

# Оглавление

Предисловие к изданию на русском языке .....	8	Специализированные структуры апикальной клеточной поверхности .....	103
Предисловие .....	10	Типы эпителиев .....	108
Благодарности .....	12	Транспорт веществ через эпителии .....	118
Список сокращений .....	13	Обновление эпителиальных клеток .....	119
<b>Глава 1. Гистология и используемые в ней методы исследования ....</b>	<b>14</b>	Краткий обзор основных данных .....	121
Подготовка тканей к исследованию .....	14	Самоконтроль знаний .....	122
Световая микроскопия .....	18	<b>Глава 5. Соединительная ткань .....</b>	<b>124</b>
Электронная микроскопия .....	21	Клетки соединительной ткани .....	125
Авторадиография .....	24	Волокна .....	132
Культура клеток и тканей .....	25	Основное вещество .....	141
Гистохимия ферментов .....	25	Виды соединительной ткани .....	145
Визуализация специфических молекул .....	26	Краткий обзор основных данных .....	149
Интерпретация структур на срезах тканей .....	30	Самоконтроль знаний .....	151
Краткий обзор основных данных .....	31	<b>Глава 6. Жировая ткань .....</b>	<b>153</b>
Самоконтроль знаний .....	32	Белая жировая ткань .....	153
<b>Глава 2. Цитоплазма .....</b>	<b>34</b>	Буряя жировая ткань .....	158
Дифференцировка клеток .....	34	Краткий обзор основных данных .....	159
Плазмолемма .....	35	Самоконтроль знаний .....	160
Органеллы цитоплазмы .....	46	<b>Глава 7. Хрящ .....</b>	<b>161</b>
Цитоскелет .....	62	Гиалиновый хрящ .....	163
Включения .....	70	Эластический хрящ .....	165
Краткий обзор основных данных .....	73	Волокнистый хрящ .....	166
Самоконтроль знаний .....	74	Образование, рост и регенерация хряща .....	167
<b>Глава 3. Ядро клетки .....</b>	<b>76</b>	Краткий обзор основных данных .....	169
Компоненты ядра .....	76	Самоконтроль знаний .....	169
Клеточный цикл .....	83	<b>Глава 8. Кость .....</b>	<b>171</b>
Митоз .....	86	Костные клетки .....	173
Стволовые клетки и обновление тканей .....	89	Костный матрикс .....	178
Мейоз .....	89	Надкостница и эндост .....	178
Апоптоз .....	91	Виды кости .....	178
Краткий обзор основных данных .....	93	Остеогенез .....	183
Самоконтроль знаний .....	94	Перестройка и регенерация кости .....	189
<b>Глава 4. Эпителиальная ткань .....</b>	<b>96</b>	Метаболическое значение кости .....	190
Характерные особенности эпителиальных клеток .....	97	Соединения костей .....	190

Краткий обзор основных данных .....	194	Краткий обзор основных данных .....	313
Самоконтроль знаний .....	196	Самоконтроль знаний .....	314
<b>Глава 9. Нервная ткань и нервная система .....</b>	<b>197</b>	<b>Глава 14. Иммунная система и лимфоидные органы .....</b>	<b>315</b>
Развитие нервной ткани .....	199	Врожденный и адаптивный (приобретенный) иммунитет .....	315
Нейроны .....	199	Цитокины .....	317
Глиальные клетки и активность нейронов .....	208	Антигены и антитела .....	318
Центральная нервная система .....	213	Представление антигенов .....	320
Периферическая нервная система .....	221	Клетки приобретенного иммунитета .....	322
Пластичность и регенерация нервной ткани .....	229	Тимус .....	327
Краткий обзор основных данных .....	230	Лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми оболочками .....	331
Самоконтроль знаний .....	232	Лимфатические узлы .....	334
<b>Глава 10. Мышечная ткань .....</b>	<b>233</b>	Селезенка .....	339
Скелетная мышца .....	234	Краткий обзор основных данных .....	344
Сердечная мышца .....	248	Самоконтроль знаний .....	346
Гладкая мышца .....	253	<b>Глава 15. Пищеварительный тракт .....</b>	<b>347</b>
Регенерация мышечной ткани .....	255	Общее строение стенки пищеварительного тракта ....	347
Краткий обзор основных данных .....	255	Полость рта .....	350
Самоконтроль знаний .....	257	Пищевод .....	360
<b>Глава 11. Сердечно-сосудистая система .....</b>	<b>258</b>	Желудок .....	360
Сердце .....	258	Тонкая кишка .....	368
Ткани сосудистой стенки .....	263	Толстая кишка .....	377
Система кровеносных сосудов .....	267	Краткий обзор основных данных .....	382
Система лимфатических сосудов .....	278	Самоконтроль знаний .....	383
Краткий обзор основных данных .....	280	<b>Глава 16. Органы, связанные с пищеварительным трактом .....</b>	<b>385</b>
Самоконтроль знаний .....	281	Слюнные железы .....	386
<b>Глава 12. Кровь .....</b>	<b>283</b>	Поджелудочная железа .....	390
Состав плазмы .....	284	Печень .....	394
Клетки крови .....	285	Желчные пути и желчный пузырь .....	404
Краткий обзор основных данных .....	299	Краткий обзор основных данных .....	405
Самоконтроль знаний .....	300	Самоконтроль знаний .....	406
<b>Глава 13. Кроветворение .....</b>	<b>301</b>	<b>Глава 17. Дыхательная система .....</b>	<b>408</b>
Стволовые клетки, факторы роста и дифференцировка .....	301	Полость носа .....	408
Костный мозг .....	305	Глотка .....	412
Созревание эритроцитов .....	306	Гортань .....	412
Созревание гранулоцитов .....	308	Трахея .....	413
Созревание агранулоцитов .....	311	Бронхиальное дерево и легкое .....	414
Происхождение тромбоцитов .....	312	Кровеносные сосуды и нервы легких .....	428

Плевра .....	428	<b>Глава 21. Мужская половая система ....</b>	<b>509</b>
Дыхательные движения .....	429	Яички .....	509
Краткий обзор основных данных .....	430	Интрастестикулярные семявыносящие пути .....	520
Самоконтроль знаний .....	431	Экстратестикулярные семявыносящие пути .....	521
<b>Глава 18. Кожа .....</b>	<b>433</b>	Добавочные половые железы .....	525
Эпидермис .....	434	Половой член .....	528
Дерма .....	442	Краткий обзор основных данных .....	530
Подкожная основа .....	445	Самоконтроль знаний .....	531
Чувствительные рецепторы .....	445	<b>Глава 22. Женская половая система ....</b>	<b>533</b>
Волосы .....	446	Яичники .....	533
Ногти .....	450	Маточные трубы .....	545
Железы кожи .....	450	Основные процессы при оплодотворении .....	545
Регенерация кожи .....	454	Матка .....	548
Краткий обзор основных данных .....	455	Имплантация эмбриона, децидуальная оболочка и плацента .....	554
Самоконтроль знаний .....	456	Шейка матки .....	557
<b>Глава 19. Мочевая система .....</b>	<b>458</b>	Влагалище .....	559
Почки .....	458	Наружные половые органы .....	560
Кровообращение .....	460	Молочные железы .....	560
Функции почки: фильтрация, секреция и реабсорбция .....	462	Краткий обзор основных данных .....	564
Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал .....	474	Самоконтроль знаний .....	565
Краткий обзор основных данных .....	478	<b>Глава 23. Глаз и ухо: специализированные органы чувств .....</b>	<b>567</b>
Самоконтроль знаний .....	479	Глаза: фоторецепторная система .....	568
<b>Глава 20. Эндокринные железы .....</b>	<b>481</b>	Уши: вестибулярно-слуховая система (система органов равновесия и слуха) .....	589
Гипофиз .....	481	Краткий обзор основных данных .....	603
Надпочечники .....	492	Самоконтроль знаний .....	604
Островки поджелудочной железы .....	496	Список литературы .....	606
Диффузная нейроэндокринная система .....	499	Приложение. Методы окраски, используемые в световой микроскопии .....	607
Щитовидная железа .....	499	Предметный указатель .....	609
Околощитовидные железы .....	503		
Шишковидная железа .....	504		
Краткий обзор основных данных .....	506		
Самоконтроль знаний .....	507		

# Предисловие к изданию на русском языке

Настоящая книга представлена издательством «Мак-Гроу-Хилл Эдьюкейшен» в качестве 15-го издания известного учебника гистологии американско-бразильского автора Луиса Жункейры. Этот учебник в последние десятилетия пользовался большой популярностью у студентов медицинских вузов во всем мире и был переведен на несколько языков, включая русский. Однако детальное ознакомление с текстом убеждает, что в действительности учебник представляет собой совершенно новое издание, у которого есть свой новый конкретный автор с яркой индивидуальностью — профессор Энтони Мешер, а от прежнего учебника сохранились лишь общее название и примерный план организации материала. В сказанном легко убедиться, сравнив перевод на русский язык 11-го издания учебника, выпущенного издательством «ГЭОТАР-Медиа» в 2009 г., и представляемую книгу.

Энтони Мешер коренным образом переработал прежний текст и сделал это настолько добросовестно, что во всей книге с большим трудом можно найти повторение каких-либо фраз из прежних изданий учебника. О глубине переделки учебника автор сам подробно рассказывает в предисловии к настоящей книге.

Основной текст учебника существенно сокращен, но многие недостающие в нем детали содержатся в развернутых и порой очень подробных подписях к рисункам (схемам, микрофотографиям). Морфологический текст дополнен и насыщен (по мнению некоторых специалистов — избыточно) очень большим объемом современных молекулярно-биологических и биохимических данных, во многих случаях специально выделено медицинское значение нарушений распределения в клетках тех или иных веществ или аномальной экспрессии генов — материал, выходящий за рамки традиционного курса гистологии. Оформление издания стало еще более многоцветным и ярким, каждый смысловой фрагмент текста выделен своими цветами и шрифтами. Увеличено количество таблиц, некоторые из них приобрели необычный «гибридный» формат, содержащий как текстовой, так и иллюстративный материал.

Объем иллюстраций по сравнению с предыдущими изданиями вновь увеличен, в особенности за счет современной компьютерной графики, кото-

рая не может не поражать воображение своим высоким качеством, в частности многоцветностью, объемом. Многие из этих рисунков, однако, достаточно далеки от традиционной гистологии и посвящены различным молекулярным механизмам и взаимодействиям. В большом количестве добавлены макроскопические рисунки, показывающие топографические взаимоотношения органов, вполне уместные в учебниках анатомии, но не имеющие прямого отношения к курсу гистологии. Между тем цвета на некоторых стандартных гистологических микрофотографиях, на которых указаны известные методы окраски, могут вызвать большие вопросы у специалистов. К сожалению, не все приведенные микрофотографии гистологических препаратов, особенно вновь появившиеся, можно оценить как высококачественные и информативные, несмотря на утверждение автора в предисловии к настоящей книге, что эти иллюстрации являются «самыми полезными, основательными и привлекательными по сравнению с представленными в любых аналогичных медицинских учебниках».

Профессор Энтони Л. Мешер, как и многие англоязычные авторы, очень либерально подходит к гистологической терминологии, мало ориентируясь на принятую в 2005 г. и регулярно дополняемую Международную гистологическую терминологию, рекомендованную Международной федерацией ассоциаций анатомов (англ. International Federation of Associations of Anatomists — IFAA). При переводе книги мы, однако, стремились максимально использовать этот источник (*Terminologia Histologica*. Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов / под ред. В.В. Банина, В.Л. Быкова. Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2009), при необходимости дополняя термины синонимами и эпонимами.

В ранних изданиях учебника Жункейры и Карнейро количество иллюстраций было весьма ограниченным, рисунки удачно дополняли насыщенный текст — именно эту относительную краткость при высокой информативности многочисленных читатели считали его главным достоинством по сравнению с другими, значительно более объемными учебниками. Однако в последующих изданиях учебник был скомбинирован с атласом, что значи-

тельно увеличило его объем, уменьшило долю текста и сделало его сходным со многими аналогичными стандартными изданиями. При этом неизбежно пострадала и систематичность изложения материала: в настоящем издании стало непросто следовать основному тексту учебника, поскольку он постоянно разбивается вклинивающимися по месту и не совсем иллюстрациями, таблицами, схемами и дополнительными материалами.

Указанный формат (краткость основного текста, избытие цветных рисунков, таблиц и схем с подробными подписями, многообразие информации из смежных научных дисциплин) в целом следует стандарту оформления новых поколений современных учебников, особенно издаваемых в США, в которых традиционное изложение гистологии с акцентом на морфологию постепенно уступает новому «синтетическому», междисциплинарному подходу. Следует заметить, что с этим подходом согласны далеко не все специалисты-морфологи, которые считают, что вытеснение гистологических сведений перечислением молекулярно-биологических механизмов не всегда способствует углублению или расширению знания предмета, а лишь подменяет его задачи и цели. Учебник имеет меди-

цинскую направленность благодаря постоянным вставкам с указаниями на клиническое значение тех или иных гистологических данных. Особым достоинством книги автор считает введенные им в каждую главу учебника контрольные вопросы с примерами, включающими описания различных клинических случаев. Эти примеры порой могут вызвать у читателя обоснованные вопросы, поскольку они в большинстве содержат клиническую информацию, в которой никак не может ориентироваться студент первого курса, изучающий гистологию.

Насколько такой подход в изложении дисциплины в целом удачнее и эффективнее традиционного, устоявшегося и проверенного многими десятилетиями, при обязательном постоянном дополнении новыми сведениями, судить современным читателям, в первую очередь студентам медицинских вузов — будущим врачам первой половины XXI в. Настоящее издание предоставляет отечественному читателю случай дать собственную оценку современному американскому курсу гистологии для студентов-медиков и использовать его как самостоятельный источник данных или в качестве дополнения к более традиционным российским и зарубежным изданиям.

*Доктор медицинских наук,  
профессор В.Л. Быков*

# Предисловие

С выходом настоящего, 15-го издания учебно-го пособия «*Основы гистологии по Жункейре*» эта книга продолжает оставаться хорошо известным источником **краткой, но содержательной** информации о строении и функциях тканей человека. Уже более 45 лет этот образовательный ресурс удовлетворял потребности обучающихся в хорошо организованном и лаконичном источнике сведений по **клеточной биологии и гистологии**, который объединяет этот материал с данными **биохимии, иммунологии, эндокринологии и физиологии** и служит отличной основой для последующего изучения **патологии**. Текст подготовлен специально для студентов-медиков и студентов, осваивающих другие профессии, связанные со здравоохранением, а также для углубленных университетских курсов по биологии тканей. Вследствие своей ценности и привлекательности как для студентов, так и для преподавателей книга «*Основы гистологии по Жункейре*» была переведена на дюжину языков и используется студентами-медиками по всему миру.

В отличие от других учебников и атласов, в настоящем издании каждая глава снова включает блок **вопросов** для самоконтроля знаний с несколькими вариантами ответов, позволяющих читателям оценить понимание и знание важного материала данной главы. По крайней мере, отдельные вопросы в каждом блоке содержат клинические примеры или наблюдения для того, чтобы продемонстрировать медицинское значение понятий фундаментальной науки, как рекомендовано Национальным советом медицинских экспертов США. Как и в последнем издании, каждая глава включает также **краткий обзор основных данных**, цель которого — сориентировать студентов относительно того, какой материал наиболее важен, а какой не столь значим. **Сводные таблицы** в каждой главе организуют и объединяют важную информацию, еще более способствуя эффективному обучению и облегчая его.

Каждая глава пересмотрена и сокращена, хотя материал отдельных тем был при необходимости расширен и обновлен. Обучение облегчается благодаря современному дизайну страниц. В каждой главе предусмотрены многочисленные краткие вставки, которые показывают, как представленная информация может быть использована в медицин-

ских целях, а также подчеркивают значимость изученного материала.

Каждая глава содержит художественные рисунки и другие иллюстрации с целью упрощения обучения и облегчения интеграции в соответствующий материал. Медицинские иллюстрации издательства «Мак-Гроу-Хилл», теперь используемые во всех разделах книги, являются самыми полезными, основательными и привлекательными по сравнению с имеющимися в любых аналогичных медицинских учебниках. Электронные и световые микрофотографии по мере необходимости были заменены во всей книге. Как и ранее, они составляют полный атлас клеточных, тканевых и органных структур, который полностью совместим с коллекцией стеклянных или цифровых препаратов, находящихся в распоряжении студентов.

Студенты, изучающие медицинские науки, медицинская библиотека которых предоставляет AccessMedicine среди своих электронных ресурсов (которые включают более 95% медицинских факультетов США), могут получить доступ к полному лабораторному руководству по гистологии человека, связанному с виртуальным микроскопом, по URL-адресу, приведенному ниже. Данное цифровое лабораторное руководство, которое является новым приложением к этому изданию и уникально среди учебных ресурсов, предлагаемых любыми учебниками и атласами по гистологии, содержит ссылки как на соответствующие микроскопические препараты, необходимые для каждой темы, так и на связанные с ними рисунки или таблицы в тексте. Те, у кого нет доступа к ресурсу AccessMedicine, будут нуждаться в цифровом лабораторном руководстве, но все же могут изучать и использовать 150 виртуальных микроскопических препаратов всех тканей и органов человека, которые доступны по адресу: <http://medsci.indiana.edu/junqueira/virtual/junqueira.htm>.

- Как и предыдущее издание, книга облегчает обучение благодаря своей **организации**.
- В вводной главе рассмотрены **гистологические методы**, которые позволяют понять структуру клеток и тканей.
- В двух последующих главах обобщены структурные и функциональные данные по **клеточной биологии человека**, причем сведения о цитоплазме и ядре представлены по отдельности.

- Следующие семь глав посвящены **четырем основным тканям**, которые образуют наши органы: эпителию, соединительной ткани (и ее основным подтипам), нервной ткани и мышцам.
- В остальных главах представлены организация и функциональное значение этих тканей **в каждой из системы органов тела**, изложение завершается современным рассмотрением клеток глаза и уха.

Для дополнительного обзора изученных данных или быстрого усвоения материала «Основ гистологии по Жункейре» издательство «Мак-Гроу-Хилл» опубликовало набор из 200 полноцветных *Дидактических карточек по основам гистологии*, автором которых также является Энтони Мешер.

Каждая карточка включает изображения ключевых структур, которые необходимо идентифицировать, сводку важных фактов об этих структурах и комментарии об их клиническом значении. Это ценное учебное пособие доступно в виде реальных карточек на Amazon.com или как приложение для смартфонов или планшетов из онлайн-ресурса App Store.

Я уверен, что книга *«Основы гистологии по Жункейре»*, обладающая проверенной временем высокой репутацией и обогащенная новыми материалами, сохранит свое значение как один из самых ценных и наиболее читаемых источников учебной информации по гистологии. Читателей приглашают воспользоваться обратной связью с автором в отношении любого аспекта этой книги.

*Энтони Л. Мешер,  
медицинский факультет  
Университета Индианы  
mescher@indiana.edu*

# Глава 7 ХРЯЩ

<b>ГИАЛИНОВЫЙ ХРЯЩ</b>	<b>163</b>	<b>ВОЛОКНИСТЫЙ ХРЯЩ</b>	<b>166</b>
Хрящевой матрикс	164	<b>ОБРАЗОВАНИЕ, РОСТ И РЕГЕНЕРАЦИЯ ХРЯЩА</b>	<b>167</b>
Хондроциты	165	<b>КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ДАННЫХ</b>	<b>169</b>
Надхрящница	165	<b>САМОКОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ</b>	<b>169</b>
<b>ЭЛАСТИЧЕСКИЙ ХРЯЩ</b>	<b>165</b>		

**Х**рящ<sup>1</sup> — это особый вид прочной и износостойкой опорной соединительной ткани, характеризуемый **внеклеточным матриксом** с высокой концентрацией ГАГ и протеогликанов, взаимодействующих с коллагеновыми и эластическими волокнами. Структурные особенности матрикса делают хрящ идеальным для выполнения разнообразных механических и защитных функций в составе скелета взрослого человека и в других частях организма (рис. 7.1).

ВКМ хряща имеет твердую консистенцию, которая позволяет ткани выдерживать механические нагрузки без постоянных деформаций. В дыхательных путях, ушах и носу хрящи образуют каркас, поддерживающий более мягкие ткани. Внутри суставов скелета хрящ, благодаря своей выносливости и гладкой, покрытой смазкой поверхности, обеспечивает амортизацию и образует скользящие участки, облегчающие движение костей. Как описано в главе 8, хрящ также направляет развитие и рост длинных костей как до, так и после рождения.

Хрящ состоит из клеток, называемых **хондроцитами** (греч. *chondros* — хрящ + *kytos* — клетка), погруженных в ВКМ, причем, в отличие от собственно соединительной ткани, в нем не содержатся другие типы клеток. Хондроциты синтезируют и поддерживают в функциональном состоянии все компоненты ВКМ. Они располагаются в полостях в матриксе, называемых **лакунами**.

Физические свойства хряща зависят от электростатических связей между фибриллами, образованными **коллагеном II типа**, а также **гиалуронаном** и сульфатированными ГАГ на плотно упакованных

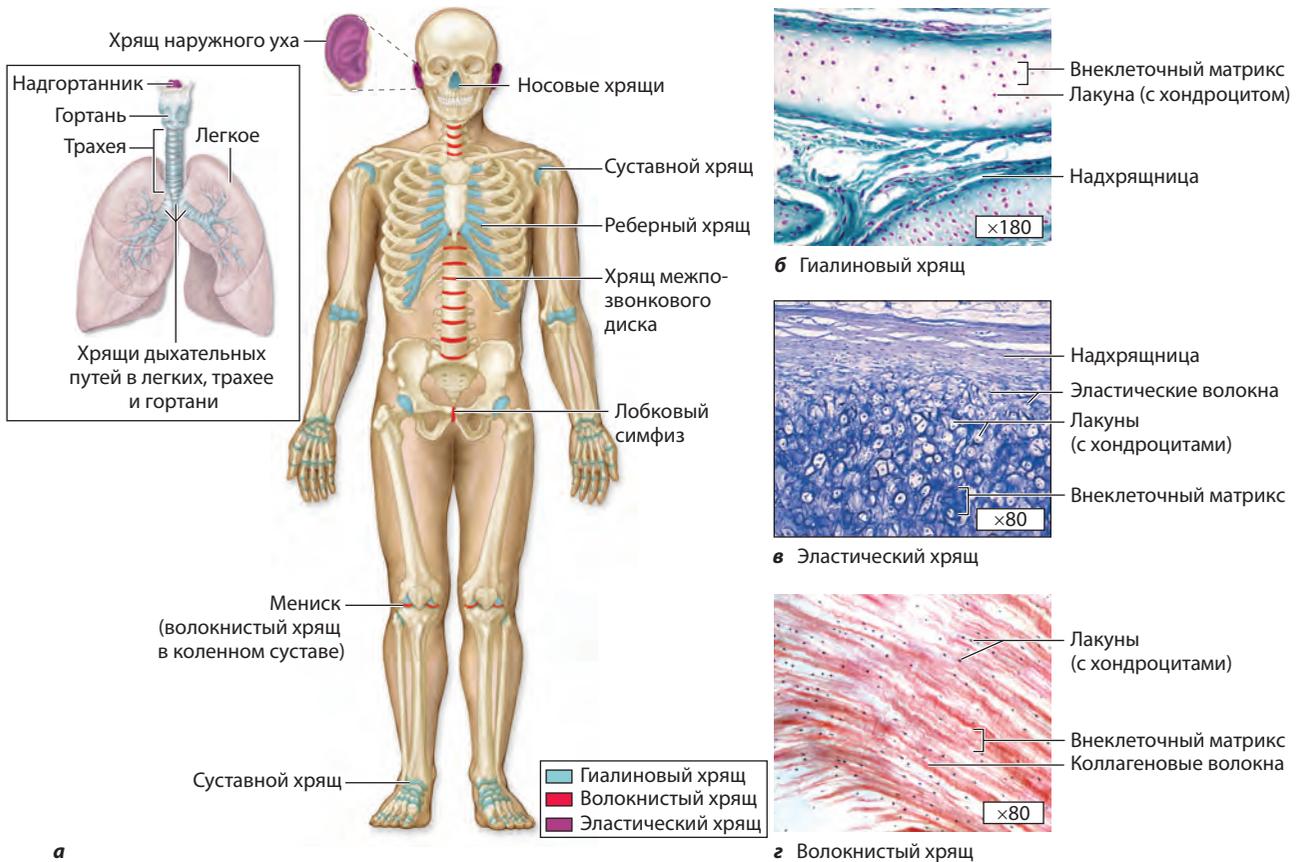
молекулах **протеогликанов**. Его полужесткую консистенцию объясняют присутствием воды, связанной с отрицательно заряженными цепочками гиалуронана и ГАГ, отходящими от стержневых белков в протеогликанах, которые в свою очередь заключены в плотную сеть из тонких фибрилл, образованных коллагеном II типа. Именно высокое содержание связанной воды позволяет хрящу играть важную функциональную роль амортизатора, обеспечивающего поглощение ударных нагрузок.

Во всех типах хрящей отсутствуют сосуды, поэтому хондроциты получают питательные вещества путем диффузии из капилляров, расположенных в окружающей соединительной ткани (надхрящницы). В некоторых элементах скелета крупные кровеносные сосуды проходят через хрящевую ткань для кровоснабжения других тканей, но хондроциты получают мало питательных веществ из этих сосудов. Как и можно ожидать от клеток бессосудистой ткани, хондроциты обладают низкой метаболической активностью. Хрящи лишены также и нервов.

**Надхрящница** (рис. 7.2) представляет собой оболочку из плотной соединительной ткани, которая в большинстве мест окружает хрящ, формируя пограничную структуру, связывающую хрящ и ткани, которые он поддерживает. Надхрящница содержит кровеносные сосуды, которые обеспечивают потребности хряща и слабо развитый нейтральный компонент. Суставной хрящ, покрывающий концы костей в подвижных соединениях (который дегенерирует и разрушается при артритах), лишен надхрящницы, а его жизнедеятельность поддерживается за счет диффузии кислорода и питательных веществ из синовиальной жидкости.

Как показано на рис. 7.1, три основных типа хряща — гиалиновый хрящ, эластический хрящ и волокнистый (фиброзный) хрящ — отличаются по составу матрикса. Важнейшие особенности этих тканей суммированы в табл. 7.1.

<sup>1</sup> Автор использует этот термин для обозначения как хрящевых тканей, так и хряща как органа, в котором помимо функционально ведущей и преобладающей по объему хрящевой ткани содержатся другие виды тканей. При переводе настоящей главы сохранена оригинальная терминология автора. Между тем в отечественной литературе эти понятия традиционно различаются. — *Примеч. ред. перев.*



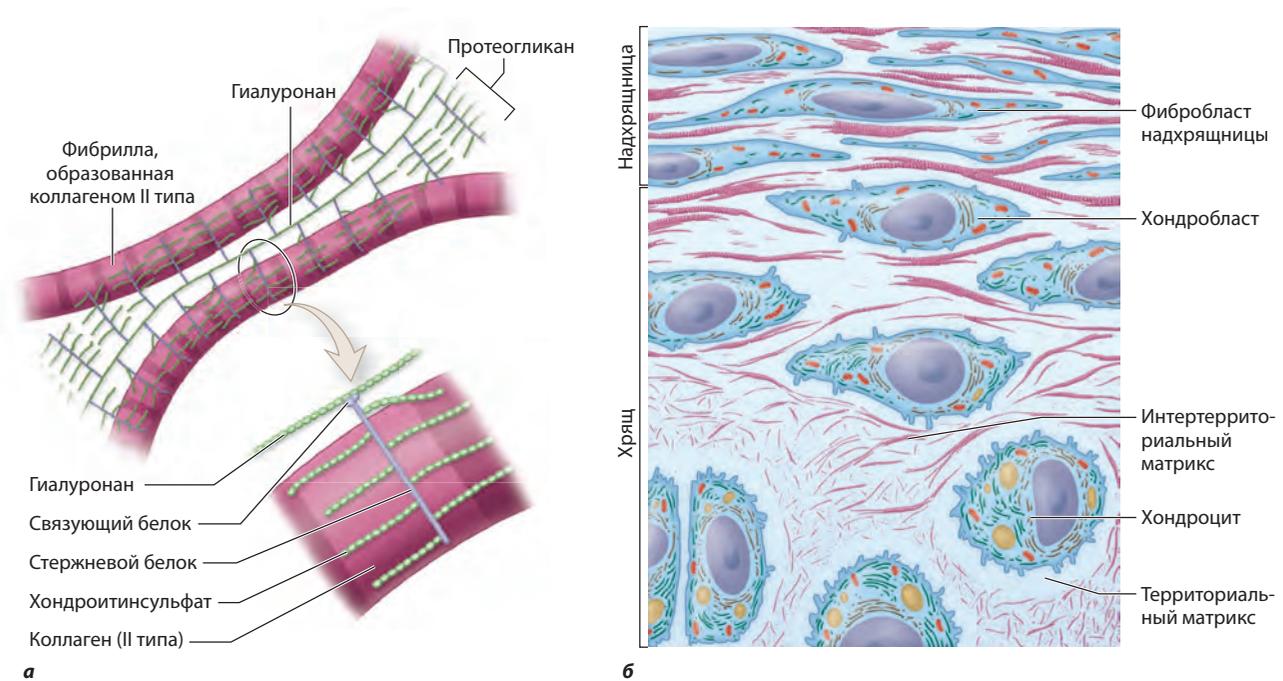
**Рис. 7.1.** Распределение хряща в организме взрослых

(а) У взрослых существует три типа хрящей, расположенных во многих областях скелета, особенно в суставах и там, где необходима гибкая поддержка, например в ребрах, ушах и носу. Очень значима также поддержка других тканей хрящами по всему дыхательному тракту.

На микрофотографиях представлены основные структурные признаки (б) гиалинового хряща, (е) эластического хряща и (з) волокнистого (фиброзного) хряща. Плотная соединительная ткань надхрящницы показана в гиалиновом и эластическом хрящах

**Таблица 7.1.** Важнейшие особенности основных типов хряща

Признаки	Гиалиновый хрящ	Эластический хрящ	Волокнистый хрящ
<b>Основные особенности внеклеточного матрикса</b>	Однородный, содержит коллагена II типа и агрекан	Коллаген II типа, агрекан и более темные эластические волокна	Коллаген II типа и большие участки плотной соединительной ткани, содержащие коллаген I типа
<b>Основные клетки</b>	Хондроциты, хондробласты	Хондроциты, хондробласты	Хондроциты, фибробласты
<b>Типичное расположение хондроцитов</b>	Изолированные или в составе небольших изогенных групп	Обычно в составе небольших изогенных групп	Изолированные или в составе изогенных групп, расположенных по оси
<b>Наличие надхрящницы</b>	Имеется (за исключением эпифизов и суставного хряща)	Имеется	Отсутствует
<b>Основное расположение или примеры</b>	Многие компоненты верхних дыхательных путей; суставные концы и эпифизарные пластинки длинных костей; скелет плода	Наружное ухо, наружный слуховой проход, слуховая труба; надгортанник и некоторые другие гортанные хрящи	Межпозвоночные диски, лобковый симфиз, мениски и некоторые другие суставы; места прикрепления сухожилий к костям
<b>Важнейшие функции</b>	Образует гладкие, с низким трением поверхности в суставах; обеспечивает структурную поддержку дыхательных путей	Обеспечивает гибкость и поддержку мягких тканей	Обеспечивает амортизацию, прочность на растяжение, устойчивость к разрыву и сжатию



**Рис. 7.2.** Строение хрящевого матрикса и клеток

(а) Схематическое изображение наиболее распространенных молекул хрящевого матрикса показывает взаимодействие между фибриллами, образованными коллагеном II типа, и протеогликанами, связанными с гиалуронатом. Связующие белки нековалентно соединяют стержневой белок протеогликанов с линейными молекулами гиалуронана. Хондроитинсульфатные боковые цепи протеогликана электростатически связываются с коллагеновыми фибриллами, образуя матрикс, содержащий поперечные сшивки. Обведенный овальный участок показан при большем увеличении в нижней части рисунка. Физические характеристики этих компонентов матрикса обуславливают его свойства как высокогидратированного, гибкого материала с большой прочностью.

Примерно 75% влажного веса гиалинового хряща составляет вода.

(б) Схема переходной зоны между надхрящницей и хрящевым матриксом. Фибробластоподобные прогениторные клетки в надхрящнице дают начало более крупным хондробластам, которые делятся и дифференцируются в хондроциты. Эти функционально активные клетки вырабатывают компоненты матрикса и располагаются в лакунах, окруженных матриксом. Внеклеточный матрикс непосредственно вокруг каждой лакуны, называемый **территориальным матриксом**, в основном содержит протеогликаны и разреженный коллаген; более удаленный от лакун **межтерриториальный матрикс** богаче коллагеном и обладает менее выраженной базофилией

### »» Медицинское значение

Многие генетические нарушения у людей или мышей, при которых возникают аномалии хрящей, деформации суставов или укорочение конечностей, обусловлены рецессивными мутациями в генах коллагена II типа, стержневого белка агреккана, переносчика сульфата и других белков, необходимых для нормального функционирования хондроцитов.

## » ГИАЛИНОВЫЙ ХРЯЩ

**Гиалиновый** (греч. *hyalos* — стекло) хрящ, наиболее распространенный из трех типов, в свежем состоянии является однородным и полупрозрачным. У взрослых гиалиновый хрящ располагается на суставных поверхностях подвижных соединений костей, в стенках крупных дыхательных путей (носа, гортани, трахеи, бронхов), на вентральных концах

ребер, где они сочленяются с грудиной, и в эпифизарных пластинках длинных костей, обеспечивающих рост костей в длину (см. рис. 7.1). У зародыша гиалиновый хрящ образует временный скелет, в котором он постепенно замещается костью.

### »» Медицинское значение

**Остеоартрит**, хроническое заболевание, которое обычно возникает при старении, включает постепенную потерю или изменение физических свойств гиалинового хряща, который покрывает суставные концы костей. Наиболее часто дегенеративные изменения хряща развиваются в суставах, которые подвергаются воздействию большого веса (коленные, тазобедренные) или постоянно используются (запястья, пальцев). Фрагменты суставного хряща, отделяющиеся в результате его изнашивания, вызывают секрецию ММП и других факторов макрофагами прилежащих тканей, что усугубляет повреждение, вызывает боль и воспаление сустава.

### Хрящевой матрикс

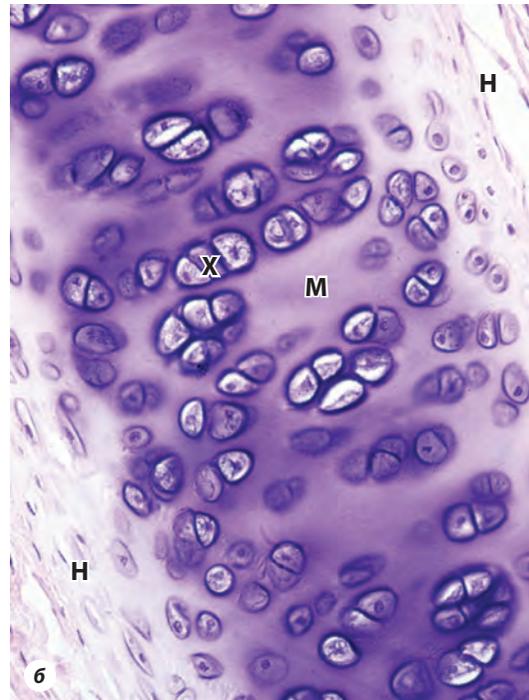
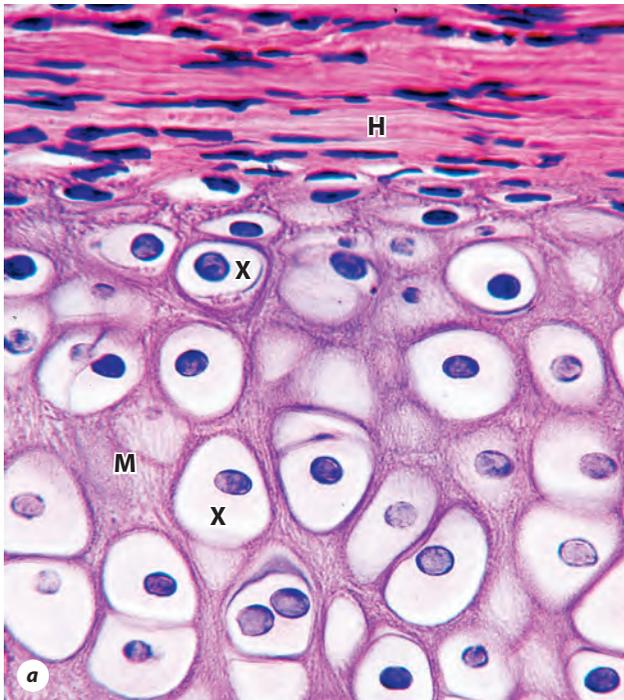
Сухой вес гиалинового хряща почти на 40% представлен коллагеном, заключенным в твердый гидратированный гель протеогликанов и структурных гликопротеинов. На обычных гистологических препаратах протеогликанов образуют матрикс, как правило, базофильный, а тонкие коллагеновые фибриллы едва различимы. Большая часть коллагена в гиалиновом хряще относится ко **II типу**, хотя присутствует также небольшое число более редких (минорных) коллагенов.

**Аггрекан** (250 кДа) содержит приблизительно 150 боковых цепей, образованных ГАГ — хондроитинсульфатом и кератансульфатом, и является наиболее распространенным протеогликаном гиалинового хряща. Сотни таких протеогликанов нековалентно соединены связующими белками с

длинными полимерами гиалуронана, как схематически показано на рис. 7.2, *a* (см. также главу 5). Эти протеогликановые комплексы затем связываются с поверхностью фибрилл, образованных коллагеном II типа (рис. 7.2, *a*). Вода, связанная с ГАГ в протеогликанах, составляет до 60–80% веса свежего гиалинового хряща.

Еще одним важным компонентом хрящевой матрикса является структурный мультиадгезивный гликопротеин **хондронектин**. Как и фибронектин в других соединительных тканях, хондронектин специфически связывается с ГАГ, коллагеном и интегринами, опосредуя соединение хондроцитов с ВКМ.

Вариации окраски в пределах хрящевой матрикса отражают локальные различия его молекулярного состава. ВКМ, непосредственно окружающий каждый хондроцит, относительно богаче ГАГ,



**Рис. 7.3.** Гиалиновый хрящ

(*a*) В верхней части фотографии видна надхрящница (**Н**) — пример плотной соединительной ткани, в основном состоящей из коллагена I типа. Среди фибробластоподобных клеток надхрящницы находятся неразличимые мезенхимные стволовые клетки. Происходит постепенный переход и дифференцировка клеток из надхрящницы в хрящ, в результате удлиненные фибробластоподобные клетки становятся более крупными и округлыми, превращаясь в хондробласты и хондроциты (**Х**). Они расположены внутри лакун, окруженных матриксом (**М**), который образован этими клетками (×200; гематоксилин–эозин).

(*б*) На небольшом участке гиалинового хряща, показанном на микрофотографии, видно, что хрящ с обеих сторон покрыт надхрящницей (**Н**). Более крупные лакун содержат изогенные группы хондроцитов (**Х**), окруженные матриксом (**М**). Такие группы из двух, четырех или большего числа клеток образуются в результате митотического деления; клетки будут распределяться по отдельным лакунам, когда начнут выделять матрикс. Территориальный матрикс, непосредственно окружающий хондроциты, обладает более выраженной базофилией, чем интертерриториальный матрикс, удаленный от клеток (×160; гематоксилин–эозин)

чем коллагеном, отчего такие участки **территориального матрикса** по окраске отличаются от лежащих между ними областей интертерриториального матрикса (рис. 7.2, б и 7.3).

### Хондроциты

Клетки составляют относительно небольшую часть в общей массе гиалинового хряща. На периферии хряща молодые хондроциты, или **хондробласты**, имеют эллиптическую форму, причем их длинная ось располагается параллельно поверхности (см. рис. 7.3). Глубже в хряще они круглые и могут находиться в группах численностью до восьми клеток, которые образуются в результате митотических делений одного хондробласта и называются **изогенными группами (агрегатами)**. По мере того как хондроциты более активно вырабатывают коллагены и другие компоненты ВКМ, клетки в агрегатах раздвигаются и занимают отдельные лакуны.

Клетки хряща и хрящевой матрикс могут слегка сжиматься в процессе стандартной обработки материала при изготовлении гистологических препаратов, что приводит как к искажению формы хондроцитов, так и к их отделению от матрикса. В живой ткани хондроциты целиком заполняют свои лакуны.

Поскольку хрящевой матрикс не содержит сосудов, дыхание хондроцитов осуществляется при низком напряжении кислорода. Клетки гиалинового хряща метаболизируют глюкозу, главным образом путем анаэробного гликолиза. Питательные вещества из крови диффундируют во все хондроциты с поверхности хряща, причем перемещение воды и растворенных веществ в хрящевом матриксе стимулируется прерывистым сжатием и расслаблением ткани при движениях тела. Пределы такой диффузии определяют максимальную толщину гиалинового хряща, который обычно существует в виде небольших тонких пластинок.

Синтез хондроцитами сульфатированных ГАГ и секрецию ими протеогликанов ускоряют многие

#### »» Медицинское значение

В отличие от других видов хряща и большинства других тканей, гиалиновый хрящ при старении способен подвергаться частичному **обызвествлению (кальцификации)**, которое может охватывать изолированные участки, особенно в реберном хряще. Кальцификация матрикса гиалинового хряща, сопровождающаяся дегенеративными изменениями хондроцитов, является распространенным явлением в процессе старения. Во многих отношениях она напоминает эндохондральное окостенение, при котором формируется кость.

гормоны и факторы роста. Основным регулятором роста гиалинового хряща является вырабатываемый в гипофизе белок, называемый гормоном роста или **соматотропином**. Этот гормон действует опосредованно, способствуя выделению печенью в кровь инсулиноподобных факторов роста (ИФР), или соматомединов, которые непосредственно стимулируют клетки гиалинового хряща.

#### »» Медицинское значение

Клетки хряща могут стать источником развития либо доброкачественных опухолей (**хондром**), либо медленно растущих злокачественных опухолей (**хондросарком**), в которых клетки продуцируют нормальные компоненты матрикса. Хондросаркомы редко метастазируют, и обычно их можно удалить хирургическим путем.

### Надхрящница

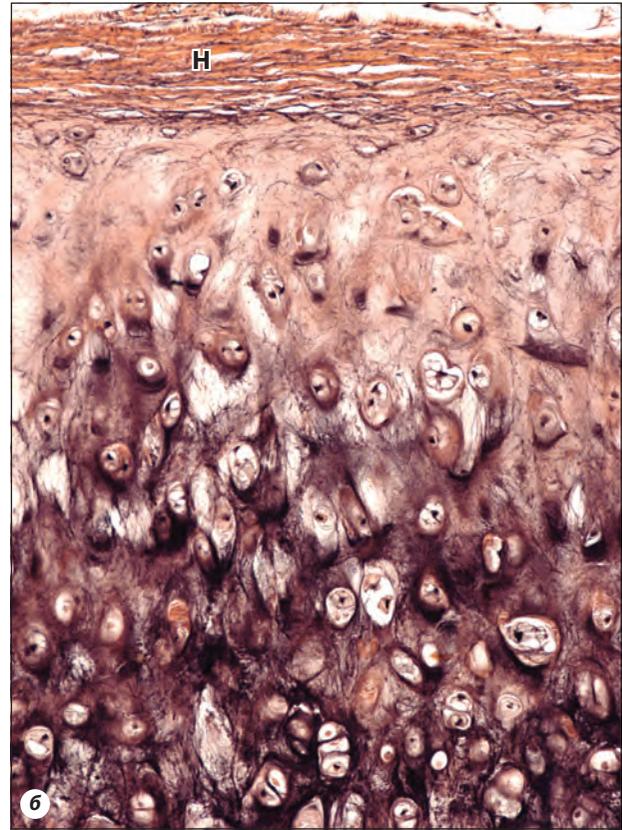
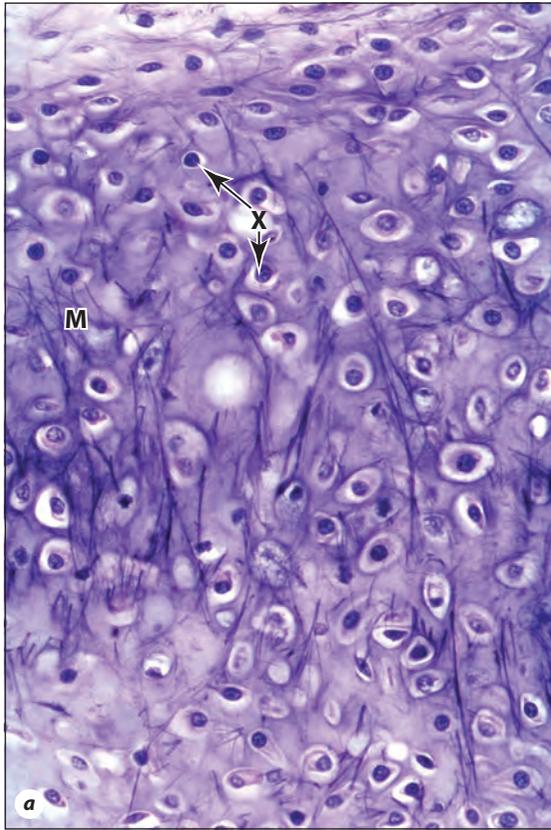
За исключением суставного хряща весь гиалиновый хрящ покрыт слоем плотной соединительной ткани, надхрящницей, который необходим для роста и поддержания жизнедеятельности хряща (см. рис. 7.2, б и 7.3). Наружный слой надхрящницы в основном состоит из волокон, образованных коллагеном I типа, и фибробластов, но внутренний слой, прилегающий к хрящевому матриксу, содержит также мезенхимные стволовые клетки<sup>1</sup>, служащие источником новых хондробластов, которые делятся и дифференцируют в хондроциты.

## » ЭЛАСТИЧЕСКИЙ ХРЯЩ

**Эластический хрящ**, по существу, похож на гиалиновый, за исключением того, что он содержит обильную сеть эластических волокон в дополнение к сети фибрилл из коллагена II типа (рис. 7.4 и 7.1, в), которые придают свежему эластическому хрящу желтоватый цвет. При соответствующем окрашивании эластические волокна обычно выглядят как темные пучки, неравномерно распределенные в матриксе.

Более гибкий, чем гиалиновый хрящ, эластический хрящ находится в ушной раковине, стенках наружного слухового прохода, слуховых (евстахиевых) трубах, надгортаннике и верхних дыхательных путях. Эластический хрящ в этих участках содержит надхрящницу, похожую на ту, что имеется в большинстве гиалиновых хрящей. По всему эластическому хрящу его клетки как физиологически, так и структурно напоминают клетки гиалинового хряща.

<sup>1</sup> См. примечание к главе 6 (с. 157).



**Рис. 7.4.** Эластический хрящ

Хондроциты (X) и общая организация эластического хряща аналогичны таковым в гиалиновом хряще, но матрикс (M) содержит также эластические волокна, которые при правильном окрашивании можно увидеть как более темные компоненты. Многочисленные эластические волок-

на обеспечивают этому типу хряща большую гибкость. Надхрящница (H) также сходна с аналогичной структурой гиалинового хряща (б). а —  $\times 160$ ; гематоксилин и орсеин; б —  $\times 180$ ; резорцин по Вейгерту и окраска по Ван-Гизону

## » ВОЛОКНИСТЫЙ ХРЯЩ

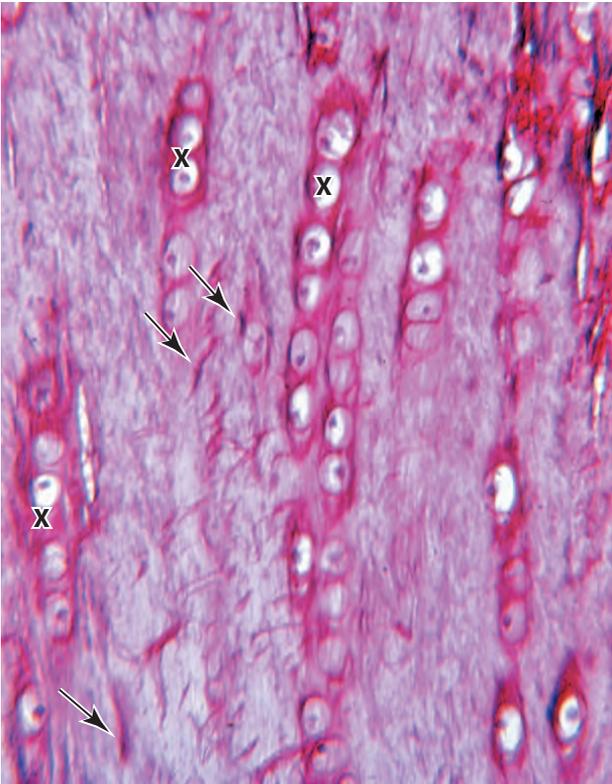
**Волокнистый (фиброзный) хрящ** принимает разные формы в различных структурах, но по существу представляет собой смесь гиалинового хряща и плотной соединительной ткани (рис. 7.5 и 7.1, з). Он обнаруживается в межпозвонковых дисках, в участках прикрепления некоторых связок, а также в лобковом симфизе — во всех этих местах он служит очень жесткой, но амортизирующей тканью, поддерживающей кость.

Хондроциты волокнистого хряща встречаются поодиночке и часто в составе вытянутых изогнутых групп. Они вырабатывают коллаген II типа и другие компоненты ВКМ, хотя окружающий их хрящевой матрикс, как правило, имеет небольшой объем. Участки с хондроцитами и гиалиновым матриксом разделены другими зонами с фибробластами и

плотными пучками фибрилл, образованных коллагеном I типа, которые придают этой ткани дополнительную прочность (рис. 7.5). Относительный дефицит протеогликанов в целом делает матрикс волокнистых хрящей более ацидофильным, чем в гиалиновом или эластическом хряще. Волокнистый хрящ не окружен отчетливой надхрящницей.

Межпозвонковые диски, входящие в состав позвоночного столба, образованы главным образом волокнистым хрящом и функционируют как скользящие прокладки и амортизаторы, предотвращающие повреждение прилежащих позвонков абразивными воздействиями или ударными толчками. Межпозвонковые диски удерживаются на месте связками. Они рассмотрены при описании суставов в главе 8.

Важные особенности трех основных типов хрящевой ткани обобщены в табл. 7.1.



**Рис. 7.5.** Волокнистый хрящ

Волокнистый хрящ гистологически различается в разных структурах, но он всегда по существу является смесью гиалинового хряща и плотной соединительной ткани.

На небольшом участке межпозвоночного диска видны расположенные по оси группы хондроцитов (X), окруженные небольшим объемом матрикса и разделенные более крупными участками с плотными пучками коллагена и рассеянными фибробластами с удлинёнными ядрами (стрелки) (×250; пикросириус–гематоксилин)

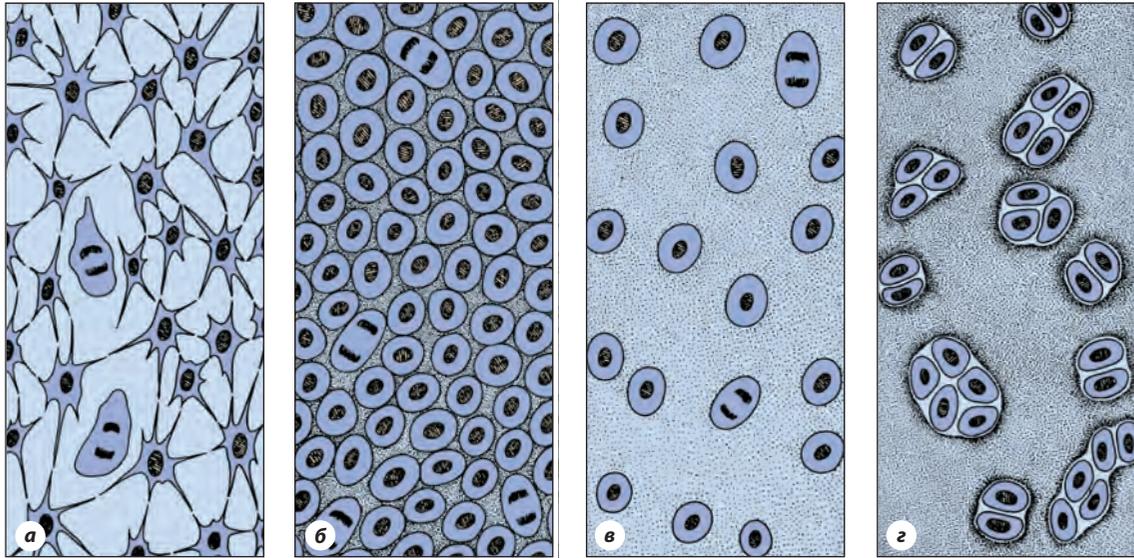
## » ОБРАЗОВАНИЕ, РОСТ И РЕГЕНЕРАЦИЯ ХРЯЩА

Все хрящи образуются из мезенхимы эмбриона в процессе **хондрогенеза** (рис. 7.6). Первое указание на то, что происходит дифференцировка клеток — это округление клеток мезенхимы, которые втягивают свои отростки, быстро размножаются и более плотно располагаются в данном участке. В общем, термины «хондробласты» и «хондроциты» относятся к клеткам хряща во время и после периода быстрой пролиферации соответственно. На обеих стадиях клетки характеризуются базофильной цитоплазмой, богатой грЭПС, синтезирующей коллаген (рис. 7.7). Вырабатываемый ВКМ заключает клетки в лакуны и затем постепенно отделяет хондробласты друг от друга. Во время эмбрионального развития дифференцировка хряща происходит преимущественно из центра наружу, поэтому более центрально расположенные клетки обладают характеристиками хондроцитов, тогда как лежащие на периферии клетки представляют собой типичные хондробласты. Из мезенхимы, расположенной на поверхности, развивается надхрящница.

Сформировавшись, хрящевая ткань увеличивается в объеме как за счет **интерстициального**

**роста**, включающего митотическое деление ранее имевшихся хондроцитов, так и путем **аппозиционного роста**, связанного с дифференцировкой хондробластов из прогениторных клеток в надхрящнице (рис. 7.2, б). В обоих случаях росту хряща в значительной степени способствует синтез матрикса. Аппозиционный рост хряща более важен во время постнатального развития, хотя, как описано в главе 8, интерстициальный рост хрящевых участков в длинных костях также играет важную роль в их росте в длину. В суставном хряще клетки и матрикс вблизи суставной поверхности постепенно снашиваются и должны замещаться изнутри, поскольку отсутствует надхрящница, способная добавлять клетки путем аппозиционного роста.

За исключением маленьких детей у человека поврежденный хрящ подвергается медленной и часто неполной **регенерации**, в первую очередь зависящей от клеток надхрящницы, которые внедряются в зону травмы и образуют новый хрящ. В поврежденных местах надкостница вместо образования нового хряща формирует рубец из плотной соединительной ткани. Слабая способность хряща к регенерации частично обусловлена отсутствием в нем сосудов и низким уровнем метаболизма.



**Рис. 7.6.** Хондрогенез

На рисунке показаны основные этапы формирования хряща (хондрогенеза) у эмбриона.

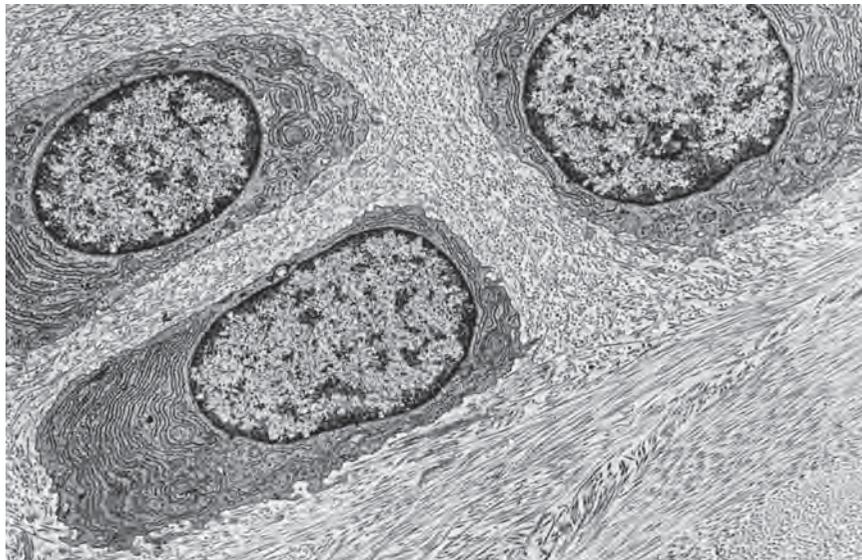
(а) Мезенхима является предшественником всех типов хрящей.

(б) В результате митотического деления и начальной дифференцировки клеток образуется ткань с плотно расположенными округлыми клетками, называемыми **хондробластами**.

(в) Хондробласты затем снова отделяются друг от друга вследствие образования различных компонен-

тов матрикса, которые в совокупности набухают, связывая воду, образуя весьма обширный внеклеточный матрикс.

(г) Размножение хондробластов внутри матрикса приводит к образованию изогенных клеточных агрегатов (групп), окруженных уплотненным территориальным матриксом. В зрелом хряще эта интерстициальная митотическая активность прекращается и все хондроциты разделяются широкими промежутками за счет образования матрикса



**Рис. 7.7.** Хондроциты в растущем хряще

На трансмиссионной электронной микрофотографии **волокнистого хряща** видны **хондроциты** с обильной гранулярной эндоплазматической сетью, активно секретирующие богатый коллагеном матрикс. Пучки **коллагеновых фибрилл**, разрезанные в нескольких направлениях, хорошо

заметны вокруг хондроцитов волокнистого хряща. В этом хряще присутствуют коллагены I и II типов. В растущем гиалиновом и эластическом хряще у хондроцитов более выражен комплекс Гольджи, в дополнение к коллагенам они синтезируют большое количество протеогликанов (x3750)

## Хрящ КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ДАННЫХ

- Хрящ — это отличающийся **жесткостью и прочностью** вид соединительной ткани, который структурно поддерживает некоторые мягкие ткани, особенно в дыхательных путях, и формирует упругие поверхности в суставах, обладающие низким коэффициентом трения.
- Клетки хряща, **хондроциты**, составляют небольшую часть массы хрящевой ткани, которая в основном представлена гибким ВКМ.
- Хондроциты заключены в **лакуны**, окруженные ВКМ
- Хрящевой ВКМ, как правило, содержит **коллаген**, а также в большом количестве — протеогликаны, в частности агрекан, которые связывают большое количество воды.
- Хрящи никогда **не содержат кровеносных сосудов**, лимфатических сосудов и нервов, однако они, как правило, окружены васкуляризированной оболочкой из плотной соединительной ткани — **надхрящницей**.
- Существуют три основных вида хряща: 1) **гиалиновый**; 2) **эластический**; 3) **волокнистый (фиброзный)**.

### Гиалиновый хрящ

- ВКМ гиалинового хряща — **однородный и стекловидный**, он богат фибриллами, образованными коллагеном II типа, и агрекановыми комплексами со связанной водой.
- ВКМ непосредственно вокруг лакун содержит меньше коллагена и больше протеогликанов, что обуславливает умеренные отличия в окраске этого участка, называемого территориальным матриксом.
- Хондроциты встречаются **поодиночке** или в составе небольших **изогенных групп**, образовавшихся в результате митотического деления клеток.
- **Надхрящница** обычно присутствует, за исключением гиалинового хряща суставных поверхностей или эпифизов растущих длинных костей.

### Эластический хрящ

- Эластический хрящ в целом напоминает гиалиновый хрящ по строению хондроцитов и составу основных компонентов ВКМ, но его матрикс содержит **многочисленные эластические волокна**, которые увеличивают **гибкость** ткани. Их можно выявить с помощью специальных красителей.
- Эластический хрящ обеспечивает гибкую поддержку наружного уха, а также определенных структур среднего уха и гортани; он всегда окружен **надхрящницей**.

### Волокнистый хрящ

- Волокнистый хрящ представляет собой различные **сочетания гиалинового хряща** с небольшим количеством **плотной соединительной ткани**.
- Гистологически он состоит из мелких **хондроцитов** в гиалиновом матриксе, обычно перемежающихся с более крупными участками, содержащими пучки волокон, образованных **коллагеном I типа**, и рассеянные **фибробласты**.
- Волокнистый хрящ обеспечивает очень **жесткую, прочную поддержку** в участках прикрепления сухожилий, в межпозвоночных дисках и некоторых других суставах.

### Формирование, рост и регенерация хряща

- Все формы хряща образуются из мезенхимы эмбриона.
- Хрящевые структуры растут за счет митотического деления хондробластов, лежащих в лакунах (**интерстициальный рост**), или вследствие образования новых хондробластов на периферии хряща из прогениторных клеток в надхрящнице (**аппозиционный рост**).
- Регенерация или замена поврежденного хряща происходит очень медленно и неэффективно, частично из-за **отсутствия сосудов** в ткани и **низкого уровня метаболизма**.

## Хрящ САМОКОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ

1. Укажите, какой из нижеперечисленных признаков служит молекулярной основой амортизирующих свойств хряща:
  - а) электростатическое взаимодействие протеогликанов с коллагеном IV типа;
  - б) способность гликозаминогликанов связывать анионы;
  - в) нековалентное связывание гликозаминогликанов со стержневыми белками;
  - г) остатки сиаловой кислоты в гликопротеинах;
  - д) гидратация гликозаминогликанов.
2. От большинства других соединительных тканей хрящ отличается:
  - а) его внеклеточный матрикс, богатый коллагеном;
  - б) преобладающий в нем тип клеток является производным мезенхимы;
  - в) преобладающий в нем тип клеток секретирует как волокна, так и протеогликаны;
  - г) в нем отсутствуют кровеносные сосуды;
  - д) его функция состоит в механической поддержке.
3. Укажите особенность, характерную для эластического хряща:
  - а) образует первичную скелетную ткань плода;
  - б) отсутствие заметной надхрящницы;
  - в) обнаруживается в межпозвоночных дисках;
  - г) наиболее широко распространенный тип хряща в организме;
  - д) содержит коллаген главным образом II типа.
4. Назовите участок хряща, относительно бедный коллагеном и богатый протеогликанами:
  - а) волокнистый хрящ;
  - б) территориальный матрикс;

- в) эпифизарная пластинка;  
 г) интертерриториальный матрикс;  
 д) надхрящница.
5. Укажите источник мезенхимных прогениторных клеток, активирующихся при регенерации гиалинового реберного хряща, поврежденного при травме:  
 а) надхрящница;  
 б) прилегающая рыхлая соединительная ткань;  
 в) кость прилежащего ребра (ребер) и грудины;  
 г) хондроциты поврежденного хряща;  
 д) стволовые клетки, циркулирующие в крови.
6. Суставной хрящ отличается от большинства других гиалиновых хрящей тем, что:  
 а) претерпевает главным образом аппозиционный рост;  
 б) содержит изогенные группы хондроцитов;  
 в) у него отсутствует надхрящница;  
 г) его матрикс содержит агрекан;  
 д) развивается из мезенхимы эмбриона.
7. Назовите первую стадию хондрогенеза:  
 а) аппозиционный рост;  
 б) превращение хондробластов в хондроциты;  
 в) образование скопления клеток мезенхимы;  
 г) интерстициальный рост;  
 д) секреция матрикса, богатого коллагеном и протеогликанами.
8. Остеоартроз характеризуется прогрессирующей эрозией суставного хряща. Назовите, на какой компонент матрикса в первую очередь воздействуют ММП, участвующие в этой эрозии:  
 а) агрекан;  
 б) связующие белки;  
 в) сетобразующий коллаген;  
 г) фибриллярный коллаген;  
 д) хондронектин.
9. Женщина 28 лет пришла в клинику семейной медицины с жалобами на потерю обоняния, носовые кровотечения, проблемы с глотанием и охриплость голоса. Она признается в регулярном «повседневном, социальном употреблении» кокаина начиная со второго курса колледжа. Полное исследование ее носа с помощью зеркала и отоскопа выявило тяжелый ринит (воспаление). Наблюдаются также перфорация и разрушение носового хряща, приведшие к деформации по типу «седловидного носа». Отмечена эрозия эмали передних зубов. Укажите, каким типом коллагена образованы волокна, которые будут в первую очередь выделяться при разрушении носового хряща:  
 а) I типа;  
 б) II типа;  
 в) III типа;  
 г) IV типа;  
 д) VII типа.
10. Мужчина 66 лет, страдавший тяжелым остеоартритом, направлен к хирургу-ортопеду для замены правого коленного сустава. Он активно занимался футболом в школе и колледже и продолжал бегать примерно до 45 лет для релаксации и в качестве физических упражнений. С разрешения пациента удаленный сустав использован исследователями для протеомного анализа различных тканей сустава. Было обнаружено, что мениск содержит почти исключительно коллаген I типа, а агрекан не выявляется. Выберите наиболее вероятное объяснение этого результата:  
 а) мениск обычно состоит из плотной оформленной соединительной ткани, которая содержит в основном коллаген I типа;  
 б) мениск обычно образован волокнистым хрящом, который содержит только коллаген I типа;  
 в) мениск вследствие износа повторно подвергался регенерации, в ходе которой его гиалиновый хрящевой компонент заместился плотной соединительной тканью;  
 г) остеоартрит коленного сустава привел к тому, что в хондроцитах мениска произошло переключение экспрессии генов коллагена II типа на те, что кодируют коллаген I типа;  
 д) эластический хрящ обычно замещается волокнистым при старении, и этот процесс может быть ускорен физическими упражнениями.

**Ответы:** 1. д. 2. г. 3. д. 4. б. 5. а. 6. в. 7. в. 8. г. 9. б. 10. в.