

УДК 591.471.36/37:576.31

## **ИСТОЧНИКИ ТРОФИКИ И СТРУКТУРНОГО ВОСПОЛНЕНИЯ ХРЯЩЕВОГО ПОКРОВА В СИНОВИАЛЬНЫХ СУСТАВАХ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НИЗШИХ И ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ**

**П. М. Мажуга**

*Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина*

Получено 17 марта 1997

**Источники трофики и структурного восполнения хрящевого покрова в синовиальных суставах у представителей низших и высших позвоночных. Мажуга П. М.** — Рассматриваются пути структурно-функциональной дифференциации хондроцитов и особенности цитоархитектоники суставного хряща. Питание клеток суставного хряща осуществляется от сосудов подхрящевой кости. Со стороны суставной поверхности происходит деградация и элиминация хондроцитов и межклеточного вещества. Физиологическое самовосстановление суставного хряща происходит механизмами интерстициального роста благодаря пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне.

Ключевые слова: суставной хрящ, хондроцит, эпифиз, синовиальная жидкость, интрамуральные кровеносные сосуды.

**The Nutrition and Structural Renewal Sources of the Synovial Joint Cartilage Cover in Representatives of Terrestrial Vertebrates. Mazhuga P. M.** — The ways of structural-functional chondrocyte differentiation and the peculiarities of the articular cartilage cytoarchitectonics are considered. The trophics of the articular cartilage cells is accomplished from the bone underlying it. Towards the articular surface a chondrocyte degradation and elimination take place. The physiological joint cartilage self-repair is achieved by the interstitial growth mechanism due to chondrocyte proliferation into the middle zone.

Key words: articular cartilage, chondrocyte, epiphysis, synovial fluid, intramural blood vessels.

### **Введение**

Объектами исследования были взяты представители низших (бесхвостые амфибии) и высших (млекопитающие) наземных позвоночных с той целью, чтобы сопоставить состояние хрящевого покрова в синовиальных суставах различной морфологической зрелости. Подобные сравнения могут помочь глубже понять механизмы структурного формирования суставного хряща и выяснить остающиеся до сих пор спорными вопросы об источниках его самовосполнения и трофики.

### **Материал и методы**

Последовательность формирования суставного хряща и участие в этом процессе хондроцитов изучали на хрящевой и костной стадиях развития скелета конечностей (грудных и тазовых). Исследован материал от озерной и травяной лягушек, белой крысы, морской свинки, домашнего быка. Особенности метаболизма и специфического биосинтеза в хондрокитах изучали также в опытах на белых крысах и морских свинках, которым вводились интраперитонеально в индикаторной дозе радиоактивные предшественники биосинтеза ДНК (<sup>3</sup>H-тимидин), коллагена (<sup>3</sup>H-глицин), сульфатированных глюкозаминогликанов (<sup>35</sup>SO<sub>4</sub>-сульфат), гликогена (<sup>14</sup>C-глюкоза). Обработку материала, изготовление гистологических срезов и гистоавтографов проводили общепринятыми методами. Смонтированные на предметных стеклах срезы костно-хрящевых участков суставных концов костей окрашивали гематоксилин-эозином, пикрофуксином, гематоксилин-тионин-эозином (Мажуга, Вечерская, 1974). На ультратонких срезах суставного хряща с помощью электронного микроскопа исследовали состояние ядра, гранулярного и агранулярного эндоплазматического ретикулума, комплекса Гольджи, митохондрий, содержание продуктов внутриклеточного углеводного, белкового, липидного биосинтезов в хондрокитах. Идентификацию состава содержимого клеток и межклеточного хрящевого матрикса проводили с помощью соответствующих гистохимических реакций и по включению в определенные субстраты радиоактивных маркеров. Кровеносную систему в компонентах сустава исследовали методом просветления после инъекции сосудов черной тушью (Мажуга, 1966).

## Результаты и их обсуждение

У взрослых особей бесхвостых земноводных в некоторых суставах конечностей (например, в коленном) сочленяющиеся концы длинных трубчатых костей (эпифизы) в течение всей жизни особи сохраняют хрящевое состояние. В то же время в других скелетных звеньях (например, в лопатко-плечевом суставе) хрящевые эпифизы в основной своей массе замещаются костью. Только узкий суставной край остается хрящевым, по аналогии его можно сравнить с суставным хрящом млекопитающих. В первом случае можно говорить лишь о суставных поверхностях на сопряженных хрящевых эпифизах. Во втором случае имеем дело с сохранившейся со стороны сустава и перешедшей в дефинитивное состояние периферической частью хрящевого эпифиза, принявшей форму и функцию самостоятельного компонента — суставного хряща. И хотя хрящевой суставной край продолжает оставаться частью исходного целого, все же возникает вопрос: изменились ли источники его трофики? Другими словами: существуют ли различия в питании целого хрящевого эпифиза и той его периферической части, которая остается хрящевой после завершения синостоза?

У млекопитающих, как известно, внутренний скелет в раннем онтогенезе также проходит хрящевую стадию развития. В этот период сочленения образуются, как и у земноводных, путем прямого контакта суставных концов хрящевых закладок скелета. Дифференцировка суставного хряща происходит значительно позже в процессе замещения провизорных закладок скелета костью. При этом как в закладках коротких костей, так и в эпифизах длинных костей процесс замещения костью не распространяется на самую периферическую часть суставного конца; она сохраняется в течение всей жизни индивида в виде хрящевого покрытия — суставного хряща. Постепенно он приобретает свою особую внутреннюю цитоархитектуру. При весьма ограниченной общей массе (толщина суставного хряща измеряется в миллиметрах) на гистологическом срезе суставного хряща отчетливо выступает зональный полиморфизм хондроцитов, которые на различной глубине залегания отличаются между собой по объему, форме, репродуктивными свойствами, плотностью распределения в матриксе, признаками ультраструктурной организации, особенностями метаболизма и др. Общая картина цитоархитектуры позволяет выделить в суставном хряще три структурные зоны: поверхностную, обращенную к синовиальной полости сустава; среднюю или промежуточную зону и глубокую, обращенную к кости зону. Поскольку исходными для структурного самоподдержания суставного хряща являются клетки его промежуточной зоны, целесообразно начать описание с нее.

**Промежуточная зона.** По объему, занимаемому в общей толщине зрелого суставного хряща, на долю средней (промежуточной) зоны приходится примерно одна треть (четкой видимой границы

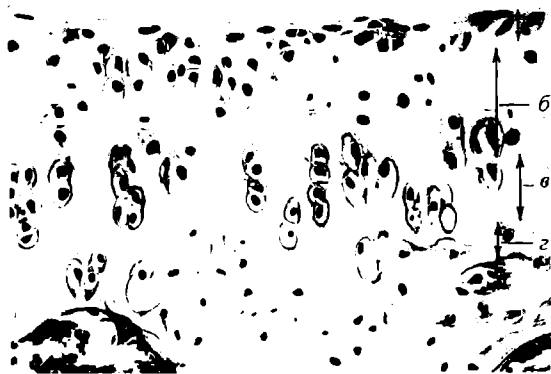


Рис. 1. Суставной хрящ дистального эпифиза бедренной кости белой крысы: *a* — поверхностная зона; *b* — промежуточная зона; *c* — глубокая зона; *z* — подстилающая (подхрящевая) костная пластинка. Вертикальный срез после декальцинации. Гематоксилин-эозин. Об. 20, ок. 10

Fig. 1. Articular cartilage of the thigh bone distal epiphysis in white rat: *a* — superficial zone; *b* — intermediate zone; *c* — profound zone; *z* — underlying (under cartilage) bone plate. Vertical section after decalcination. Hematoxylin-cosine. Lens 20, eyeglar. 10

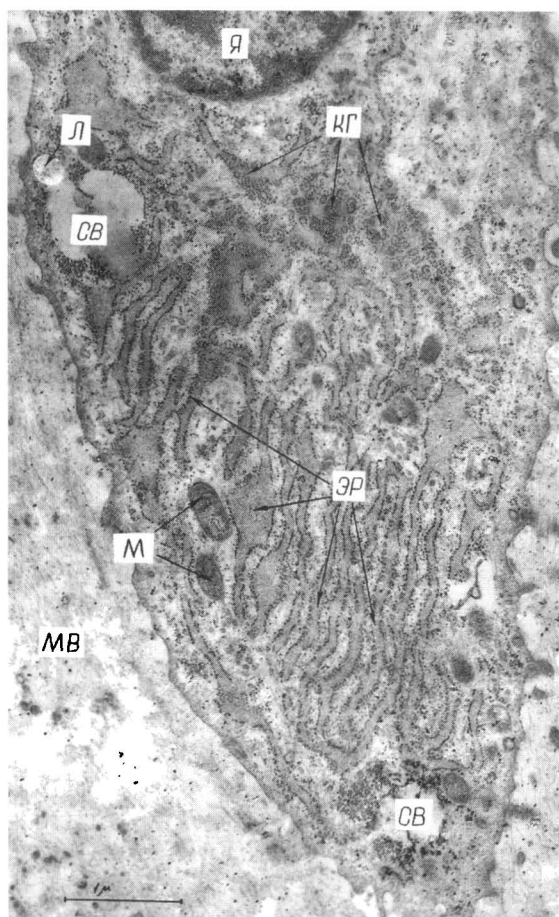


Рис. 2. Фрагмент хондроцита средней зоны суставного хряща дистального эпифиза бедренной кости морской свинки: Я — ядро; КГ — комплекс Гольджи; ЭР — эргастоплазма (видны многочисленные каналцы и цистерны гранулярного ретикулума); М — митохондрии; СВ — секреторные везикулы; Л — лизосома; МВ — межклеточное вещество (матрикс). Электронная микрофотография,  $\times 26\,000$ .

Fig. 2. A fragment of the Guinea pig thigh bone distal epiphysis articular cartilage middle zone chondrocyte: Я — nucleus; КГ — Golgi complex; ЭР — ergastoplasm (numerous granular reticulum channels and cisterns are visible); М — mitochondria; СВ — secretory vesiculae; Л — lysosome; МВ — intercellular substance. Electron microscopy photograph,  $\times 26,000$ .

правленных на удовлетворение потребностей саморепродукции клеток и пополнение компонентов матрикса. Преобладающими структурами матрикса здесь являются мощные коллагеновые волокна, дополненные макромолекулярными агрегатами протеогликанов, гликопротеидов и хондроитинсульфатов. Описываемое состояние является характерным, но не для всей популяции хондроцитов однообразным. Даже в пределах отдельных изогенных групп в зрелом хряще только единицы способны ассимилировать  $^3\text{H}$ -тимидин и, примерно, на 600—820 хондроцитов можно встретить одну фигуру митоза. Для большинства клеток характерно включение экзогенных  $^{35}\text{SO}_4$ -сульфата,  $^{14}\text{C}$ -глюкозы,  $^3\text{H}$ -глицина,

между зонами нет). Хондроциты здесь размещены небольшими изогенными группами, размеры которых по количеству содержащихся клеток заметно убывают к поверхностной зоне. Изогенные гнезда представляют собой плотно упакованные колонки хондроцитов, ориентированные строго вертикально к суставной поверхности (рис. 1). Уже само явление изогенности свидетельствует о способности клеток к саморепродукции, которая сохраняется в промежуточной зоне в течение всей жизни. Поэтому в разные возрастные периоды среди клеток изогенных групп встречаются, хотя и с неодинаковой частотой, фигуры митотического деления, а на гистоавтографах с  $^3\text{H}$ -тимидином — включения этого маркера в ядро хондроцитов, пребывающих в репродуктивном цикле. Трансмиссионной электронной микроскопией в хондроцитах промежуточной зоны выявляется система хорошо развитых цитоплазматических органоидов: гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии, а также разной величины и формы вакуоли, наполненные электроннопрозрачными субстанциями и липидами (рис. 2). Состояние ядра и цитоплазмы в клетках промежуточной зоны, равно как и ассимиляция ими радиоактивных предшественников нуклеинового, протеинового и полисахаридного обменов определенно отражают активное состояние метаболизма и биосинтеза, на-

хотя метки включений этих изотопов распределяются среди отдельных хондроцитов с неодинаковой интенсивностью в одно и то же время на разных территориях промежуточной зоны (рис. 3). Такое явление обусловлено тем, что процессы биосинтеза распределены между клетками асинхронно, и в разных субпопуляциях хондроцитов суставного хряща структурное состояние, характер и интенсивность специфического биосинтеза последовательно изменяются соответственно их дифференцировке (созреванию) и направленности одних в сторону глубокой зоны, других — поверхностной зоны. То есть, гетероморфность и функциональная неоднородность хондроцитов промежуточной зоны сопряжены с их ролью камбия для всей структуры суставного хряща. Именно клетки промежуточной зоны обеспечивают структурное самоподдержание суставного хряща и восполнение его естественной убыли. Возможности физиологической регенерации всей тканевой системы суставного покрова заложены в механизмах ее внутреннего (интерстициального) роста (Мажуга, 1994).

Поверхностная зона. Вопреки распространенному мнению, будто поверхность нормального суставного хряща не содержит погибших клеток (Модяев, 1983; Павлова и др., 1988), в действительности это не так. Из многочисленных наблюдений за состоянием суставного хряща у представителей различных позвоночных с очевидностью вытекает, что вся последовательность изменений в клетках и матриксе поверхностной зоны происходит по пути постепенного угасания, деградации и неизбежной убыли их со стороны суставной поверхности. Установлено, что матрикс суставного хряща на 50–70% состоит из коллагена, имеет большой запас прочности, полный обмен коллагена в нем может растягиваться до 120–160 лет у человека (Maroudas, 1980), однако, в условиях постоянных скольжений в суставе естественное изнашивание хряща со стороны суставной поверхности происходит в течение всей жизни индивида. Если же обратиться непосредственно к гистологическим срезам суставного хряща, то на них можно увидеть, что клетки в поверхностной зоне не имеют признаков репродукции, ближе к суставной поверхности они измельчаются, уплощаются, ядро их переходит в состояние пикноза

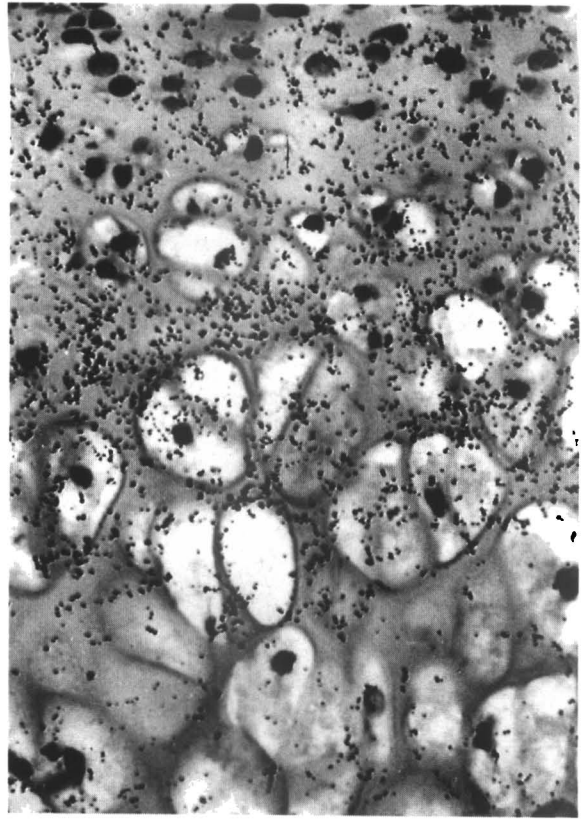


Рис. 3. Срез суставного хряща дистального эпифиза бедренной кости белой крысы. Гистоавтограф через 27 ч после введения в организм  $^3\text{H}$ -глицина. Включения радиоактивной аминокислоты регистрируется преимущественно в средней зоне, в меньшей степени — в глубокой зоне и полностью отсутствуют в самом поверхностном слое. Гематоксилин-эозин. Об. 40, ок. 10.

Fig. 3. A section of the thigh bone distal epiphysis articular cartilage of white rate. Histoautograph after 27 hr of  $^3\text{H}$ -glycine administration. A radioactive amino acid inclusion is mostly registered in the middle zone, in lower degree — in profound zone, and completely absent in the most superficial layer. Hematoxylin-eosin. Lens 40, eyeglass 10.

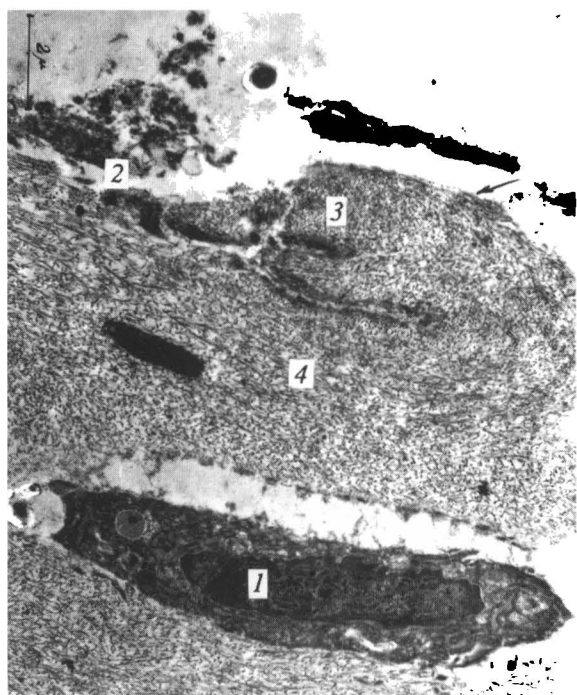


Рис. 4. Вертикальный срез поверхностной зоны суставного хряща дистального эпифиза бедра быка. Видны остатки двух хондроцитов, подвергшихся деструкции; в глубже расположенном хондроците (1) еще видны: пикнотизированное ядро, сморщенная цитоплазма, фрагментарные остатки некоторых органелл. Сморщенное тело клетки в отдельных местах потеряло связь с межклеточным матриксом. Другой хондроцит (2) у самой суставной поверхности полностью разрушился и по месту его залегания происходит десквамация матрикса (3); 4 — хрящевой матрикс. Электронная микрофотография  $\times 26\ 000$ .

Fig. 4. Vertical section through the superficial zone of the thigh bone distal epiphysis articular cartilage in a bull. The remnants of two chondrocytes after destruction are visible; in more deeply situated chondrocyte (1) still visible: picnotized nucleus, shrunken cytoplasm, fragmentary remnants of certain organelles. The shrunken cell body in some parts have lost connection with intercellular matrix. Another chondrocyte (2) at the very articular surface completely destroyed, and in the place of its position the matrix desquamation is observed (3); 4 — cartilage matrix. Electron microscopy photograph,  $\times 26,000$ .

особенно высокая, хондроциты дегенерируют и погибают. Разрушением хондроцитов и их элиминацией одновременно теряются самые поверхностные слои хрящевой матрикса (рис. 4).

**Глубокая зона.** В тот период онтогенеза, когда рост скелетного звена еще продолжается, со стороны глубокой зоны суставного хряща происходит типичный процесс энхондрального замещения, идентичный тому, который совершается в эпифизарной хрящевой пластинке (подробно описано ранее: Мажуга, 1984; Мажуга, 1992). Пролиферация клеток в промежуточной зоне в этот период направлена преимущественно на пополнение глубокой зоны, чем компенсируется убыль при разрушении гипертрофированных (набухших) хондроцитов. По

при одновременной прогрессирующей редукции цитоплазматических органоидов и самой цитоплазмы. У самого края суставной поверхности видны лишь сморщенные остатки бывших хондроцитов (рис. 4). Регрессивные изменения происходят также в матриксе из-за последовательно прогрессирующего угасания биосинтеза в хондроцитах его компонентов. До сих пор было принято считать (Stockwell, 1983; Modis et al., 1986), что специализация хондроцитов на биосинтезе коллагена I-го типа характеризует их незрелость и возможность дальнейшей хондрогенной дифференцировки. Это, однако, нельзя распространить на хондроциты поверхностной зоны суставного хряща. Способность их к синтезу вроде бы не свойственных зрелому хрящу субстанций, связана, надо полагать, с прямым влиянием на метаболизм в хондроцитах синовиальной среды сустава. В поверхностные слои суставного хряща из синовиальной жидкости силами компрессии что-то нагнетается (Дедух и др., 1992). Этим "что-то" практически может быть только гиалуроновая кислота, и ее присутствие в поверхностной зоне хряща постоянно поддерживает особый метаболический фон, исключая возможность прогрессивной дифференцировки хондроцитов. Они пребывают здесь как бы в незрелом состоянии и ближе к суставной поверхности, где в матриксе хряща концентрация гиалуроната

мере резорбции самых нижних слоев хондроцитов фронт замещения надвигается на очередные их эшелоны, достигающие к этому времени гипертрофированного состояния. Территория разрушенных клеток используется в процессе энхондрального замещения для адекватного прироста костного эпифиза. То есть, глубокая зона суставного хряща на этом этапе онтогенеза участвует в общем механизме аппозиционного роста кости.

С завершением роста костного звена энхондральное замещение полностью блокируется: в ростковых хрящах путем синостоза метафиза с эпифизом, в суставном хряще — путем формирования под ним сплошной костной пластинки, жестко спаивающейся с кальцифицированным слоем глубокой зоны суставного хряща (рис. 5). К этому времени показатель пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне резко сокращается; продуцирование компонентов матрикса хондроцитами и их репродукция ограничены потребностями структурного самоподдержания суставного хряща. Но гипертрофированные хондроциты глубокой зоны (рис. 6), включая и ее кальцифицированный слой, сохраняют жизнеспособность и продолжают выполнять роль путей транспорта питания от кровеносных капилляров подлежащей костной пластинки к клеткам промежуточной зоны.

Источники трофики суставного хряща следует рассмотреть подробнее. Разногласия по этому непростому вопросу порождены и поддерживаются в основном двумя обстоятельствами: во-первых, отсутствием в суставном хряще собственных кровеносных сосудов; во-вторых, уникальной топографией хрящевого покрова в суставах, при которой его основание органически спаяно с подлежащей костью, а свободная поверхность омывается синовиальной жидкостью. Именно непре-

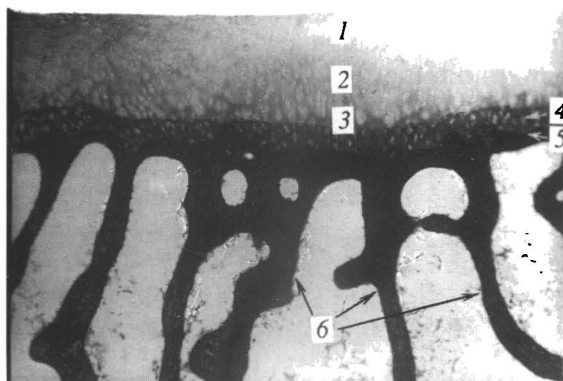


Рис. 5. Вертикальный срез суставного хряща мышелка большеберцовой кости быка: 1 — поверхностная зона; 2 — промежуточная зона; 3 — глубокая зона; 4 — кальцинированный слой глубокой зоны хряща; 5 — подхрящевая костная пластинка; 6 — костные трабекулы эпифиза. Гематоксилин-эозин. Об. 20, ок. 7.

Fig. 5. Vertical section through the articular cartilage of the bull tibia condylus: 1 — superficial zone; 2 — intermediate zone; 3 — profound zone; 4 — profound cartilage zone calcinated layer; 5 — subcartilage bone plate; 6 — epiphysis bone trabecules. Hematixylin-cosin. Lens 20, eyeglass 7.

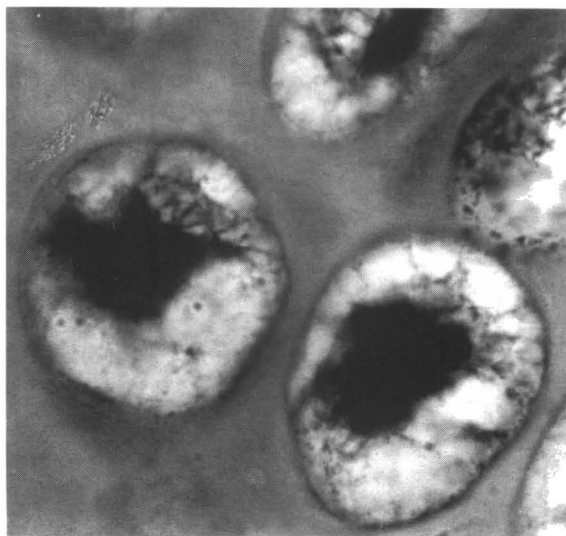


Рис. 6. Хондроциты глубокой зоны суставного хряща в состоянии гипертрофии (набухания). Видны: уплотненное ядро и массивная гидратированная цитоплазма. Гематоксилин-эозин. Об. 60, ок. 12.

Fig. 6. The articular cartilage chondrocytes at the sate of hypertrophy (swelling): condensed nucleus and massive hydrated cytoplasm are visible. Hematoxylin-eosin. Lens 60, eyeglass 12.



ложный факт прямого контакта суставного хряща с синовией используется многими в качестве аргумента в пользу того, что синовиальная жидкость служит источником его питания (Гитис, 1949; Косицин, 1949; Шакалов, 1949; Хэм, Кормак, 1983; Павлова и др., 1988; Дедух и др., 1992 и др.). Если же рассматривать ситуацию более объективно, то сразу возникает вопрос: может ли вообще питаться тканевая система со стороны поверхности, постоянно подвергающейся деградации и износу? Тем более, что на роль источника трофики предлагается среда — синовиальная жидкость, которая по своему составу и свойствам никак не может быть питательным субстратом. Синовиальная жидкость, как известно, кроме диартрозов содержится также в синовиальных сухожильных влагалищах. Здесь, как и в синовиальных суставах, она является эффективной биологической смазкой, и никто не считал возможным приписывать ей роль источника питания сухожилия. И это понятно, так как и само сухожилие и его оболочка (перитендинеум) все же снабжены, хотя и бедно, собственными кровеносными сосудами. В суставном хряще сосудов нет, как нет сосудов и в гиалиновом хряще других локализаций, тем не менее питание последних однозначно связывают с кровеносными сосудами прилежащих тканей. Таким источником для суставного хряща является хорошо васкуляризированная подлежащая костная пластинка, с которой суставной хрящ структурно объединен в единое целое (рис. 5). Правда, этому единому целому не всегда дается правильная оценка. Дело в том, что, как уже упоминалось выше, гиалиновый матрикс в самых нижних слоях глубокой зоны суставного хряща наполнен кристаллами фосфорно-кальциевых солей, а хондроциты в процессе созревания переходят здесь в состояние набухания (гипертрофии). И первое, и второе, по ошибочной оценке некоторых исследователей (Хэм, Кормак, 1983), непременно должны приводить к гибели хондроцитов и переходу кальцинированного слоя хряща в неживое состояние. Таким образом на границе суставного хряща с подлежащей костью вроде бы создается препятствие, исключающее возможность диффузии кислоро-



Рис. 7. Митотическое деление гипертрофированного хондроцита (анафаза). Гематоксилин-эозин. Об. 60, ок. 10.

Fig. 7. Mitotic division of a hypertrophied chondrocyte (anaphase). Hematoxylin-eosin. Lens 60, eyeglass 10.

да и питательных веществ в хрящ из сосудов подлежащей кости. В действительности такого препятствия здесь нет, так как в течение всей жизни индивида суставной хрящ, в том числе и клетки в его кальцинированном слое, сохраняют жизнеспособность благодаря монолитному слиянию с хорошо васкуляризированной костью. Жизнеспособность хондроцитов в глубокой зоне суставного хряща подтверждается, в частности, возможностью их репродукции; здесь среди гипертрофированных хондроцитов встречаются клетки с фигурами митотического деления (рис. 7)

В процессе дифференцировки набухание зрелых хондроцитов сопряжено с накоплением в их цитоплазме макромолекулярных агрегатов глюкозаминогликанов и гликопротеидов, которые отличаются высоким средством к по-

лярным молекулам воды и ковалентно связывают их в весьма большом количестве. Поэтому цитоплазма в таких клетках находится в состоянии геля, удерживающего более 85% воды. Такая живая гидрофильная "начинка" в клетках ставит их в положение посредников эффективного пути диффузии в хрящ питательных веществ и кислорода.

Поверхностная зона суставного хряща исключает такую возможность в основном по двум причинам. Во-первых, хондроциты здесь, как уже упоминалось выше, последовательно (от средней зоны к суставной поверхности) из-за недостаточной трофики вследствие удаления от подлежащей кости, деградируют и подвергаются в конечном счете полной деструкции (рис. 4). Во-вторых, из всех компонентов, входящих в состав синовиальной жидкости, в матрикс хряща физически способна проникать только гиалуроновая кислота, которая в принципе не может быть субстратом для питания клеток. К тому же таким путем не может поступать к хондроцитам кислород. И все же, обладая свойствами гидрофильности, гиалуроновая кислота способствует поддержанию в поверхностной зоне хряща необходимого тургора, создавая при этом высокий уровень внутритканевого ацидоза. Таким образом, в сочленяющихся звеньях скелета со стороны полости сустава синовиальной средой постоянно поддерживаются особые условия, полностью блокирующие распространение энхондрального замещения на суставной хрящ. То есть, для сочленяющихся скелетных звеньев синовиальная жидкость в суставах является не только биологической смазкой трущихся поверхностей, но и необходимым условием дифференцировки на определенном этапе онтоге-

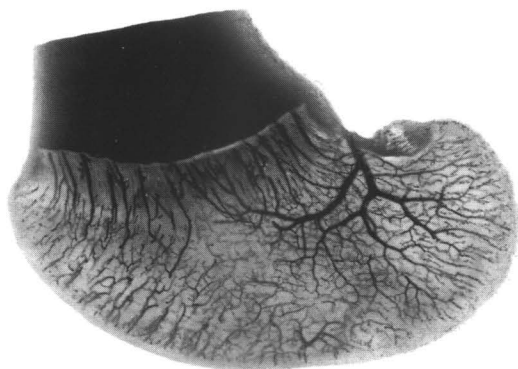


Рис. 8. Внутриорганный кровеносный система хрящевого эпифиза бедренной кости теленка (плод 6 месяцев). Капиллярные сети в виде ажурных муфт размещены внутри хрящевых каналов, пронизывающих всю толщину хрящевого эпифиза и ветвящихся по древовидно-концевому принципу. Нисходящие ветви сосудистых каналов распространяются почти до краевой зоны суставной поверхности. Просветленный распил хрящевого эпифиза после инъекции кровеносных сосудов черной тушью.

Fig. 8. Intraorganic blood circulatory system of the calf cartilaginous femoral epiphysis (6 months foetus). Capillary network are situated inside cartilage channels as tracery sockets going through the entire thickness of the cartilaginous epiphysis and branching under tree-like ending principle. Descending branches of the vessel channels are distributed almost up to the marginal zone of the articular surface. Cartilaginous epiphysis clarified saw after blood vessel injection with Indian ink.

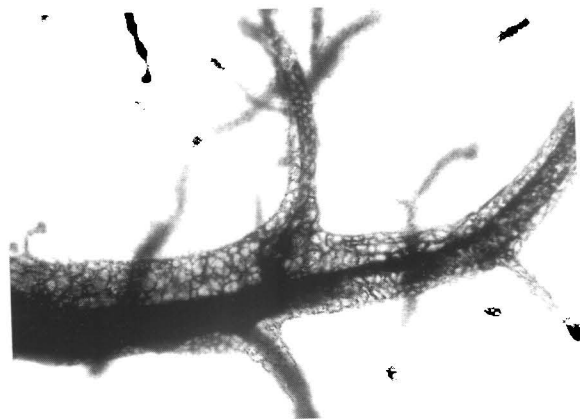


Рис. 9. Участок интраорганный системы кровеносных сосудов в хрящевом канале эпифиза трубчатой кости. Ажурные капиллярные сети этой системы размещены на внутренней поверхности хрящевого канала, формируя своеобразную сетчатую муфту, внутри которой находятся артерия и вена. Просветленный распил эпифиза после наполнения сосудов черной тушью. x 40.

Fig. 9. A part of intraorganic blood vessel system in a tubular bone epiphysis cartilaginous channel. Tracery capillary networks of this system are situated over internal surface of the cartilaginous channel forming a peculiar network socket containing artery and vein. Cartilaginous epiphysis clarified saw after blood vessel injection with Indian ink. x 40.



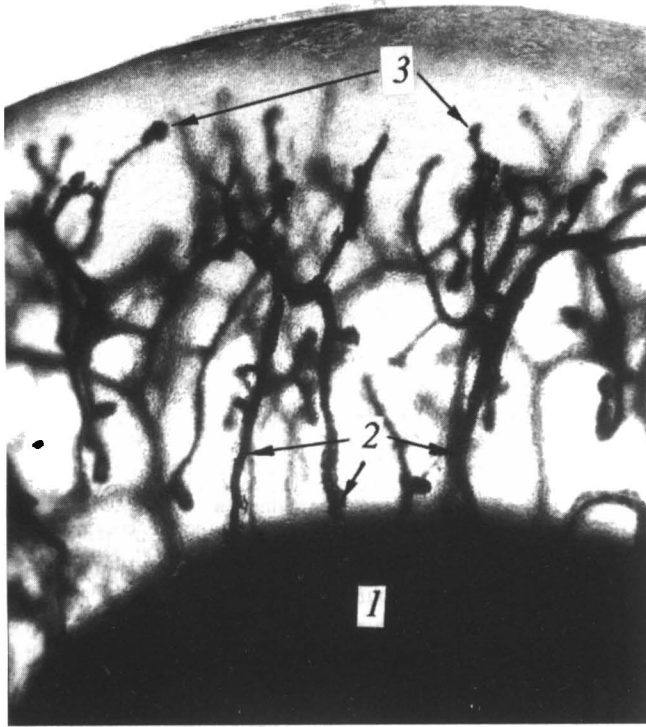


Рис. 10. Кровеносные сосуды в хрящевой части эпифиза, замещающегося костью. Видна прямая связь этих сосудов с очагом окостенения; в сторону суставной поверхности (будущего суставного хряща) формируются капиллярные терминальные клубочки: 1 — очаг замещения хряща костью; 2 — сосуды, связанные с очагом окостенения; 3 — терминальные капиллярные клубочки к суставной поверхности. Просветленный распил недекальцинированного эпифиза после предварительного наполнения кровеносных сосудов черной тушью. х 20.

Fig. 10. Blood vessels in cartilaginous part of the epiphysis replacing with bone. A direct connection of these vessels with ossification centre is visualised; capillar terminal clubs are formed toward articular surface (future articular cartilage): 1 — centre of cartilage replacement with bone; 2 — vessels connected with the ossification centre; 3 — terminal capillar clubs toward articular surface. Clarified saw of an undecalcinated epiphysis after preliminary vessel injection with Indian ink. x 20.

хрящевую массу вплоть до суставной поверхности. Система сосудов, как это видно на просветленном препарате, размещена внутри хрящевых каналов, ветвящихся по древовидно-концевому принципу. Каждый хрящевой канал несет в себе ажурную сеть кровеносных капилляров в виде своеобразной муфты, внешне напоминающей вязаный чулок (рис. 9). В концевых ответвлениях каналов вблизи суставной поверхности ажурная сосудистая муфта заканчивается терминальным капиллярным колпачком (рис. 10). После полного замещения хрящевого эпифиза (закладки короткой кости) костью система концевых капиллярных терминалей почти в неизменном виде сохраняется непосредственно под глубоким слоем суставного хряща (рис. 11, 12). То есть, как в хрящевом состоянии,

неза суставного хряща и его последующего сохранения. Из этого, однако, следует, что если по каким-то причинам такое условие нарушается, неизбежно должны наступить изменения в состоянии хрящевого покрова сустава. И действительно, как было доказано на специальных опытах на собаках (Дружинин, 1889), при вычлениении кости в суставе с удалением капсулы сустава с синовиальной оболочкой (т. е. источника продуцирования синови), в первые же дни после операции в глубоком слое суставного хряща активизируется энхондральная резорбция, и вскоре суставной хрящ полностью замещается костью.

Если обратиться к сравнениям, то можно увидеть, что у низших позвоночных (бесхвостые амфибии) в течение всей жизни, а у высших (млекопитающие) в раннем онтогенезе эпифизы длинных костей и короткие кости находятся в хрящевом состоянии; здесь нет еще структуры, которую принято называть суставным хрящом. У млекопитающих в каждом таком эпифизе и в хрящевых закладках коротких костей еще до начала замещения костью содержится своя внутриорганный система кровеносных сосудов (рис. 8), которая питает всю

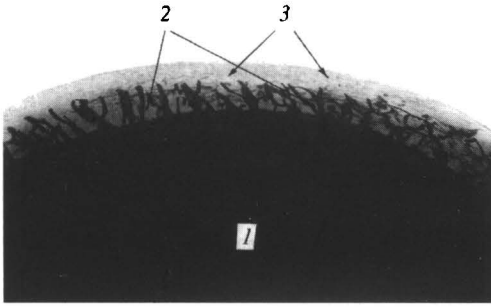


Рис. 11. Кровеносные сосуды в периферической хрящевой части окостеневающего эпифиза в период дифференцировки суставного хряща: 1 — очаг окостенения эпифиза; 2 — сосуды в хрящевой части эпифиза, связанные с очагом окостенения и направленные своими терминалами в сторону дифференцирующегося суставного хряща; 3 — суставной хрящ. Просветленный недекальцинированный распил эпифиза трубчатой кости после предварительного наполнения кровеносных сосудов черной тушью. х 20.

Fig. 11. Blood vessels in peripheral cartilaginous part of the epiphysis during ossification and articular cartilage differentiation: 1 — epiphysis ossification centre; 2 — vessels of the cartilaginous epiphysis part connected with ossification centre and directed with their terminals toward articular cartilage under differentiation; 3 — articular cartilage. Clarified saw of an undecalcinated epiphysis after preliminary vessel injection with Indian ink. x 20.

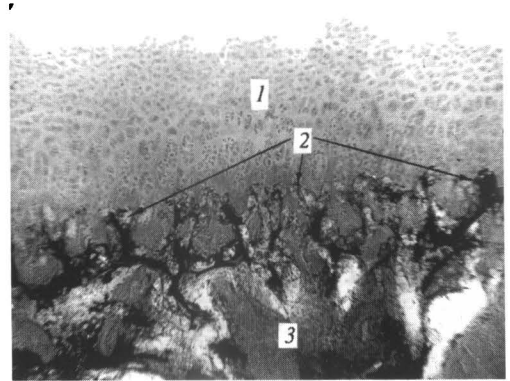


Рис. 12. Сагиттальный срез суставного хряща дистального эпифиза бедра. Видны терминальные капиллярные корзинки, достигающие глубокой зоны суставного хряща со стороны костного эпифиза: 1 — суставной хрящ; 2 — капиллярные кровеносные терминалы; 3 — подстилающая губчатая кость. Сосуды наполнены черной тушью. Гематоксилин-эозин. Об. 10, ок. 7.

Fig. 12. Sagittal section of the distal femoral epiphysis articular cartilage. Terminal capillar baskets reaching profound zone of the articular cartilage from the bone epiphysis side are visible: 1 — articular cartilage; 2 — blood capillar terminals; 3 — underlying spongy bone. Vessels injected with Indian ink. Hematoxylin-cosin. Lens 10, eyeglass 7.

так и после замещения костью все части эпифиза (короткой кости), включая и суставной хрящ, питаются посредством единой внутриорганной системы кровеносных сосудов. Ее терминальные участки в течение всей жизни индивида сохраняют связь с той частью провизорной структуры скелетного звена, которая не заместилась костью, и перешла в дефинитивное состояние в виде суставного хряща. Можно еще раз повторить ту непреложную истину, что хрящевой покров в синовиальных суставах является органической частью сочленяющегося скелетного звена и имеет общий источник питания со своей костной основой. Со стороны трущейся поверхности суставной хрящ постоянно несет потери клеток и межклеточного вещества. Физиологическое самовосстановление структуры суставного хряща осуществляется механизмами интерстициального роста благодаря поддерживающейся пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне.

Гитис М. К. Артериальные системы коленного сустава человека в связи с патогенезом хирургических заболеваний сустава // Хирургия. — 1949 — № 2. — С. 27-33.

Дедух Н. В., Зупанец И. А., Черных В. Ф., Дроговоз С. Ч. Остеоартрозы; пути фармакологической коррекции. — Харьков: Изд-во "Основа" при Харьк. гос. ун-те, 1992. — 138 с.

Дружинин М. И. Об изменениях суставного хряща при вычленении: Дис. ... докт. мед. наук. — С.-Пб., 1889. — 112 с.

Косицин И. И. О кровоснабжении коленного сустава // Хирургия. — 1949. — № 2. — С. 21-26.

Мажуга П. М. Функциональная морфология кровеносных сосудов конечностей человека и животных. — Киев: Наук. думка, 1966. — 258 с.

Мажуга П. М. Костная субституция внутреннего скелета в прогрессивной эволюции наземных позвоночных // Вестн. зоологии. — 1992. — № 2. — С. 49-56.

Мажуга П. М. Особенности дифференцировки клеток в хондрогенезе и остеогенезе // Цитология и генетика — 1994. — 28, № 1. — С. 9-15.

- Мажуга П. М., Вечерская Т. П. Способ комбинированного окрашивания клеточных и тканевых структур на гистологических срезах костно-хрящевой ткани // Цитология и генетика. — 1974. — 8, № 2. — С. 160–161.
- Модяев В. П. Морфология суставного хряща в норме и после местного воздействия ионизирующей радиации: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. — М., 1983. — 36 с.
- Павлова В. Н., Копьева Т. Н., Слуцкий Л. Н., Павлов Г. Г. Хрящ. — М.: Медицина, 1988. — 317 с.
- Хэм А. Б., Кормак Д. Гистология. — М.: Мир, 1983. — Т. 3. — 291 с.
- Шакалов К. И. Болезни конечностей лошади. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1949. — 84 с.
- Maroudas A. Metabolism of cartilaginous tissues; a quantitative approach // Stud. Joint Disease. — Cambridge, 1980. — P. 59–86.
- Mazhuga P. M. Mechanisms of cartilage precursor replacement by bone in the mammalian skeleton // Acta Biol. Hung. — 1984. — 35, N 2/4. — P. 219–225.
- Modis L., Adany R., Szekanecz Z., Raystijk G., Nagy I. Differentiation of the extracellular matrix in cartilage: 21- Symposium of the Polish Histochemical and Cytochemical Society. — Krakov, 1986. — P. 46.
- Stockwell R. A. Metabolism of cartilage // Cartilage / Ed. B. K. Hall. — New York: Acad. press, 1983. — Vol. I. — P. 253–280.

3

## **КРАСНАЯ КНИГА УКРАИНЫ**

**Рідкісні та зникаючі види рослинодних перетинчатокрылих — пильщиків та рогахвостів (Hymenoptera, Symphyta) Української частини дельти Дунаю [Rare and Disappearing Species of Phytophagous Hymenopterans Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) of Danube Delta Reserve].** — Внаслідок трирічних досліджень (1995–1997 рр.) на території Донецького біосферного заповідника (Одеська обл.) виявлено 52 види пильщиків з 6 родин. Серед них є ряд корисних видів (запилювачі дикорослих та культурних рослин, знищувачі бур'янів, види-біоіндикатори стану екосистем), а також — шкідників різних культурних рослин.

В складі фауни пильщиків ДБЗ не виявлено видів, включених до 2-го видання "Червоної книги України" (1994). Проте знайдено ряд рідкісних та зникаючих видів пильщиків. В зв'язку з початком організаційної роботи щодо підготовки нового, третього видання "Червоної книги України" першочерговим завданням має бути посилення досліджень щодо пошуку та виявлення в різних регіонах України рідкісних та зникаючих видів комах — нових кандидатів для включення в природоохоронні списки.

Проведені мною на території ДБЗ дослідження дозволили виявити та рекомендувати для включення до списків видів комах — кандидатів до нового видання "Червоної книги України" такі 10 видів пильщиків з 4 родин: Scephidae — *Janus luteipes* Lep.; Megalodontidae — *Megalodontes nigritegulis* Konow; Argidae — *Aprosthemata austriaca* Konow, *A. melanura* Klug, *Sterictiphora furcata* Villers; Tenthredinidae — *Allantus togatus* Panz., *Ametastegia albipes* Thoms., *Elinora sabariensis* Mocs., *Macrophya postica* Br., *Nematus stichi* Enslin.

Підкреслюю, що виявлення видів комах — кандидатів для включення в нове видання "Червоної книги України" сприятиме загальній справі збереження біорізноманіття України. — В. М. Єрмоленко (Інститут зоології НАН України, Київ).