

А.А. Якимов

ТРАБЕКУЛЫ И МЕЖТРАБЕКУЛЯРНЫЕ ПРОСТРАНСТВА МЕЖЖЕЛУДОЧКОВОЙ ПЕРЕГОРОДКИ СЕРДЦА: АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Кафедра анатомии человека (зав. — проф. Г.А. Спирина) Уральской государственной медицинской академии,
г. Екатеринбург, e-mail: Ayakimov07@mail.ru

В обзоре рассмотрены традиционные и современные представления о развитии трабекул и межтрабекулярных пространств желудочков сердца. Отмечено, что образование трабекул предшествует процессу септации и в то же время лежит в основе формирования межжелудочковой перегородки. Мясистые трабекулы, по-видимому, генерируют силу сокращения желудочков сердца эмбриона. Перестройка внутрисердечной гемодинамики в пренатальном периоде обуславливает различия трабекул правого и левого желудочков. Приведены анатомические характеристики рельефа отделов притока и оттока правого желудочка. Обращено внимание на соотношение понятий «перегородочно-краевая» и «модераторная» трабекула. Подчёркнута малая изученность межтрабекулярных пространств. Указано на необходимость разработки анатомических критериев нормального строения внутрисердечных структур.

Ключевые слова: сердце, межжелудочковая перегородка, мясистые трабекулы, перегородочно-краевая трабекула, межтрабекулярные пространства.

На фоне огромного числа публикаций, посвящённых различным аномалиям сердца и путям их коррекции, обращает на себя внимание малое количество комплексных анатомических исследований перегородочных структур сердца в норме. Изучение строения сердца отчасти сдерживается существующей терминологической путаницей. В свою очередь, совершенствование терминологии сопряжено с анатомическими исследованиями, предполагающими морфометрию сердца, его перегородок и трабекул. Однако очевидно, что без определения в терминах и критериях морфометрические исследования лишены смысла. Обзор литературы по анатомическому строению связанных с межжелудочковой перегородкой (МЖП) трабекул и межтрабекулярных пространств формирующегося и дефинитивного сердца является необходимым этапом в определении «белых пятен» и терминологических проблем. Кроме того, он может помочь в разработке анатомических «критериев нормальности» внутрисердечных структур и грамотному применению анатомической категории нормы в кардиоморфологии.

Трабекулы и межтрабекулярные пространства относятся к важным, но малоизученным анатомическим структурам. Образование трабекул тесно связано с развитием МЖП. Доказано, что слияние «примитивных трабекул» у верхушки первичного желудочка даёт начало мышечной части МЖП [51]. Образование трабекул — общий для всех позвоночных этап кардиогенеза, связанный с миграцией клеток эндокарда в миокард эмбриона [51, 52]. Отмечено, что трабекулы поначалу представляют собой складки эндокарда общего желудочка

и начинают формироваться до появления перегородок [62]. По мнению W.H. Lamers и соавт. [59], межтрабекулярные пространства чётко определяются в более поздние сроки, на стадии 15 по Карнеги. В сердце эмбриона кролика трабекулярный рельеф миокарда виден на 15-е сутки жизни [40], а в сердце эмбриона человека трабекулы и межтрабекулярные пространства заметны с 5–6-й недели развития [3]. Образование этих структур связано с происходящей в эмбриональном и раннем плодном периоде группировкой миофибрилл клеток миокарда в спирально ориентированные ленты. Спиральный ход трабекул увеличивает насосную функцию желудочков, но, по мнению D. Sedmera и соавт. [67], он характерен для порочно сформированного сердца. Установлено, что в норме эмбриональные трабекулы имеют радиальную ориентацию, которая по окончании септации сменяется на апико-базальную [67, 68].

D. Sedmera и соавт. [68] изучали миоархитектонику миокарда у животных и человека и сопоставляли долю трабекулярного и компактного миокарда. Они обнаружили, что появление трабекул характеризуется межвидовой гетерохронией. Выступы миокарда в полость желудочков впервые возникают у цыплёнка на стадии 16–17, у мыши — в 10,5 сут, у крысы — в 11,5 сут, у человека — в конце 4-й недели внутриутробной жизни. Ещё более ранние сроки появления первых трабекул называют N. Winer и соавт. [82]. Они разделяют трабекулы на крупные примитивные (первичные), возникающие на 3-й неделе жизни, и мелкие вторичные. На эмбрионах мыши показано, что желудочковые трабекулы видны уже на

стадии 26 сомитов [77]. Слияние трабекул задней стенки приточного сегмента сердечной трубки влечёт за собой формирование приточной перегородки. Но, в свою очередь, у эмбриона 10 мм теменно-копчиковой длины в месте слияния первичной и вторичной (приточной) перегородок образуется закладка «септомаргинальной» трабекулы [79]. Следовательно, образование трабекул предшествует процессу септации и в то же время лежит в основе формирования перегородочных структур.

Предложена модель, согласно которой образование трабекул начинается при взаимодействии миокарда сердечной трубки и белков кардиального геля [72]. Белки принимают участие в построении «трабекулярного покрова» — круговых эндокардиальных гребней, имеющих шероховатую поверхность. В результате действия сил растяжения в «трабекулярном покрове» возникают эллиптические радиально ориентированные отверстия — будущие межтрабекулярные пространства. Их форму, глубину и положение авторы объясняют функциональным состоянием белков кардиального геля и связанным с этим распределением сил растяжения в стенке сердца. Согласно другой точке зрения на возникновение межтрабекулярных пространств [51], ключевой момент этого процесса — вторжение клеток эндокарда в миокард сердечной трубки, следствием чего является повреждение эмбриональных структур миокарда, проявляющееся развитием трабекул. По мнению A. Wenink и A. Gittenberger-de Groot [80], главную роль в формировании трабекул играет образование предсердно-желудочковых клапанов. Их развитие предполагает уплотнение внутреннего трабекулярного слоя миокарда в отделе притока, в отделе же оттока указанный слой в образовании клапанов не участвует. По-видимому, связь развития трабекул и предсердно-желудочковых клапанов касается лишь отдела притока правого желудочка (ПЖ).

Функция мясистых трабекул, по предположению G. Burch [39], сводится к уменьшению кинетической энергии кровотока в диастолу. Подчеркивается роль трабекул в систолическом уменьшении камер сердца [11], трабекулы смягчают приток в полость ПЖ в ранней его диастоле и усиливают нарастание объёмной эффективности ПЖ в систоле [26]. Вклад трабекул в сокращение сердца доказан при исследовании сердца 10 крысиных эмбрионов 12–18 сут с помощью электронной и конфокальной микроскопии [81]. Установлено, что объём фракции миофибрилл и дифференцировка миокарда в трабекулах выше, чем в «свободных» стенках желудочков. По сравнению с последними, миофибриллы трабекул более упорядочены, а миокард более высоко диф-

ференцирован. Предполагается, что сокращение желудочков у эмбриона происходит в основном за счёт трабекул, где генерируется сила сокращения [81]. Функциональное значение «трабекулярных выростов миокарда» определяется их формой, размерами и количеством [3].

Основными анатомическими характеристиками трабекул являются их размеры, форма и положение. В соответствии с этим выделяют мелко-, средне- и крупнопетлистый тип трабекул [3, 14, 23]. Трабекулы можно разделить на тонкие, средней толщины и толстые [8]. Выделяют два типа «трабекулярных мышц» [10]. 1-й — «перекладины», которые складываются в правильную сетку с ромбическими или круглыми отверстиями. Такие сетки располагаются вдоль внутренней поверхности желудочков. В левом желудочке (ЛЖ) эта сетка образована «тонкими мышечными балочками»; она может быть двух- или трёхслойной. В ПЖ сеть трабекул однослойная, а перекладины более толстые. 2-й — «мышечные перекладины», которые перекидываются через полость желудочка и соединяют его стенки. Этот тип трабекул почти не развит в ЛЖ, но часто встречается в ПЖ, где трабекулы образуют трёхмерную решётку. Приведённое описание «трабекулярных мышц» совпадает с их делением на пристеночные и мостовидные [13]. Также выделяют пирамидальные, грибовидные, конусовидные и овальные трабекулы [3]. В.Н. Жеденов [17] упоминает 3 типа трабекул: магистральные, рассыпные и смешанные. Поверхность трабекулярной части МЖП всегда представлена мышечными трабекулами, направление и выраженность которых варьирует [26]. Различают 3 типа трабекул: «обычные трабекулы, которые неотделимы от стенки МЖП»; трабекулы, переходящие в основания сосочковых мышц, и «регулирующие», модераторные пучки. На участие трабекул в образовании сосочковых мышц обращает внимание Т.С. Воропаев [8]. Трабекулы сухожильного типа выделяет С.С. Михайлов [23].

Строение трабекул медиальных стенок ПЖ и ЛЖ неодинаково. Различия обусловлены не только разной функциональной нагрузкой желудочков, но и дифференциальной митотической активностью кардиомиоцитов [5]. Показано, что для медиальной стенки ЛЖ характерны тонкие плоские трабекулы, образующие сеть у верхушки [13]. Эти трабекулы имеют несколько уплощённый вид, сглажены и нечётко ориентированы [3]. На протакриловых слепках камер нормальных сердец взрослых людей Ф.Г. Углов и соавт. [29] изучали рельеф внутренней поверхности ЛЖ в фазе диастолы. Исследователи соединяли наименее подвижные точки с верхушкой желудочка линиями трабекулярности. Для регистрации положения трабекул ввели термин «сдвиг линии тра-

бекулярности». Авторы установили зависимость между приростом сдвига линий трабекулярности и тангенсом угла наклона трабекул. Отметим, что наименьшим сдвигом обладают левожелудочковые линии трабекулярности, расположенные на МЖП. Для трабекул, выходящих из глубоких волокон мышечного массива стенок ЛЖ, характерно упорядоченное спиралевидное направление, а наименьшее количество таких трабекул встречается на медиальной стенке ЛЖ. Основываясь на полученных данных, исследователи высказали предположение о минимальном участии левожелудочковой поверхности МЖП в формировании закрученных потоков крови [29].

Трабекулы ПЖ специфичны для этой камеры сердца и играют важную роль в идентификации желудочков [4]. Приточный отдел правожелудочковой поверхности МЖП отличается выраженным трабекулярным рельефом, который замечен уже у эмбриона [80]. Основная масса трабекул сконцентрирована у верхушки ПЖ [61] и предназначена для замедления заполнения этого желудочка кровью [39]. Отмечено, что трабекулы отдела притока образуют между собой анастомозы и перекресты [30]. По данным G. Burch [39], существует обратное соотношение между развитием трабекул и толщиной стенки желудочка. Указывают на зависимость формы и размера трабекул от формы сердца и возраста [13, 23].

Строение межтрабекулярных пространств освещено в диссертационной работе А.М. Фомина [31]. Автор на слепках измерял углы отклонения спирали межтрабекулярных пространств от направляющей тока крови и показал, что эти углы нарастают по приносящему и уменьшаются по выносящему тракту. Установлено, что пространства трабекулярной части существенно отклоняются от направляющей кровотока. При этом межтрабекулярные пространства синусной и конусной частей ПЖ ориентированы преимущественно продольно [23, 31]. Следовательно, в разных частях мышечной МЖП ориентация трабекул и межтрабекулярных пространств различна. Обнаружены различия в строении начальных и конечных отделов межтрабекулярных пространств [32], отмечена зависимость их ширины от степени посмертного сокращения сердечной мышцы [18]. Установлено, что ширина межтрабекулярных пространств в синусной части МЖП превышает таковую в других частях перегородки [23]. Доказано существование пространств листовидной, желобовидной и конусообразной формы, нередко имеющих «многоэтажное» строение [3]. Показано, что длинная ось межтрабекулярных щелей овальной формы совпадает с продольной осью сердца [1]. Иногда при проведении зонда через соседние отверстия между ними выявляли

связи. Межтрабекулярные щели, по-видимому, являются начальными отделами межтрабекулярных пространств. Эти пространства в МЖП имеют листовидную форму, они вытянуты в виде гребней вдоль продольной оси сердца. Межтрабекулярные пространства могут иметь непосредственные сообщения с венами, но не с артериолами. Наиболее часто сообщения с венами встречаются в верхней части МЖП. Отмечено наибольшее количество ответвлений межтрабекулярных пространств у верхушки ПЖ, наименьшее – со стороны ЛЖ [1]. Высказано мнение о том, что «межтрабекулярные сосудоподобные образования» («вазоиды») находятся в разных гемодинамических условиях, что проявляется многообразием их форм [9]. При перевязке эмбрионального конотрункуса экспериментально установлено, что в ответ на повышение «постнагрузки» межтрабекулярные пространства уменьшаются и становятся более округлыми, а трабекулы утолщаются и приобретают спиральную ориентацию. Следовательно, анатомические характеристики трабекул и межтрабекулярных пространств отражают изменения внутрисердечной гемодинамики [67, 68].

Важнейшие образования МЖП — перегородочно-краевая и модераторная трабекулы (ПКТ, МТ). Их строение и синтопия представляют интерес для реконструктивной кардиохирургии. ПКТ является «наиболее выступающим в правую сторону отделом МЖП» [15]. Это мышечное образование лежит на вершине правосторонней поверхности мышечной перегородки и укрепляет её [58]. Задний край ПКТ разделяет приточный и отточный отделы МЖП [43, 57]. По мнению В.Н. Жеденова [17], возникновение «на дне ПЖ, при выходе из него в конус, особого сложного мышечного паха (ПКТ)» следует считать прогрессивным событием кардиогенеза. Под МТ традиционно понимают мышечный пучок, лежащий между мышечной частью МЖП и основанием передней сосочковой мышцы [73]. Существующие в литературе противоречия, касающиеся строения, положения и частоты встречаемости этих структур, обычно являются результатом терминологических расхождений.

В Международной анатомической терминологии [20] ПКТ рассматривается как синоним МТ, но, по мнению многих исследователей, ПКТ и МТ — самостоятельные анатомические структуры [12, 19, 33, 36, 58, 64, 68]. Указывается на необходимость различать эти трабекулы [2, 6]. Рассмотрена бифуркация основания ПКТ и обнаружена выраженная анатомическая изменчивость её заднебазальной части [66]; выделяют тело, переднюю и заднюю ножки (extent) ПКТ, отмечают вариабельность задней ножки при пороках [58]; передняя ножка (limb) ПКТ расположена в

инфундибулуме, а задняя входит в отдел притока МЖП [63]. Обращают внимание на слабую выраженность и возможность отсутствия ножек (ветвей) ПКТ [57]. Основание этой трабекулы [22] упоминают при описании топографии пучка Гиса, приводят её морфометрические характеристики [28]. В монографии С.С. Михайлова [23] длина ПКТ сопоставлена с формой сердца. В работе Н.И. Ёлкина [14] ПКТ названа «надкраевой», описан «ствол» этой трабекулы, измерена его длина. Автор отметил, что выраженность «надкраевой трабекулы» зависела от выраженности трабекулярной сети, и обратил внимание на количество «ножек» (от 2 до 6), берущих начало от основания этой трабекулы и переходящих в боковую стенку ПЖ. В широких и коротких сердцах эта трабекула уплощена и «распадается на большее количество ножек», а в длинных и узких сердцах имеет округлую форму и меньшее количество ножек [14].

Фундаментальное анатомо-гистологическое исследование МТ проведено R. Trueх и L. Warshaw [74], которые выделили анатомические типы МТ. Классическим они считают тип *faisceau arqué partiellement libre* (пучок в виде арки, частично свободный), при котором МТ идёт к передней сосочковой мышце, будучи лишь частично сращена с МЖП. Мостовидный ход трабекулы отмечен во многих исследованиях [26, 34, 76]. Классическую МТ мостовидного типа демонстрируют работы [35, 54, 61].

Приводят несколько эпонимических названий МТ: нижняя аркада Parchappe, петлеобразная лента Poirer, дугообразный пучок Testut, наджелудочковая трабекула Retzer [74]. По данным A. Keith и M. Flack [56], для сердца человека классическая МТ не характерна. Существующие в литературе противоречия, касающиеся частоты встречаемости МТ, обусловлены разным пониманием этого термина. Если под модераторным тяжем понимать как трабекулу, слившуюся с МЖП, так и трабекулу, обособленную от перегородки, то встречаемость её будет 100-процентной [73].

Закономерности формирования анатомических вариантов МТ и ПКТ описаны в работе [48]. При введении в сердца куриных эмбрионов нейлоновых волокон, меченных тимидином, установлено, что в образовании «первичной перегородки» у кур принимают участие трабекулы стенки сердца, расположенные не далее 250 мкм по обе стороны от места формирования этой перегородки. Они показали, что чем дальше находятся клетки от места образования так называемой первичной складки, тем более поверхностно они будут располагаться в «первичной перегородке». Считают, что передний отдел МЖП образуется из трабекул, расположенных у эмбриона не далее

400–500 мкм от места формирования «первичной перегородки». Трабекулы, которые находились далее 500 мкм от будущей перегородки, после образования последней соединяли её с боковыми стенками желудочков. Из этого можно предположить, что локализация ПКТ по отношению к полости ПЖ, как и варианты МТ (мостовидный и пристеночный), объясняются местонахождением первичных трабекул — эмбриональных предшественниц этих структур. Чем ближе к месту образования «первичной перегородки» находится закладка МТ, тем больше вероятность её формирования по пристеночному типу [48]. Описанное исследование выполнено на сердцах птиц, причем в литературе имеются указания на принципиальные различия в развитии мышечной МЖП птиц и млекопитающих [34].

Трабекула, соединяющая МЖП с правым краем сердца, детально исследована R. Dergeux и соавт. [43], которые обосновали использование термина «ПКТ» в отношении всей мостовидной структуры (*moderator band*) и отметили, что способы внедрения этой трабекулы в МЖП у животных весьма разнообразны. Последнее затрудняет определение границ между её перегородочной и мостовидной составляющими. Так, у копытных животных диаметр ПКТ при подходе к МЖП не изменяется, а ПКТ оленей и быков расширяется у основания. У свиней она часто разделяется на три пучка (корешка): главный корешок продолжает направление волокон миокарда перегородки, восходящий корешок идёт к медиальной сосочковой мышце, а поперечный корешок иногда разделяется на два других. Признаком ПКТ, по мнению авторов [22, 27, 43], являются прохождение в ней правой ножки пучка Гиса и положение её в виде моста между передней сосочковой мышцей и МЖП. При этом параллельно ПКТ часто находится похожий на неё «мышечный столбик», который правую ножку пучка Гиса не содержит. В статье R. Dergeux и соавт. [43] использована классификация, выделяющая 3 анатомических варианта ПКТ (МТ): 1-й — толстые, мясистые трабекулы, диаметром более 3 мм. Они хорошо кровоснабжаются, поэтому при жизни красного цвета. Такой тип постоянен для оленя, часто встречается у телёнка и свиньи, реже у косули; 2-й — тонкие трабекулы фиброзного типа, диаметром менее 1 мм. Они характерны для кабана; 3-й — промежуточный вариант — фиброзно-мышечные трабекулы. Они часто наблюдаются у овцы и косули. Изучив сердца 100 наземных млекопитающих, авторы пришли к выводу, что ПКТ — непостоянное образование; её существование связано с положением передней сосочковой мышцы. Также установлено, что соотношения длины и ширины ПКТ от вида животных не зависят [43].

В сердце животных ПКТ и МТ являются рудиментарными структурами и состоят из волокон правой ножки пучка Гиса [16]. Однако установлено, что МТ у свиней лишь в одной четверти случаев полностью состоит из проводящего миокарда [37]. L. Hondeghem и R. Stroobandt [49] под МТ имели в виду тяж, соединяющий МЖП с передней сосочковой мышцей. С помощью реконструкции по серийным срезам они показали отсутствие прямых связей между волокнами Пуркинье, которые проходят в МТ и в передней сосочковой мышце. Изучая сердце овец, авторы обратили внимание на возможность вхождения МТ в указанную мышцу выше её основания [49]. Согласно S. Crick и соавт. [41], эта трабекула идёт как мост, высоко пересекая полость желудочка, и как у человека, так и у свиньи, является прямым продолжением ПКТ. При этом на фото МЖП, которое приводят авторы [41, рис. 9], МТ в сердце взрослого человека практически неотличима от других трабекул верхушки ПЖ. Вероятно, не в каждом сердце МТ может быть верифицирована как самостоятельная анатомическая структура.

По данным R. Truex и W. Copenhaver [73], площадь поперечного сечения МТ у овец варьирует от 0,6 до 3,7 мм², у коз в среднем составляет 6,16 мм², у быков — 26,74 мм², у человека — 5,74 мм². На огромном фактическом материале (более 750 наблюдений) R. Truex и L. Warshaw [74] установили, что размеры МТ у человека и животных коррелируют с размерами сердца. Спустя 5 лет исследователи пришли к заключению, что размеры МТ от размеров и массы сердца не зависят. В крупном сердце может быть мелкий пучок и наоборот [73]. Не исключено, что такой вывод объясняется малочисленностью выборки (29 наблюдений), а также тем, что исследователи не учитывали анамнез пациентов.

Ряд учёных полагают, что ПКТ и МТ формируют единое анатомическое образование, которое тянется от наджелудочкового гребня до передней сосочковой мышцы [13, 21, 65, 78]. Выделяют три части этой единой структуры — перегородочная, промежуточная и сосочковая [53]. ПКТ определяют как «мышечное возвышение, которое спускается от наджелудочкового гребня вдоль перегородки со стороны ПЖ и которое у верхушки ПЖ идёт от перегородки к париетальной стенке ПЖ» [78]. Подчеркивается, что анатомическая структура, которая свободно идёт через полость желудочка, является частью ПКТ. Описаны два варианта модераторного тяжа — мостовидный, когда средний отдел трабекулы был свободным и не имел связи с перегородкой желудочков, и пристеночный, при котором МТ в среднем отделе частично или полностью прикреплялась к МЖП [28]. Авторы не видели различий между

ПКТ и МТ. Они измерили угол отхождения МТ (у авторов «септомаргинальной» трабекулы) от МЖП, установили его зависимость от положения передней сосочковой мышцы, а также от формы сердца. Так, в сердце округлой формы этот угол был около 90°, МТ шла в виде мостика. В конусовидном сердце угол был близок к 180°, при этом МТ располагалась пристеночно и близко подходила к передней стенке ПЖ. Кроме того, авторы изучили проекцию МТ на переднюю стенку ПЖ и показали, что ее длина варьирует от 5 до 20 мм, а диаметр — от 2 до 7 мм [28]. R. France [45] также приравнивал moderator band к ПКТ, считая, что последняя пересекает верхушку ПЖ. Изучены источники артерий, кровоснабжающих ПКТ, описаны их направление и анастомозы, но на разграничении понятий «МТ» и «ПКТ» авторы не остановились [65]. Единство этих трабекул подтверждено в сравнительно-анатомических наблюдениях [41, 43, 53], однако недавнее исследование трансгенных мышинных эмбрионов показало, что ПКТ и МТ развиваются из разных частей «первичной складки» [54], что, вероятно, лежит в основе анатомических различий этих структур в плодном и постнатальном периодах развития.

Модераторный тяж нередко считают составной частью ПКТ. В последней выделяют модераторный и перегородочный пучок [7, 75]. R. Anderson и соавт. [33] указывают на существование сосочково-краевого и перегородочно-пристеночного компонентов. В этом случае модераторный пучок рассматривают как особую мостовидную структуру в комплексе septomarginal trabeculation [33, 63]. Аналогичная точка зрения представлена в отечественных руководствах [23–25].

Опровержение идентичности понятий «ПКТ» и «МТ» отчасти основано на миоархитектонике этих структур. Препарирование отточного отдела МЖП показало, что мышечные волокна модераторного тяжа происходят из разных мышечных компонентов перегородки, а не только из ПКТ [47]. Если МТ образована мышечными волокнами косого и париетального компонентов поверхностного слоя и частично глубоким слоем «бульбарного» миокарда, то ПКТ сформирована глубоким и частично косым компонентом «бульбарной» мускулатуры [47]. Косой компонент, к которому относится большая часть волокон МТ, частично скрыт за волокнами париетального компонента. Последний, в свою очередь, может сплетаться с косым компонентом или идти поверх него. Кардиохирурги подчёркивают роль косого компонента в развитии субинфундибулярного стеноза [69] и обращают внимание на отличия трабекул от аномальной мышцы, существующей при «двухкамерном ПЖ» [6]. Отсутствие модераторного тяжа связано с отсутствием косого компонента

миокарда и, по мнению R. Grant и соавт. [47], должно считаться аномалией, так как отражает нарушение соединения бульбарных и желудочковых компонентов ПЖ.

Некоторые исследователи рассматривают ПКТ как ножку [38], ветвь [25] наджелудочкового гребня либо как его нижний или пристеночный сегмент [57]. Важным параметром является отношение ширины этой структуры к ширине МЖП. Так, у плодов ширина «нижнего сегмента наджелудочкового гребня» в 33,3% равна $\frac{2}{5}$ и в 38,5% случаев — $\frac{1}{2}$ ширины МЖП [57]. Близкие результаты были получены и в других исследованиях [44, 71]. У детей и взрослых ширина указанного «сегмента» в 42–46% сердец составляет $\frac{1}{3}$ и в 25–26% — $\frac{1}{4}$ ширины МЖП. Следовательно, относительная ширина ПКТ («нижнего сегмента наджелудочкового гребня» в терминологии А. Kosiński и соавт. [57]) уменьшается с возрастом. Показано, что ПКТ сформирована входящими в наджелудочковый гребень глубоким и частично косым компонентом «бульбарной» мускулатуры [47]. Однако при изучении сердец 18 плодов установлено, что до 80% мышечных волокон ПКТ продолжают не в наджелудочковый гребень, а в подэндокардиальный мышечный слой стенки ПЖ [55]. В этом результаты работы [55] совпадают с выводами, согласно которым данная трабекула образована поверхностным мышечным слоем МЖП [70].

Основная функция модераторного тяжа — ограничение перерастяжения сердца в диастолу [73]. Это важно не только для ПЖ, но и для ЛЖ. Модераторные пучки в ЛЖ человека были отмечены с частотой 46–55% [46, 60]. При исследовании сердец 28 человек и 72 животных в 46% случаев у человека и в 86% случаев у животных обнаружены тяжи, идущие от МЖП через полость ЛЖ [42]. У человека эти пучки в 7 случаях из 18 шли от МЖП к задней сосочковой мышце, в 9 наблюдениях — к боковой стенке, а в 2 — располагались между боковыми стенками ЛЖ. Левожелудочковые модераторные пучки встречались исключительно в верхушечной области и шли перпендикулярно апико-базальной оси сердца. У коз и собак они чаще были расположены на среднем уровне. Пучки содержали рабочий и проводящий миокард, соединительнотканые волокна и сосуды, но у овец и коз эти пучки состояли в основном из волокон и проводящего миокарда [42]. Таким образом, «сдерживающие пучки» встречаются в обоих желудочках и, вероятно, представляют собой особую функциональную группу трабекул [2, 25].

Таким образом, анализ литературы показал, что сведения об анатомическом строении трабекул разрозненны и нередко противоречивы.

Малочисленны анатомические исследования межтрабекулярных пространств, отсутствует единая точка зрения на строение ПКТ и МТ. Изучение МЖП и её трабекул обычно проводится при сопоставлении обычных и пороочно сформированных сердец, тогда как работы, посвящённые строению нормальной (обычно сформированной) МЖП, единичны. Для интеграции данных о строении МЖП, её трабекул и межтрабекулярных пространств на этапах онтогенеза необходимы комплексные морфометрические исследования этих структур. Результатом таких исследований должно стать достижение единства в терминологии, выявление закономерностей структурной организации трабекул и разработка критериев нормального строения сердца.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адыширин-заде Э.А. и Габаин Л.И. Особенности рельефа внутренней поверхности желудочков сердца и сосуды «Вьессена — Тебезия». Арх. анат., 1984, т. 77, вып. 10, с. 54–59.
2. Антипов Н.В. и Синёв А.Ф. Спорные вопросы терминологии структур сердца и проводящей системы. Морфология, 1993, т. 104, вып. 1–2, с. 140–146.
3. Асфандияров Р.И. и Моталин С.Б. Структуры сердца как главный фактор обеспечения закрученных потоков крови в организме человека на этапах онтогенеза. Росс. морфол. ведомости, 2000, № 3–4, с. 23–30.
4. Беришвили И.И., Вахромеева М.Н., Джананян В.Л. и др. Анатомия межжелудочковой перегородки сердца и анатомическая номенклатура. Арх. анат., 1991, т. 100, вып. 3, с. 26–35.
5. Большакова Г.Б. Межтканевые взаимоотношения в развитии сердца. М., Наука, 1991.
6. Бухарин В.А., Иваницкий А.В., Плотникова Л.Р. и Галанкина И.Е. Двухкамерный правый желудочек. Грудная хир., 1977, № 2, с. 3–11.
7. Ван Прааг Р. Анатомия нормального сердца и сегментарный подход к диагностике. В кн.: Морфология и морфометрия сердца в норме и при врождённых пороках: Материалы Первого Всес. симпоз. с уч. иностр. спец. М., Изд-во АМН СССР, Ин-та серд.-сосуд. хирургии им. А.Н. Бакулева, 1990, с. 7–31.
8. Воропаев Т.С. Клапанный аппарат предсердно-желудочковых отверстий в норме и при митральном стенозе. Вестн. хир., 1956, № 7, с. 46–57.
9. Габченко А.К. Вазоиды трабекулярной части губчатого миокарда эмбриона как основа формирования сосудистой системы сердца человека. Морфология, 2008, т. 133, вып. 2, с. 28.
10. Галанкин В.Н. Об особенностях папиллярно-трабекулярного аппарата желудочков сердца в норме и при гипертрофии. Арх. пат., 1972, т. 34, № 9, с. 30–35.
11. Галанкин В.Н. Архитектоника миокарда желудочков сердца и её изменения при гипертрофии. Кардиология, 1973, т. 13, № 7, с. 5–12.
12. Горбачевский С.В. и Хамидов А.В. Эмбриологические и патогенетические аспекты развития общего атриовентрикулярного канала. Арх. пат., 1999, т. 61, № 3, с. 53–57.

13. Ёлкин Н.И. К хирургической анатомии стенок желудочков сердца человека. *Арх. анат.*, 1971, т. 61, вып. 9, с. 49–56.
14. Ёлкин Н.И. К анатомии камер полости сердца человека: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1972.
15. Ермолова З.С. Хирургическая анатомия межжелудочковой перегородки сердца: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Рязань, 1972.
16. Ермолова З.С. Архитектоника межжелудочковой перегородки сердца. *Грудная хир.*, 1974, № 2, с. 42–47.
17. Жеденов В.Н. Лёгкие и сердце животных и человека (в естественно-историческом развитии). М., Высш. школа, 1961.
18. Ильинский С.П. Сосуды Тебезия. Л., Медицина, 1971.
19. Литасова Е.Е. Дефекты межжелудочковой перегородки (аспекты патологии и пластики). Новосибирск, Наука, 1983.
20. Международная анатомическая терминология. Под ред. Л.Л. Колесникова. М., Медицина, 2003.
21. Митина И.Н., Беришвили И.И., Вахромеева М.Н. и Иваницкий А.В. Топическая диагностика дефектов межжелудочковой перегородки с помощью двухмерной эхокардиографии (анатомо-эхокардиографические сопоставления). *Кардиология*, 1994, № 7, с. 51–56.
22. Михайлов С.С. и Чукбар А.В. Топография элементов проводящей системы сердца человека. *Арх. анат.*, 1982, т. 82, № 6, с. 56–67.
23. Михайлов С.С. Клиническая анатомия сердца. М., Медицина, 1987.
24. Сердечно-сосудистая хирургия: Руководство. Под ред. В.И. Бураковского и Л.А. Бокерия. М., Медицина, 1989.
25. Синёв А.Ф. Основы клинической анатомии и эмбриоморфогенеза сердца человека. В кн.: Лекции по кардиологии. М., изд. НЦ ССХ им А.Н. Бакулева, 2001, т. 2, ч. 2, с. 171–185.
26. Синёв А.Ф. и Крымский Л.Д. Хирургическая анатомия проводящей системы сердца. М., Медицина, 1985.
27. Спирина Г.А. Анатомия сердца плодов человека. *Клин. анат. и экспер. хир.*, 2006, № 6, с. 41–46.
28. Тофило П.И. и Кайназаров А. Топография правой ножки пучка Гиса и её ветвей и их прикладное значение. *Вестн. хир.*, 1971, № 6, с. 51–57.
29. Углов Ф.Г., Зубцовский В.Н. и Большаков О.П. Топография рельефа внутренней поверхности стенки левого желудочка сердца в фазе диастолы. *Арх. анат.*, 1984, т. 87, вып. 9, с. 33–41.
30. Украинский В.Г. Формирование перекрёстных структур тканей сердца в возрастном аспекте. В кн.: Труды 7-й науч. конф. по возр. морфологии, физиологии и биохимии. М., Просвещение, 1967, с. 461–463.
31. Фомин А.М. Структурная организация межтрабекулярных пространств в желудочках сердца человека и лабораторных животных: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Ярославль, 1988.
32. Фомин А.М. и Габаин Л.И. Топография и параметры межтрабекулярных пространств желудочков сердца человека и некоторых лабораторных животных. *Арх. анат.*, 1987, т. 93, вып. 12, с. 23–29.
33. Anderson R.H., Razavi R. and Taylor A.M. Cardiac anatomy revisited. *J. Anat.*, 2004, v. 205, № 3, p. 159–177.
34. Anderson R.H., Webb S., Brown N.A. et al. Development of the heart: septation of the atriums and ventricles. *Heart*, 2003, v. 89, № 8, p. 949–958.
35. Ansari A., Ho S.Y. and Anderson R.A. Distribution of the Purkinje fibres in the sheep heart. *Anat. Rec.*, 1999, v. 254, p. 92–97.
36. Bartelings M.M. and Gittenberger-de Groot A.C. The outflow tract of the heart—embryologic and morphologic correlations. *Int. J. Cardiol.*, 1989, v. 22, № 3, p. 289–300.
37. Bojsen-Müller F. and Tranum-Jensen J. On nerves and nerve endings in the conducting system of the moderator band (septomarginal trabecula). *J. Anat.*, 1971, v. 108, pt 3, p. 387–395.
38. Brandt W. Structure and function of the infundibulo-ventricular crest (crista supraventricularis) of the human heart. *Acta Anat.*, 1953, v. 18, № 3, p. 202–207.
39. Burch G. The trabeculae carneae—a thought. *Am. Heart J.*, 1975, v. 89, № 2, p. 261.
40. Conte G. and Grieco M. Closure of the interventricular foramen and morphogenesis of the membranous septum and ventricular septal defects in the human heart. *Anat. Anz.*, 1984, Bd. 155, S. 39–55.
41. Crick S.J., Sheppard M.N., Ho Siew Yen et al. Anatomy of the pig heart: comparisons with normal human cardiac structure. *J. Anat.*, 1998, v. 193, p. 105–119.
42. Deniz M., Kiling M. and Hatipoglu E.S. Morphologic study of the left ventricular bands. *Surg. Radiol. Anat.*, 2004, v. 26, № 3, p. 230–234.
43. Depreux R., Mestdag H. and Houcke M. Morphologie comparee de la trabecula septo-marginalis chez les mammiferes terrestres. *Anat. Anz.*, 1976, Bd. 139, H. 1–2, S. 24–35.
44. Dom nech-Mateu J.M. Development and arterial supply of the supraventricular crest during the human embryonic and fetal periods. *Acta Anat.*, 1988, v. 132, № 2, p. 143–149.
45. France R.A. A review of fetal circulation and the segmental approach in fetal echocardiography. *JDMS*, 2006, v. 22, p. 29–39.
46. Gerlis L.M., Wright H.M., Wilson N et al. Left ventricular bands: a normal anatomical feature. *Br. Heart J.*, 1984, v. 52, p. 641–647.
47. Grant R.P., Downey F.M. and McMahon H. The architecture of the right ventricular outflow tract in the normal human heart and in the presence of ventricular septal defects. *Circulation*, 1961, v. 24, № 2, p. 223–235.
48. Harh J.Y. and Paul M.H. Experimental cardiac morphogenesis. I. Development of the ventricular septum in the chick. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 1975, v. 33, pt 1, p. 13–28.
49. Hondeghem L.M. and Stroobandt R. Purkinje fibers of sheep papillary muscle: occurrence of discontinuous fibers. *Am. J. Anat.*, 1974, v. 141, № 2, p. 251–262.
50. Icardo J.M. Heart anatomy and developmental biology. *Experientia*, 1988, v. 44, № 11–12, p. 910–919.
51. Icardo J.M. and Fernandez-Teran M.A. A morphologic study of ventricular trabeculation in the embryonic heart. *Acta Anat.*, 1987, v. 130, p. 264–274.
52. Icardo J.M., Guerrero A., Dur n A.C. et al. The development of the sturgeon heart. *Anat. Embryol.*, 2004, v. 208, p. 439–449.
53. Jensen H., Holtet L., Hoen R. Nerve–Purkinje fiber relationship in the moderator band of bovine and caprine heart. *Cell Tiss. Res.*, 1978, v. 188, № 1, p. 11–18.
54. Jongbloed M.R.M., Wijffels M.C., Schalij M.J. et al. Development of the right ventricular inflow tract and moderator band: a possible morphological and functional explanation for Mahaim tachycardia. *Circ. Res.*, 2005, v. 96, № 7, p. 776–783.

55. Jouk P.-S., Usson Y., Michalowicz G. and Grossi L. Three-dimensional cartography of the pattern of the myofibres in the second trimester fetal human heart. *Anat. Embryol.*, 2000, v. 202, p. 103–118.
56. Keith A. and Flack M.W. The form and nature of the muscular connections between the primary division of the vertebrate heart. *J. Anat. Physiol.*, 1906, v. 41, p. 172–189.
57. Kosiński A., Nowiński J., Kozłowski D. et al. The crista supraventricularis in the human heart and its role in the morphogenesis of the septomarginal trabecula. *Ann. Anat.–Anat. Anz.*, 2007, v. 189, № 5, p. 447–456.
58. Kurosawa H. and Becker A.E. Modification of the precise relationship of the atrioventricular conduction bundle to the margins of the ventricular septal defects by the trabecula septomarginalis. *J. Thorac. Cardiovasc. Surg.*, 1984, v. 87, № 4, p. 605–615.
59. Lamers W.H., Virágh S., Wessels A. et al. Formation of the tricuspid valve in the human heart. *Circulation*, 1995, v. 91, p. 111–121.
60. Luetmer P.H., Edwards W.D., Seward J.B. and Tajik A.J. Incidence and distribution of left ventricular false tendons: an autopsy study of 483 normal human hearts. *J. Am. Coll. Cardiol.*, 1986, v. 8, p. 179–183.
61. Mahendrakar M. Cardiac anatomy–viewed through the eyes of clinicians. *J. Anat. Soc. India*, 2004, v. 53, № 2, p. 44–48.
62. McBride R.E., Moore G.W. and Hutchins G.M. Development of the outflow tract and closure of the interventricular septum in the normal human heart. *Am. J. Anat.*, 1981, v. 160, p. 309–331.
63. Mill M.R. and Wilcox B.R., Anderson R.H. Surgical anatomy of the heart. In: *Cardiac surgery in the adult*. New York, McGraw-Hill, 2003.
64. Milo S., Ho Siew Yen, Wilkinson J.L. and Anderson R.H. Surgical anatomy and atrioventricular conduction tissues of hearts with isolated ventricular septal defects. *J. Thorac. Cardiovasc. Surg.*, 1980, v. 79, № 2, p. 244–255.
65. Reig J., Alberti N. and Petit M. Arterial vascularization of the human moderator band: an analysis of this structure's role as a collateral circulation route. *Clin. Anat.*, 2000, v. 13, № 4, p. 244–250.
66. Restivo A., Smith A., Wilkinson J.L. and Anderson R.H. The medial papillary muscle complex and its related septomarginal trabeculation. A normal anatomical study on human hearts. *J. Anat.*, 1989, v. 163, p. 231–242.
67. Sedmera D., Pexieder T., Rychterova V. et al. Remodeling of chick embryonic ventricular myoarchitecture under experimentally changed loading conditions. *Anat. Rec.*, 1999, v. 254, p. 238–252.
68. Sedmera D., Pexieder T., Vuillemin M. et al. Developmental patterning of the myocardium. *Anat. Rec.*, 2000, v. 258, p. 319–337.
69. Shiratsu F., Suzuki T. and Ohno M. Anomalous muscle bundle of the right ventricle. *J. Cardiovasc. Surg.*, 1975, v. 16, № 2, p. 198–204.
70. Soto B., Becker A.E., Moulart A.J. et al. Classification of ventricular septal defects. *Br. Heart J.*, 1980, v. 43, № 3, p. 332–343.
71. Szostakiewicz-Sawicka H. Zastawka przedsionkowa–komorowa prawa u naczelnynch. *Acta Biol. Med. Soc. Sci. Gedan.*, 1967, v. 11, s. 545–636.
72. Taber L.A. and Zahalak G.I. Theoretical model for myocardial trabeculation. *Dev. Dyn.*, 2001, v. 220, № 3, p. 226–237.
73. Truex R.C. and Copenhaver W.M. Histology of the moderator band in man and other mammals with special reference to the conduction system. *Am. J. Anat.*, 1947, v. 80, № 2, p. 173–201.
74. Truex R.C. and Warshaw L.J. The incidence and size of the moderator band in man and in mammals. *Anat. Rec.*, 1942, v. 82, № 3, p. 361–372.
75. Van Mierop L.H.S., Alley R.D., Kausel H.W. and Stranahan A. Pathogenesis of transposition complexes. I. Embryology of the ventricles and great arteries. *Am. J. Cardiol.*, 1963, v. 12, № 2, p. 216–225.
76. Walmsley R. and Monkhouse W.S. The heart of the newborn child: an anatomical study based upon transverse serial sections. *J. Anat.*, 1988, v. 159, p. 93–111.
77. Webb S., Brown N.A. and Anderson R.H. Formation of the atrioventricular septal structures in the normal mouse. *Circ. Res.*, 1998, v. 82, № 6, p. 645–656.
78. Wenink A.C.G. The medial papillary complex. *Br. Heart J.*, 1977, v. 39, № 9, p. 1012–1018.
79. Wenink A.C.G. and Gittenberger-de Groot A.C. Left and right ventricular trabecular patterns. Consequence of ventricular septation and valve development. *Br. Heart J.*, 1982, v. 48, № 5, p. 462–468.
80. Wenink A.C.G. and Gittenberger-de Groot A.C. The role of atrioventricular endocardial cushions in the septation of the heart. *Int. J. Cardiol.*, 1985, v. 8, № 1, p. 25–44.
81. Wenink A.C.G., Knaapen M.W.M., Vrolijk B.C.M. and Van Groningen J.P. Development of myocardial fiber organization in the rat heart. *Anat. Embryol.*, 1996, v. 193, p. 559–567.
82. Winer N., Lefevre M., Nomballais M.F. et al. Persisting spongy myocardium. *Fetal Diagn. Ther.*, 1998, v. 13, p. 227–232.

TRABECULAE AND INTERTRABECULAR SPACES OF THE HEART INTERVENTRICULAR SEPTUM: ANATOMICAL STRUCTURE AND DEVELOPMENT

A.A. Yakimov

The review presents traditional and new concepts on the development of the trabeculae carneae and intertrabecular spaces (ITS) in the heart ventricles. Myocardial trabeculation precedes the ventricular septation and at the same time underlies the formation of the interventricular septum. Trabeculae carneae seem to generate the contractile force of the embryonic myocardium. The differences between right and left ventricular trabecular patterns are conditioned by the changes of intracardiac blood flow during the prenatal period. Anatomical characteristics of the right inlet and outlet relief are reviewed. Special emphasis is given to the correlations of the terms «septomarginal trabeculation» and «moderator band». It is noticed that ITS anatomy is still insufficiently studied. The necessity to develop the anatomical criteria of normal intracardiac structures is accentuated.

Key words: heart, interventricular septum, trabeculae carneae, septomarginal trabecula, intertrabecular spaces.

Department of Human Anatomy, Urals State Medical Academy, Yekaterinburg.