Ascenzi, A.* Relationship between ultrastructure and “pin test” in osteons / A. Ascenzi, E. Bonucci // *Clin Orthop. Relat. Res.* – 1976. – Vol. 121. – P. 275–294.
3. *Ascenzi, A.* The tensile properties of single osteon / A. Ascenzi, E. Bonucci // *Anat. Rec.* – 1968. – Vol. 58. P. 375–386.
4. *Ascenzi, M.-G.* Structural differences between “dark” and “bright” isolated human osteonic lamellae / M.-G. Ascenzi, A. Ascenzi, A. Benvenuti, M. Burghammer, S. Panzavolta, A. Bigi // *J. Struct. Biol.* – 2003. – Vol. 141. – P. 22–33.
5. *Bloom, W.* A text-book of histology / W. Bloom, D. Fawcett. – W.B. Saunders Company, 1975.
6. *Bromage, T.* Circularly polarized light. Standards for investigations of collagen fibers orientations in bone / T. Bromage, H. Goldman, S. McFarlin, J. Warshaw, A. Boyde, C. Riggs // *Anat. Rec. (Part B: New Ant.).* – 2003. – Vol. 274 B. – P.157–168.
7. *Gebhard, W.* Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und groberen Bauelemente des Wirbeltierknochens. II. Spezieller Teil 1. Der Bau der Haverssohen Lamellensysteme und seine funktionelle

- Bedeutung / W. Gebhard // Arch. Entwickl. Mech. Org. – 1905. – Vol. 20. – P. 187–322.
8. *Giraud-Guille, M.-M.* Organic and mineral networks in carapaces, bones and biometric materials / M.-M. Giraud-Guille, E. Belamie, G. Mosser // CR. – 2004. – Vol. 3. – P. 503–513.
 9. *Giraud-Guille, M.-M.* Twisted plywood architecture of collagen fibrils in human compact bone osteons / M.-M. Giraud-Guille // Calcif. Tissue Int. – 1988. – Vol. 42. – P. 167–180.
 10. *Hollister, S.* Bone Physiology – Biomechanics / S. Hollister. <http://www.engin.umich.edu/class/bme332/ch9bone/bme332bone.htm>.
 11. *Kalmey, J.* Collagen fiber orientation in femoral necks of apes and humans: do their histological structures reflect differences in locomotor loading / J. Kalmey, C. Lovejoy // Bone. – 2002. – Vol. 31. – P. 327–332.
 12. *Klein-Nulend, J.* Mechanotransduction in bone – role of the osteocytes network / J. Klein-Nulend, T. Smit // Tissue remodeling. Advanced course on tissue remodeling ACTR – 04, edited by Piekarski J. – Warsaw: ABIOMED Lecture Notes. IFTR PAS, CoE ABIOMED, 2004.
 13. *Mariotti, G.* A scanning electron microscope study of human bone lamellae. Proposal for a new model of collagen lamellar organization / G. Mariotti, M. Mugalia // Arch. Ital. Anat. Embryol. – 1988. – Vol. 93. – P. 163–175.
 14. *McMahon, J.* Pattern of collagen fiber orientation in the ovine calcaneal shaft and its relation to locomotor-induced strain / J. McMahon, A. Boyde, T. Bromage // Anat. Rec. – 1995. – Vol. 242. – P. 147–158.
 15. *Reid, S.* A study of lamellar organization in juvenile and adult human bone / S. Reid // Anat. Embryol. – 1986. – Vol. 174. – P. 329–338.
 16. *Smit, T.* The mechanical significance of the bone trabecular bone architecture in a human vertebra / T. Smit. – Aachen, Shaker: Berichte aus der Biomechanik, 1996.
 17. *Takano, Y.* Elastic anisotropy and collagen orientation of osteonal bone are dependent on the mechanical strain distribution / Y. Takano, C. Turner, I. Owan, R. Martin, S. Lau, M. Forwood, O. Burr // J. Orthop. Res. – 1999. – Vol. 17. – P. 59–66.
 18. *Weiner, S.* Rotated plywood structure of primary lamellar bone in the rat: orientation of the collagen fibrils arrays / S. Weiner, T. Arad, I. Sabnay, W. Traub // Bone. – 1997. – Vol. 20. – P. 509–514.
 19. *Weiner, S.* Crystal organization in rat bone lamellae / S. Weiner, T. Arad, W. Traub // FEBS Lett. – 1991. – Vol. 285. – P. 49–54.

COMPACT BONE STRUCTURE

M. Figurska (Warsaw, Poland)

Bone is a type of connective tissue, in which majority of space is occupied by the extracellular matrix made of collagen. In bone tissue, the matrix is saturated by hydroxyapatite and other minerals that make bone hard and give it the ability to carry loads. Besides chemical composition, also mechanical structure plays an important role in load-bearing properties. Compact bone is a complicated and fascinating structure, which is created in the answer to mechanical loading. Compact bone is composed of tightly packed osteons – basic structural and functional unit of this kind of bone. Every osteon is built of thin bone layers – lamellae. Collagen fibers run parallel to each other in a single lamella, but change their orientation from one lamella to the next. Relation between collagen fiber orientation in adjacent lamellae and mechanical features of bone tissue will be presented. The main goal of this work is to present the complicated and complex structure of compact bone. The attention will be focused on the bone tissue composition, osteon emergence, and different orientation of collagen fibers in particular lamella. Different approaches, which try to interpret the orientation of collagen fibers and connect them with mechanical features of bone, will be also discussed.

Key words: osteon, Haversian system, collagen fiber orientation.

Получено 16 июня 2007